МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. Ломоносова

Биологический факультет

На правах рукописи

ПАЛАТОВ Дмитрий Михайлович

РЕОФИЛЬНЫЙ МАКРОЗООБЕНТОС ВОСТОЧНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

03.02.10 – Гидробиология

Диссертация
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
доцент М.В. Чертопруд

Москва – 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение **4**

Глава I. Обзор литературных источников **10**

1.1. Фаунистические и экологические исследования пресноводной фауны Восточного Причерноморья 10

1.2. Представления о зоогеографическом положении Восточного Причерноморья с точки зрения распространения различных групп пресноводной фауны 40

Глава II. Материал и методы **51**

2.1. Сбор и первичная обработка материала 51

2.2. Статистическая обработка данных. Выделение сообществ. 54

Глава III. Краткий физико-географический очерк района исследований **58**

Глава IV. Краткий обзор таксономического состава реофильного макробентоса Восточного Причерноморья **81**

Глава V. Сообщества кренали **84**

4.1. Фаунистический обзор кренального макробентоса 85

4.2. Описание и классификация кренальных сообществ 103

Глава VI. Сообщества ритрали **117**

5.1. Фаунистический обзор литореофильного макробентоса 119

5.2. Описание и классификация ритральных сообществ 144

Глава VII. Сообщества фитали **158**

5.1. Фаунистический обзор фитофильного макробентоса 160

5.2. Описание и классификация фитофильных сообществ 172

Глава VIII. Сообщества рипали **175**

7.1. Фаунистический обзор рипального макробентоса 176

7.2. Описание и классификация сообществ рипали 194

Глава IX. Сообщества пелали **198**

8.1. Фаунистический обзор пелофильного макробентоса 199

8.2. Описание и классификация пелофильных сообществ 210

Глава X. Зоогеографические тенденции, наблюдаемые у реофильной фауны региона **218**

9.1. Краткая история природных ландшафтов Восточного Причерноморья 219

9.2. Общие положения пресноводной зоогеографии 222

9.3. Распространение отдельных таксонов в пределах изучаемого региона 226

9.4. Зоогеографическое районирование внутри региона 243

Заключение **254**

Выводы **260**

Список литературы **262**

Приложение 1. Таблицы **305**

Приложение 2. Рисунки **323**

Введение.

Актуальность темы исследования. Восточное Причерноморье – географический регион, определяемый нами в следующих границах: горный Крым, Кавказ и Закавказье в пределах границ бывшего СССР, а также черноморские бассейны Малой Азии. Это один из наиболее своеобразных, интересных и, в то же время, малоизученных регионов Палеарктики с точки зрения классической зоологии, зоогеографии, пресноводной гидробиологии. Региону свойственно значительное климатическое и ландшафтное разнообразие: от хорошо увлажняемого субтропического побережья Западного Закавказья и Малой Азии до альпийских лугов и ледников Большого Кавказа и Понтийских гор, равнинных пустынь Прикаспия и нагорных степей Армении. Здесь протекают многие тысячи водотоков различного типа: от крупных спокойных равнинных рек и заболоченных каналов с едва заметным течением до быстрых горных ручьев, холодных высокогорных родников и подземных потоков. Повсеместно все это разнообразие водоемов населяют донные беспозвоночные, представленные множеством неродственных групп, обладающих разными способностями к расселению, усвоению и переработке вещества, разными потребностями и потенциалами. Это богатейшая фауна, значительную часть которой составляют локальные эндемики, а немалая часть еще не известна науке (Жильцова, 2003; Корноухова, 1999; Sipahiler, 2008; Турбанов и др., 2016 и др.).

При совместном обитании организмов в одном водоеме, на одном участке дна, им неизбежно приходится взаимодействовать. Простейшие случаи такого взаимодействия связаны с конкуренцией за пищевые ресурсы и жизненное пространство, однако возможны и более сложные варианты. В результате этих процессов образуются группировки, обладающие более интенсивными внутренними, чем наружными (с другими группировками) связями. Такие группировки мы называем сообществами (Бурковский, 2006; Clarke, Warwick, 2001). Часто это расплывчатые, не очень определенные,

трудно уловимые коллективные образования, сложно переплетенные между собой, незаметно переходящие друг в друга, но тем не менее вполне реальные, существующие и действующие (Беклемишев, 1964).

Многообразие типов водотоков и, как следствие – водных биотопов, в сочетинии с богатой, отчасти реликтовой фауной региона порождают специфический набор сообществ реофильных беспозвоночных. Каждое из них может определяться одним или несколькими действующими факторами как живой, так и неживой природы. Существуют немногочисленные попытки описать и объяснить все это многообразие, предложить его классификацию (Садовский, 1948; Касымов, Лиходеева, 1962; Черчесова, 2004; Чертопруд, 2010; Хицова, Будаева, 2014 и др.). Имеющийся в нашем распоряжении оригинальный материал, собранный за 16 лет в водотоках по всей территории Восточного Причерноморья, в силу своего объема и географического разнообразия предоставляет возможность предпринять качественно новое исследование в этом направлении.

Цель и задачи исследования. Цель работы – описание организации, состава и многообразия сообществ реофильного макрозообентоса Восточного Причерноморья.

В рамках этой цели поставлены следующие задачи:

1. Инвентаризовать фауну пресноводного реофильного макрозообентоса в пределах Восточного Причерноморья: Крыма, Большого Кавказа, Закавказья и черноморских бассейнов Малой Азии;
2. Выделить основные сообщества макрозообентоса, свойственные водотокам этого региона, провести их классификацию, описать свойственную им структуру доминирования;
3. Охарактеризовать зональную и географическую изменчивость сообществ в пределах региона;
4. Выявить общие зоогеографические тенденции, свойственные пресноводной фауне региона.

Научная новизна. Впервые проведена инвентаризация ряда групп реофильных пресноводных беспозвоночных Восточного Причерноморья. Уточнены ареалы ряда видов и других таксономических групп, в том числе в пределах российского Кавказа. Описано пять новых для науки видов, а также два рода и одно подсемейство гастропод Hydrobiidae.

Во многих районах Закавказья и Малой Азии исследования реофильной фауны и сообществ макробентоса проведены впервые. Обследованы водотоки всех представленных в регионе типов (включая подземные). На основании количественных данных проведена типизация сообществ реофильного макробентоса, при этом ряд типов сообществ описан впервые. Выявлены факторы, влияющие на формирование этих сообществ, их географическая и зональная изменчивость.

На территории региона подробно изучено распространение ряда реофильных и кренобионтных групп, представлены гипотезы их проникновения и расселения, дана общая зоогеографическая схема.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные позволяют более точно оценить состав фауны Восточного Причерноморья. Обнаружение и описание ряда новых эндемичных видов пресноводных беспозвоночных (поденок, моллюсков, амфипод) на территориях западной Грузии, Аджарии и других регионов дает возможность взглянуть на Восточное Причерноморье как на недооцененную «горячую точку» (biodiversity hotspot) биологического разнообразия. Представленные результаты могут стать основной для масштабных таксономических ревизий ряда пресноводных таксонов.

Обнаружение ряда очагов видообразования может послужить основной для организации охраняемых природных территорий или заповедования отдельных объектов природы (например, пещер).

С точки зрения классической водной экологии задача классификации природных сообществ весьма актуальна, при этом общепринятая система их типов до сих пор не создана. Описания реофильных сообществ, выполненные

преимущественно в ненарушенных природных ландшафтах, дают возможность отслеживать их потенциальную антропогенную деформацию. На основании полученной информации возможна разработка специфической системы биоиндикации, работающей в условиях горного ландшафта.

Личный вклад соискателя. Выбор и обоснование научной тематики исследования, получение результатов, их анализ и интерпретация сделаны при решающем участии автора. Автором лично, а также при участии научного руководителя и других коллег осуществлены полевые исследования 2005-2017 гг., охватившие большую часть территории региона. Основная часть работы по идентификации собранного материала выполнена автором. Текст диссертации написан автором по плану, согласованному с научным руководителем. Все опубликованные работы написаны лично автором или в соавторстве, в последнем случае доля личного участия автора в подготовке публикаций составляла 50-95%.

Положения, выносимые на защиту:

1. Фауна основных групп реофильных макробеспозвоночных Восточного Причерноморья богата, но существенно недоизучена. Инвентаризация выявляет значительное число новых для науки и отдельных регионов видов.

2. В водотоках Восточного Причерноморья формируются основные типы сообществ реофильных макробеспозвоночных, известные из других регионов Палеарктики. Резко обеднены лишь сообщества, ассоциированные с макрофитами.

3. Структура сообществ реофильного макробентоса, в первую очередь, определяется характером донного субстрата, а также гидродинамическими и, в меньшей степени, температурными и гидрохимическими факторами. В условиях фаунистически богатого региона практически каждый из типов реофильных сообществ имеет ряд высотных и географических вариантов, отличающиеся набором слагающих их видов.

4. Не менее половины видов реофильных беспозвоночных Восточного Причерноморья – эндемики или субэндемики региона. В горных районах уровень эндемизма значительно выше, чем на равнинах.

5. С зоогеографической точки зрения Восточное Причерноморье – регион Палеарктики, переходный от европейской альпийско-балканской к переднеазиатской фауне.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены на 4-х научных конференциях: V Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым (Борок, 2013); II-й Всероссийской школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2014), I-й и II-й молодежных конференциях «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ им. Северцова, 2015 и 2016 гг.).

По теме диссертации опубликовано и принято в печать 23 работы. Из них 11 статей в рецензируемых научных журналах из списка ВАК и входящих в международные базы данных, одна статья – в иностранном рецензируемом журнале, не входящем в список ВАК, а также 11 материалов и тезисов конференций.

Благодарности. Автор приносит глубокую благодарность научному руководителю работы – доценту кафедры гидробиологии МГУ, к.б.н. Михаилу Витальевичу Чертопруду за обучение базовым принципам работы с гидробиологическим материалом и навыкам полевой работы, предоставление немалого количества собственных сборов, а также за внимательную вычитку текста диссертации. Также автор благодарен друзьям и коллегам-таксономистам за помощь в определении и описании различных таксонов пресноводных животных, обучение особенностям работы с отдельными группами. Особенную благодарность хотелось бы выразить Р.Й. Годунько (Львов), А.В. Мартынову (Киев), М.В. Винарскому (Санкт-Петербург), Т.Я. Ситниковой (Иркутск), В.В. Анистратенко (Киев), А.А. Фролову (Мурманск), Д.А. Сидорову (Владивосток), Е.А. Макарченко (Владивосток), И.О. Нехаеву (Санкт-Петербург), С.Ю. Утевскому (Харьков), Е.М. Саенко (Владивосток),

И.Н. Марину (Москва), А.А. Прокину (Борок), И.С. Турбанову (Борок). За помощь в поиске редких литературных источников автор благодарит А.А. Ивановского (Москва) и А.Ф. Медведева (Москва). Многие экспедиции не были бы столь удачными без помощи Е.С. Чертопруд, А.М. Соколовой, В.В. Марьинского, А. Коротаева и других московских коллег. Данная работа не могла быть выполнена без всесторонней, нередко абсолютно безвозмездной помощи жителей Кавказа, Закавказья и Турции. За невероятное гостеприимство хотелось бы отдельно поблагодарить Романа и Роланда Азизянов (Армения, Вайоц-Дзор), Рубена Эмексудзяна (Абхазия, Цебельда), Романа Дбара (Абхазия, Сухум), Гиа Папава (Грузия, Мартвили), Игоря Пичхая (Грузия, Чхороцку), Лукзара Абашидзе (Грузия, Батуми), Ильхама Алекперова и Наталью Снеговую (Азербайджан, Баку), Рауфа Зейналова (Азербайджан, Баку), Мирзахана Мирзоева (Азербайджан, Нариманабад), Мадата Махмудлу (Азербайджан, д. Афурджа), Аслана (Азербайджан, Губа), Мамуку (Тбилиси) и многих других друзей автора, проживающих в республиках Закавказья. За моральную поддержку автор благодарен своей семье, молодежному крылу кафедры Гидробиологии МГУ и коллективу лаборатории пресноводных рыб России ВНИРО.

Глава I. Обзор литературных источников.

Изучение различных аспектов существования пресноводной фауны Восточного Причерноморья имеет длительную историю и начинается с античных времен. В настоящий момент количество опубликованных по этой теме работ достаточно велико – по организмам, составляющим пресноводный макробентос, около семи сотен. Территории Крыма, Кавказа и Закавказья наиболее интенсивно изучались во второй половине XX века, Малой Азии – в настоящее время. Помимо региональных экологических и фаунистических работ, огромный интерес представляют теоретические исследования, направленные на описание и классификацию природных речных сообществ. Не имея возможности обсудить их подробно, мы ограничились рассмотрением наиболее важных трудов, значительным образом повлиявших на развитие идей речной синэкологии. Специальная глава посвящена также описанию существующих представлений о зоогеографическом положении как региона в целом, так и отдельных его субрегионов.

1.1. Фаунистические и экологические исследования пресноводной фауны Восточного Причерноморья

1.1.1. Исследования пресноводной фауны макробентоса Восточного Причерноморья до XX века

Природа Восточного Причерноморья, в силу климатических особенностей оказавшегося центром возникновения целого ряда древних цивилизаций, активно изучалось с античных времен. Отрывочные сведения о пресноводной фауне Малой Азии, Крыма и Закавказья содержатся в трудах ряда древнегреческих (Скимн Хиосский, Гекатей из Милета и др.), древнеармянских (например, у Анания Ширакаци, VII в.) и арабских

философов и путешественников (Касымов, 1972), однако на данный момент они представляют исключительно исторический интерес.

Первое указание конкретного вида пресноводных беспозвоночных с территории Восточного Причерноморья содержится, видимо, в описании путешествия немецкого ученого Адама Олеария из Московии в Персию, совершенного в 1636-1637 годах: в одном из родников в предгорьях Талыша им отмечен пресноводный краб. Сам Олеарий так описывает это событие: «вверху горы из ущелья в скале выбегал чистый красивый ключ, у которого мы нашли краба в скалистой щели, через которую текла вода; некоторые из нас, никогда ничего подобного не видевшие, посмотрели на это, как на чудо, и животное сочли ядовитым. Действительно, нужно было удивляться, как краб попал в это место, находящееся в двух милях от моря и на столь высокой горе; ведь краб считается морским животным» (Олеарий, 1906, стр. 470).

Систематическое изучение пресноводной (в том числе и реофильной) фауны Восточного Причерноморья началось с 19-го века. Инициировавшие этот процесс естествоиспытатели из ведущих европейских государств того времени (преимущественно Германии и Франции) предпочитали работать на относительно безопасных территориях закавказских равнин и предгорий, поэтому основная масса данных была собрана ими в водоемах Ленкоранской и Колхидской низменностей, а также в предгорьях Талыша. Лишь к концу 19 века стало возможным подробное изучение Армянского нагорья, а также Западного Кавказа и Крыма. Тщательнее других групп изучались жесткокрылые и моллюски, удобные для коллекционирования. Практически не исследовалась экологические предпочтения видов – большинство работ содержит лишь списки таксонов, снабженные краткими комментариями.

Первым обобщающим фаунистическим трудом по Кавказу и Закавказью стала работа энтомолога Э.П. Менетрие «Аннотированный каталог объектов зоологии, собранных во время путешествия по Кавказу до существующих границ с Персией», изданная в 1832 году (Ménétriés, 1832). В

ней, помимо прочего, указывается 12 видов водных жуков (9 плавунцов и 3 вертячки), собранных в реках и озерах Закавказья, в том числе и *Gyrinus caspius* Ménétries, 1832, описанный в этой работе из водоемов близ Ленкорани.

В 1830-х годах путешествие по Кавказу совершил известный русский колеоптеролог Виктор Иванович Мочульский. Помимо, собственно, Carabidae, им была собрана богатая коллекция насекомых, в том числе и амфибиотических. По этим сборам были описаны эндемики Закавказья – крупные веснянки с реофильными личинками: *Perla caucasica* Guérin-Méneville, 1838 и *Perla pallida* Guérin-Méneville, 1838. Сам Мочульский описал эндемичного для Закавказья прицепыша *Grouvellinus caucasicus* (Motschulsky, 1839).

Вторым крупным энтомологическим трудом, посвященным Кавказу, стала масштабная сводка Фридриха Коленати, также основное внимание уделявшего жесткокрылым. К списку водных жуков Менетрие он добавляет реофильного *Gyrinus distinctus* Aubé, 1836 (Kolenati, 1845), отмеченного для Куры и ее притоков. Сообщается также о находках в водоемах Кавказа *Heterocerus, Helophorus, Elmis, Ochtebius* (все по одному виду), *Hydraena* (3 вида) и различных Hydrophilidae (13 видов). Появляется первая информация о стрекозах и ручейниках Закавказья – первых найдено 4 вида (включая описанного здесь же эндемика Армянского нагорья *Cordulegaster charpentieri* (Kolenati, 1846) с реофильными личинками), вторых – 11 видов из 8 родов, включая *Brachycentrus* sp. *Halesus digitatus* и *Notidohia ciliaris* с реофильными личинками. Кроме того, Коленати указывает новые точки нахождения *Perla caucasica.*

Исследования водных жуков в Закавказье продолжаются весьма интенсивно, в работе Гохтгута (Hochhuth, 1846) их указано уже 30 видов, преимущественно из окрестностей Тбилиси и Ленкорани. Добавляются толстоусы *Noterus crassicornis* (O.F.Müller, 1776), 19 преимущественно лимнофильных плавунцов, плавунчики *Haliplus variegatus* Sturm, 1834, *H.*

guttatus Aube, 1836, *H. ruficollis* (DeGeer, 1774), *Peltodytes caesus* (Duftschmid, 1805) и вертячка *Gyrinus strigipennis* Suffrian, 1842.

Еще более подробная сводка, включающая водных Polyphaga Закавказья, опубликована Оскаром Шнейдером и Хансом Ледером (Schneider, Leder, 1877). В ней указано 3 вида Haliplidae, 22 – Dytiscidae, 3 – Gyrinidae, 51 – Hydrophilidae, 9 – Hydraenidae (в том числе и реофильные *Hydraena gracilis* Germar, 1824 и *H. riparia* Kugelann, 1794), 8 – Dryopidae (включая 6 Elmidae), 3 – Heteroceridae, 6 – Dascillidae (Elodidae). Несколько позже Ледер дополнительно указывает водоборку *Hydraena armata* Reitter, 1880 (Leder, 1881) с Месхетского хребта, а из нижнего течения реки Ленкорань-чай – еще один вид Heteroceridae – *Heterocerus vitticollis* Reitter, 1884 (Leder, 1881, 1886). С территории Армении и Азербайджана продолжают описываться эндемичные для Закавказья водные жуки: *Hydraena planata* Kiesenwetter, 1849, *H. caucasica* Kuwert, 1888 и *Ochthebius schneideri* Kuwert, 1887.

Изучение закавказской фауны веснянок, ручейников и стрекоз продолжается менее активно и базируется на случайных материалах, попавших в Европу от дипломатов и путешественников. Так, на основе материалов этнографа и художника Теофиль-Луи Дейролле, собранных им во время путешествия по Мингрелии и Лазистану, опубликованы первые данные по стрекозам и веснянкам Западного Закавказья: Робертом Маклахланом описан новый вид веснянки – *Dictyopteryx infumata* McLachlan, 1869 (= *Filchneria balcarica* (Balinsky, 1950), а также впервые для Закавказья указана *Capnia nigra* (Pictet, 1833) и 2 вида ручейников (*Glyphotaelius selysii* McLachlan, 1869 и *Limnephilus auricula* Curtis, 1834); Мишельем-Эдмондом де Сели-Лонгшаном указано 10 видов стрекоз, в том числе 2 вида *Calopteryx* с реофильными личинками (Longchamps, 1868).

В 1893 году по приглашению Министерства земледелия и государственных имуществ Закавказье посетил венгерский энтомолог Геза Хорват. Впоследствии им был издан первый серьезный труд о клопах

Закавказья, в котором описывался и новый вид речников из окрестностей Тбилиси – *Aphelocheirus breviceps* Horvath, 1895, в дальнейшем сведенный в синонимы к *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794).

Ручейниками Закавказья занимается и Василий Николаевич Ульянин, указавший для региона 10 видов, преимущественно по сборам В.И. Мочульского (1869). Маклахлан и некоторые другие европейские авторы также продолжают изучение ручейников Кавказа по случайным материалам, указывая новые данные в общеевропейских сводках. Впервые эти данные были обобщены Валентином Львовичем Бианки (1900), указавшим для Кавказа и Закавказья 22 вида ручейников, 4 из которых оказались новыми для региона. Кроме того, Роберт Маклахлан (1874-1880) представил первые данные о фауне ручейников Анатолии, описав 3 вида – эндемика.

Не менее активно ведутся и малакологические исследования. Еще в 1837 году Иван Крыницкий сообщает о новом виде перловицы из Крыма – *Unio stevenianus* Krynicki, 1837 (в дальнейшем признан nomen nudum), а также о находке среднеазиатской *Corbicula fluminalis* (O.F. Muller 1774) в низовьях реки Ленкорань-чай. В Крыму с гастроподами (как наземными, так и пресноводными) работали Стефан Клессин и Карл Кесслер, некоторые итоги этих исследований были подведены Ретовским (1883), указавшим для фауны Крыма 7 преимущественно лимнофильных легочных гастропод и 4 вида речных перловиц (*Unio crassus* var. *batavus* (Maton et Rackett, 1807), *U. stevenianus* Krynicki, 1837, *U. stepanoffi* Drouët, 1881 и *U. gontieri* Bourguignat, 1856).

Систематическое изучение пресноводных моллюсков на территории Закавказья открывают работы Оскара Беттгера (в том числе по сборам энтомолога Ханса Ледера) (1879, 1880, 1881, 1886) и Анри Друэ (1881). Первоначально Беттгер указывает с территории Кавказа лишь гастропод *Planorbis marginatus* Draparnaud, 1805 и *Neritina fluviatilis* var. *thermalis* (Dupuy, 1851) (= *Theodoxus subthermalis* Bourguignat in Issel, 1865) из окрестностей Поти, а также горошинок *Pisidium* sp. (судя по приведенным в

работе промерам раковины, это один из видов *Euglesa* (*Casertiana*) sp.) и перловиц *Unio rothi* var. *komarowi* Boettger, 1880 из окрестностей крепости Карс (Boettger, 1879, 1880). Но уже в следующем году им издается обобщающая работа по наземным и пресноводным моллюскам Кавказа, Закавказья и Восточной Турции, содержащая сведения о находках 25 видов (Boettger, 1881). Среди потенциально реофильных форм в этом списке наблюдаются: *Paludina fasciata* var. *costae* (Heldreich-Mousson, 1863) обитающая в спокойных реках Армянского нагорья (окр. Эрзурума); *Hydrobia sieversi* Boettger, 1881, найденная в родниках Армянского нагорья (в дальнейшем выяснилось, что это один из видов эндемичного рода *Shadinia* (Акрамовский, 1976); *Melanopsis praerosa* var. *mingrelica* Mousson, 1863 в спокойных реках Колхидской низменности, *Neritina fluviatilis* var. *thermalis* Dupuy, 1851, обнаруженный уже у Кутаиси, *Limneus truncatula* (Müller, 1774), представленный в регионе рядом повсеместно распространенных вариаций, *Planorbis* (*Gyraulus*) *albus* (Müller, 1774), отмеченный в реке Аракс и *Ancylus fluviatilis* var. *armenia* Boettger, 1881, описанный в этой работе и обитающий в реке Раздан у Еревана. В течение последующих нескольких лет публикуются еще несколько работ Беттгера, посвященных моллюскам отдельных субрегионов Закавказья, список преимущественно реофильных гастропод пополняется катушкой *Planorbis «glaber* (Sowerby)» (= *Gyraulus* (*Torquis*) *laevis* (Alder, 1838) и лункой *Neritina* (*Theodoxus*) *schultzi* (Grimm, 1877), отмеченных в предгорных районах Талыша (Boettger, 1886).

В классической работе Анри Друэ (1881) описано 4 вида закавказских перловиц, ныне относимых к родам *Eolymnium* и *Crassiana* и обитающих в водоемах Колхидской низменности, а также *Colletopterum cyreum* (Drouët, 1881), описанный из рек и озер равнинного Азербайджана. Кроме того, в работе имеются указания *Lymnaea palustris* (Müller, 1774) и *Triops cancriformis* (Bosc, 1803) из водоемов окрестностей города Сальян.

В течение большей части 19-го века в Восточном Причерноморье не было специалистов по ракообразным. Лишь в 1876 году из низовьев Риони

Карл Кесслер описал новый вид широкопалого рака – *Astacus colchicus* Kessler, 1876.

По-видимому, первое общее гидробиологическое исследование водоемов Закавказья было выполнено Александром Федоровичем Брандтом (1879). Несмотря на то, что эта работа в общем посвящена озерам нагорной Армении, автор сообщает и интересные факты о фауне реки Гохт. Так, им были обнаружены *Ancylus* sp., *Asellus* sp. и *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758), образующие массовые скопления у берега. Интересным кажется и сообщение об обнаружении слепых бокоплавов в озере Севан на глубине 34 сажени (72,5м). Многие сборы моллюсков, сделанные Брандтом, в дальнейшем послужили материалом для описания новых видов (Касымов, 1972).

С точки зрения изучения природы Закавказья, важнейшим событием стало открытие в 1867 году в Тифлисе Кавказского естественно-исторического музея под руководством путешественника и натуралиста, доктора Густафа Ивановича Радде. Ему удалось привлечь к сотрудничеству с Музеем ведущих зоологов того времени, в том числе А. Бранта, О. Беттгера, А. Остроумова, А. Вальтера и многих других. Окончание в 1864 году русско-черкесской войны на Западном Кавказе и взятие русскими войсками крепости Карс в 1877 году позволило отечественным и европейским ученым существенно расширить географию сборов в Закавказье и вызвало «бум» зоологических публикаций в 80-х годах, при этом основная часть сборов передавалась в Музей. Первый отчет о деятельности Кавказского музея был опубликован в 1899 году и представлял собой список животных, обнаруженных его сотрудниками в пределах Закавказья и хранящихся в Музее (Radde, 1899). В данной работе обнаруживается и немало видов пресноводных беспозвоночных. Так, для Кавказа и Закавказья было указано 114 водных и околоводных жуков: 22 вида Dytiscidae (из которых явные реофилы – *Deronectes variegatus* Aubé, 1838 (= *Nebrioporus suavis* (Sharp 1882) и *D. assimilis* (= *Nebrioporus assimilis* (Paykull, 1798), 7 – Gyrinidae; 63 – Hydrophilidae (9 реофильных видов Hydraenidae); 6 – Heteroceridae; 9 –

Elmidae; 2 – Driopidae; 5 – Donaciinae (Chrysomelidae). Кроме того, появились новые данные о стрекозах (отмечено 16 видов, с реофильными личинками только *Calopteryx virgo* (Linnaeus, 1758), *Calopteryx syriaca* Rambur, 1842, *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771) и *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758) и водных клопах (отмечено 13 видов) региона, впервые публикуются данные об амфибиотических двукрылых (20 видов) и пиявках (10 видов) Закавказья. Помимо *Astacus colchicus* для рек Предкавказья указан также *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Раздел о пресноводных моллюсках был заполнен Беттгером в соответствии с его более ранними публикациями и добавлял лишь несколько новых для региона видов.

Таким образом, к началу XX века пресноводная фауна Восточного Причерноморья уже была изучена весьма подробно, суммарно было обнаружено около 200 видов макробеспозвоночных. Имелись достаточно полные видовые списки по основным равнинным лимнофильным группам – водным жукам и клопам, моллюскам, пиявкам и стрекозам. Однако таксоны, составляющие основу реофильных сообществ (особенно Gammaridae, Ephemeroptera, Plecoptera и часть Diptera), на тот момент оставались малоизученными.

1.1.2. Исследования фауны и экологии пресноводных макробеспозвоночных Восточного Причерноморья в первой половине XX века

С точки зрения истории пресноводной гидробиологии в России заметным событием начала века стало издание книги «Жизнь пресных вод» под редакцией Курта Ламперта на русском языке (1900, 1905). Перевод с оригинального немецкого текста в этом издании сопровождался комментариями о пресноводной фауне России, в том числе немало информации содержалось и о Кавказе и Закавказье.

В первой половине XX века из всей территории Восточного Причерноморья вновь наиболее активно изучались Закавказье и Кавказ,

несколько меньше – Крым. Новое поколение исследователей этих регионов отличалось большей специализированностью на конкретных таксонах. Началось серьезное и целенаправленное изучение основных реофильных групп, работы снабжались развернутыми комментариями по различным вопросам экологии, зоогеографии и исторического развития того или иного субрегиона. Наиболее активно в этот период изучаются амфибиотические насекомые.

Фаунистические и таксономические работы.

Одним из самых заметных авторов начала века следует признать А.Н. Бартенева, на протяжении многих лет тщательно исследовавшего фауну стрекоз Кавказа и Закавказья, особенности их зоогеографического распределения и разнообразные сезонные эффекты. Начав с критического пересмотра ранее отобранных одонатологических материалов, хранящихся в коллекции Кавказского музея (1912), он в дальнейшем организовал значительное количество экспедиций по сбору новых данных в самые разные районы Кавказа. Им обследована Картлия (1916 а, 1929), Кабарда (1918, 1928), Предкавказье (1910), Северный Иран (1916 б), Западное Закавказье (1930 б) и многие другие регионы. Выполнена ревизия сложнейшего в таксономическом плане рода *Cordulegaster* (1930 а), характеризующегося реофильными личинками и образующего множество узколокальных форм в условиях южных субтропических гор (как на Кавказе, так и в Средней Азии). Это потребовало описания ряда специфических подвидов (в дальнейшем некоторые из них были признаны самостоятельными видами, например, *C. mzymtae*) (1930 а). Фаунистические работы по стрекозам (преимущественно по имаго) на территории региона выполнялись также Г.В. Артоболевским (1929, 1930) и А.Н. Поповой (1928) на Северном Кавказе, Ш. Акопяном в Армении (1939), А.В. Богачевым в Азербайджане (1937).

В первой половине XX века наименее изученной реобионтной группой макробентоса Восточного Причерноморья остаются поденки. Известна лишь одна специальная работа Ольги Александровны Черновой,

посвященная поденкам Восточного Закавказья (1932). В ней по имаго описано 6 новых видов – эндемиков (5 Heptageniidae и 1 Baetidae) и указано еще 5 ранее известных, или неопределенных видов, в том числе реофильная *Oligoneuriella rhenana* (Imhoff, 1852). Кроме того, несколько раньше (1931) ею был описан эндемичный для Закавказья *Habroleptoides caucasicus* Tshernova, 1931.

Интересные факты о фауне Ephemeroptera Грузии были опубликованы А.А. Садовским (1946), сообщавшем, помимо прочего, об обнаружении в реке Куре личинок редких видов: *Prosopistoma foliaceum* (Fourcroy, 1785), *Ametropus* sp., *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) и др.

Значительное влияние на развитие пресноводной гидробиологии, палеоэнтомологии и зоогеографии в России оказали работы А.В. Мартынова, первоначально работавшего с амфибиотическими насекомыми Кавказа и Крыма. Как и многие коллеги, Андрей Васильевич начал с критического пересмотра сборов, хранящихся в Кавказском музее (1913 а, б). Затем последовала череда таксономических работ, основанных на оригинальных сборах ручейников и веснянок Кавказа (1927, 1928, 1938 и др.) и Крыма (1916). Именно в этих работах был описан основной костяк эндемичных видов ручейников, составляющих фауну Восточного Причерноморья (в сумме – около 30 видов), а также немалое количество (17 эндемичных видов) немуроидных веснянок. Столь же эффективно А.В. Мартынов занимался таксономией амфипод Крыма и Закавказья. Им описано не менее десятка эндемичных для региона бокоплавов из семейств Niphargidae, Crangonictidae и Gammaridae (1931, 1932). Работы А.В. Мартынова отчетливо поднимали вопрос о крайне слабой таксономической изученности реофильных групп беспозвоночных Восточного Причерноморья, часто весь собираемый им материал приходилось описывать в качестве новых для науки видов. Фактически, именно с этих исследований и началось последовательное изучение реофильной фауны региона.

Водные Heteroptera и Coleoptera в начале века также оставались весьма популярными объектами исследования. Так, клопов (в том числе и водных) Крыма и Кавказа долгое время изучал Александр Николаевич Кириченко, в процессе этой многолетней работы (1911–1938 гг.) подробно описавший фауну региона, включающую как минимум одного эндемика – речника *Aphelocheirus kolenatii* Kiritshenko, 1925, известного из Армянского нагорья и Азербайджана.

В 1911 году в Тифлис был командирован Филипп Адамович Зайцев с целью создания в Грузии энтомологической школы и организации исследований по прикладной энтомологии. При этом сам он на протяжении многих лет занимался исследованием водных жесткокрылых региона (преимущественно Adephaga, отдельные работы по Driopidae, Heteroceridae и Hydrophilidae), обследовав к началу 50-х годов практически всю территорию Закавказья, и наиболее подробно – Грузию (1927, 1928, 1945, 1946 и др.). Одним из итогов его деятельности стала публикация книги из серии «Фауна СССР» по водным Adephaga (1953), где обобщена и накопившаяся информация по Закавказью. Автором в пределах региона было отмечено 10 видов Gyrinidae, 2 вида Noteridae, 138 видов Dytiscidae, 15 видов Haliplidae (всего 165), при этом описано 7 эндемичных видов (и 2 подвида). Таким образом, количество известных на тот момент плавунцов – эндемиков Закавказья увеличилось с 2 до 9. Все они населяют нагорную зону, от 2.000м над уровнем моря (из реофилов это *Deronectes doriae* Sharp, 1882).

Длительное время практически ничего не было известно о реофильных личинках двукрылых, населяющих водотоки Восточного Причерноморья. Одной из первых работ по этой тематике стала статья Комарека и Виммера (Komarek, Vimmer, 1922), посвященная личинкам европейских и кавказских видов Blepharoceridae. Описаны эндемичные *Liponeura platyfrons* (Komarek, 1914), *L. kaukasica* (Komarek, 1914), *Blepharocera armenica* (Komarek, 1914). Кроме того, из горной Грузии описана своеобразная личинка «*Liponeura*» sp., не ассоциированная до сих

пор, но регулярно попадающаяся в гидробиологических сборах. В наших списках она значится как *Liponeura* sp. sensu Komarek, Vimmer, 1922. В последующей работе Бишофа (Bischoff, 1935) о Blepharoceridae Кавказа было описано по имаго еще три эндемичных вида *Liponeura*.

В это же время свою работу на Армянском нагорье начинал и Иван Антонович Рубцов (1940), описавший в итоге вместе с учениками более 60 эндемичных для Закавказья видов мошек (сем. Simuliidae). До сих пор среди амфибиотических двукрылых региона именно мошки остаются наиболее изученной группой.

Помимо А.В. Мартынова, фауну пресноводных ракообразных Закавказья в начале века изучают А.С. Скориков, описавший в нагорной Армении новый эндемичный вид речных раков – *Astacus pylzovi* (Skorikov, 1911), а также Шеферн, изучавший реликтовых Pontogammaridae долины Аракса, оставшихся там после последних поднятий Каспия (описан *Turcogammarus setosus* (Schaferna, 1914). Несколько позже с изучения этой группы начинает свою работу в Закавказье Яков Авадьевич Бирштейн (1932), описавший другую специфическую Pontogammaridae – *Dikerogammarus aralychensis* (Birstein, 1932), названную в честь одноименного степного района Араратской долины (Аралышские пески), оказавшегося рефугиумом Каспийской (Сарматской) фауны (подробнее – в разделе 2.2). В это же время им описываются еще несколько ракообразных – эндемиков Армянского нагорья (*Asellus monticola* Birstein, 1932, *Niphargus abricossovi* Birstein, 1932). Несколько позже он переключается на изучение стигобионтной фауны ракообразных Крыма и Западного Закавказья, в составе которой обнаруживает десятки эндемичных видов Niphargidae, Asellidae, Gammaridae и Crangonictidae (1933, 1939, 1940 а, 1950, 1952, 1961 и многие другие), а также описывает эндемичный род *Zenkevitchia* Birstein, 1940 (Typhlogammaridae). Разработанные Яковом Авадьевичем зоогеографические схемы (1940б, 1967), как и теории возникновения и расселения разнообразных групп троглобионтов, актуальны и по сей день.

Немалое значение в изучении реликтовых гипогейных групп амфипод Закавказья имеют и работы видного таксономиста и организатора науки Александра Николаевича Державина, с 1932 года работавшего в Азербайджанком филиале Института Зоологии. Посвящая большую часть времени прикладной науке и руководству зоологическим сектором Института, он смог провести ревизии ряда групп Amphipoda Каспия и внутренних водоемов Кавказа. Было описано несколько эндемичных для Закавказья (как западного, так и восточного) видов Niphargidae, Gammaridae и Crangonictidae, а также своеобразные закавказские рода *Lyurella* Derzhavin, 1939 (Crangonictidae) и *Anopogammarus* Derzhavin, 1945 (Gammaridae).

Изучением реликтовых троглобионтных креветок рода *Troglocaris* (Atyidae) занимался также С.М. Юзбашьян, не только описавший новый вид этой группы (*Troglocaris osterloffi* Jusbaschjan, 1940), но посвящавший немало времени и вопросам экологии и биологии стигобионтных раков Закавказья (1934, 1940, 1941, 1942 и др.).

Пресноводные моллюски, в отличие от ракообразных, изучаются в Восточном Причерноморье все меньше. Выделяются работы В.А. Линдгольма, исследовавшего пресноводных моллюсков в Аджарии (1913) и на Северном Кавказе (1925) и описавшего ряд форм и подвидов, а также эндемичный кренальный вид сем. Amnicolidae – *Bythinella adsharica* (Lindholm, 1913). Заметно позже В.И. Жадин описал еще два своеобразных троглобионтных вида – *Horatia borutzkii* Shadin, 1932 (Hydrobiidae) и *Pisidium cavaticum* Shadin, 1952 (Pisidiidae) из пещер окрестностей Кутаиси. Кроме того, пресноводными легочными моллюсками занимались азербайджанские гидробиологи, (например, Ализаде, 1944, 1945), чаще всего не выходившие за пределы простой фаунистики.

Реофильные Annelida изучаются также не слишком активно. В Грузии фауну пиявок изучает Д.Н. Кобахидзе, не только инвентаризовавший гирудофауну Грузинской ССР (1946), но и описавший новый пещерный подвид – *Dina absoloni ratschaensis* (Kobakhidze, 1958), ныне

рассматриваемый в качестве вида-эндемика (Barjadze et al., 2015). Олигохет Северного Кавказа и Закавказья изучает И.И. Малевич, специализирующийся в основном на сем. Lumbricidae.

С начала XX века активизировалось изучение Малой Азии, специалисты по ряду групп обследовали территорию Турции впервые. Опубликованы работы по поденкам (Ulmer, 1919), моллюскам (Boettger, 1905; Sturany, 1905), ручейникам (Kempny, 1908), высшим ракообразным (Varva, 1905; Coifmann, 1938), однако систематическое изучение фауны этого региона началось лишь с 70-х годов XX века.

Экологические и гидробиологические работы.

В постреволюционной России изучение пресноводной фауны Кавказа и Закавказья интенсифицировалось за счет создания ряда региональных специализированных институтов, однако существенно сменило направленность в сторону прикладной, промысловой гидробиологии. Так, во Владикавказе основана Северокавказская гидробиологическая станция, в Ереване – Севанская гидробиологическая станция, в Баку – Институт Зоологии Азербайджанского филиала АН СССР и Центральный НИИ осетрового хозяйства и т.д. Многочисленные публикации, выходившие в журналах перечисленных институтов, посвящены преимущественно водоемам рыбохозяйственного значения (озерам и водохранилищам), реофильной фауне – единицы.

В числе наиболее важных публикаций о реофильной фауне Закавказья – работа А.Л. Бенинга и А.Н. Поповой (1941), посвященная гидробиологии реки Занги (ныне – Раздан). Публикация содержит не только подробный список видов макробеспозвоночных, обнаруженных в реке, но и описание распределения бентических организмов по различным биотопам. Выделяется «биотоп камней русла реки» с доминированием личинок разнообразных ручейников (в основном *Hydropsyche* и *Brachycentrus*), а также жуков *Grouvellinus caucasicus* (Motschulsky, 1839); биотоп

«прибрежных зарослей *Batrachium divaricatum* (Schrank)» с доминированием личинок фитофильных мошек, стрекоз *Calopteryx splendens* и различных зарослевых олигохет (*Nais* spp.); биотоп прибрежных зарослей тростника, камыша и рогоза, с доминированием лимнофильных легочных моллюсков *Lymnaea* spp. и *Radix* spp., а также пело- и фитофильных олигохет; биотоп «галечно-песчаного грунта», с преобладанием олигохет Tubificidae и личинок пелофильных Chironomidae.

Видимо, первое специальное сообщение о родниковой фауне кавказского региона принадлежит С.Я. Вейсигу (1930), описавшему население трех реокренов с территории Кусарской равнины (Азербайджан). Специфика описанных сообществ состоит в доминировании лунки *Theodoxus* «*brauneri*» Lindholm, 1908 и личинок поденок *Baetis* sp.

Весьма интересные гидробиологические работы издавались сотрудниками Зоологического института АН Грузинской ССР (Тбилиси), где к 40-м годам сформировалась активная группа ритробиологов, просуществовавшая, правда, относительно недолго. Так, погибший при обороне Севастополя (1942) Д.И. Мурванидзе, занимавшийся гидробиологическим описанием реки Бакурианки (1948), выделял 2 типа донных биотопов: «биотоп каменистого грунта» с преобладанием личинок поденок и ручейников (реже – Blepharoceridae и *Ancylus*) и биотоп «прибрежного мелкозернистого грунта» с преобладанием олигохет Tubificidae. А.А. Садовский (1946), изучая водотоки бассейна верхней и средней Куры, отмечал наличие литореофильных ценозов с преобладанием поденок *Oligoneuriella, Iron, Ecdyonurus* и др. и значительно более обедненных альгореофильных ценозов, развивающиеся на скоплениях водорослей, произрастающих на тех же камнях, с преобладанием *Baetis* spp., *Caenis* spp., Hydroptilidae, Muscidae и т.д. Еще более дробную классификацию донных сообществ горной реки (на примере р. Дабахана) приводит Т.Г. Какауридзе (1946). Им выделено 4 варианта донных биотопов, к каждому из которых привязан характерный комплекс доминантов:

1. Камни с растительными обрастаниями или лишенные обрастаний, но лежащие на ложе русла из песка и гравия. Здесь доминируют *Baetis rhodani*, *B. niger*, *Hydropsyche* spp. и др.

2. Растительные обрастания на скалистом ложе водопадов. Доминируют Chironomidae, Hydroptilidae, личинки *Baetis* первых возрастов и др.

3. Растительные обрастания на гладком скалистом ложе русла. Доминируют *Baetis rhodani*, Chironomidae, *Hydropsyche*, *Hydroptila* и др.

4. Илистый песок в заводниках у берегов и у подножья водопадов. Преобладают Oligochaeta, Chironomidae, *Heterocypris*, ювенильные *Baetis*.

Работы сотрудников Зоологического института в Тбилиси, а также Бенинга и Поповой, долгое время, вплоть до 2000-х годов, оставались единственными источниками сведений о составе и организации реофильных сообществ макробентоса в водотоках Закавказья. Более поздние экологические работы, опубликованные в 1970-1980-х годах, как правило, были посвящены таксоценам.

Таким образом, к 50-м годам XX века были уже в значительной степени описаны и изучены такие реофильные группы, как ручейники Trichoptera и бокоплавы Gammaridae, однако практически не исследовались поденки (Ephemeroptera) и довольно слабо – веснянки (Plecoptera). Опубликованы первые гидробиологические описания ряда водотоков Закавказья, а также сообществ макробентоса, формирующихся в них.

1.1.3. Исследования фауны и экологии пресноводного макробентоса Восточного Причерноморья во второй половине XX века

Во второй половине XX века тенденции в изучении пресноводной фауны Восточного Причерноморья вновь несколько изменились. Впервые основное внимание исследователей сосредоточилось на реофильных таксонах и группах – поденках, веснянках и ручейниках. Значительный вклад в их изучение внесли европейские авторы, активно работавшие как на

Кавказе и в Закавказье, так и на территории Малой Азии. В целом количество публикуемых таксономических работ за этот период увеличилось в разы (известно более 200), поэтому подробно обсуждать вклад каждой из них не имеет смысла. Количество специализированных экологических работ осталось крайне небольшим, основная их масса посвящена водоемам с выраженным рыбохозяйственным значением.

Фаунистические и таксономические работы. Значительный вклад в изучение водной фауны Армянского нагорья внес Николай Николаевич Акрамовский, первоначально работавший со стрекозами региона, причем не только со взрослыми, но и с личиночными стадиями (1939, 1948, 1958, 1964 и др.). Его фаунистические сводки и представления об особенностях расселения стрекоз не потеряли актуальности до настоящего времени, на них активно ссылаются зарубежные авторы (Kalkman et al., 2004). Однако наиболее важные работы автора посвящены другой пресноводной группе – моллюскам. Акрамовскому удалось ревизовать богатейшую фауну двустворчатых (1960, 1976 а) и брюхоногих моллюсков региона (1955, 1970, 1971, 1976 б), причем в процессе этой сложнейшей работы пришлось описать несколько новых, эндемичных видов. За все время исследований автором установлено 30 видов гастропод и 14 видов двустворчатых, обитающих в водоемах Армении. На основании распространения этих видов автор приводит схему зоогеографического районирования Армянского нагорья (1976 б). Впоследствии материалы, собранные Н.Н. Акрамовским, позволили описать еще несколько эндемичных для региона видов гастропод, а также один эндемичный род – *Shadinia* (*Shadinia akramowskii* (Shadin, 1952), *Shadinia terpoghassiani* (Shadin, 1952).

Стрекозами региона продолжали заниматься многие авторы, однако чаще всего их работы имели исключительно фаунистический характер и не содержали данных об экологии личинок, поскольку основывались на сборах imago (Шенгелия 1953, 1964, 1975; Кетенчиев и др., 1997, 1998, 2000; Beutler,

1987; Dumont, 1977; Hacet et al, 1997 и многие другие). Наиболее активно исследовалась фауна Турции.

Во второй половине XX века одной из наиболее исследуемых амфибиотических групп оказались поденки. Выяснилось, что основные реофильные семейства поденок в горных районах представлены значительным количеством локальных эндемиков. Изучением этой богатейшей фауны занимались преимущественно европейцы – Demoulin (1963), Jacob (1977), Koch (1985), Braasch (1978, 1980, 1983), Sowa (1984), Zimmermann (1977, 1981) и некоторые другие. Итогом их работы стало описание нескольких десятков эндемичных видов (преимущественно представители семейств Heptageniidae и Baetidae), обитающих на территории Кавказа, Закавказья и Малой Азии. Исследования авторов основывались как на материалах по имаго, так и на сборах личинок и содержали немало интересных замечаний об экологии и особенностях распространения последних.

Важное значение в познании реофильных поденок Кавказа и Закавказья имеют работы отечественных авторов – Нины Дмитриевны Синиченковой, занимавшейся семейством Heptageniidae (1973, 1976, 1978, 1979 а, б, в и др.), Евгении Александровны Новиковой, работавшей с Baetidae (1987, 1994) и Никиты Юльевича Клюге, описавшего ряд эндемичных форм семейств Ephemeridae и Leptophlebidae (1988, 1994), а также специфический эндемичный для гор Кавказа и Закавказья подрод Heptageniidae – *Caucasiron* (1997).

Во второй половине XX века значительного развития достигает национальная турецкая гидробиологическая школа. Одной из наиболее ярких ее представительниц по сей день является Нильгюн Казанчи (Nilgün Kazancı), описавшая на данный момент 14 эндемичных поденок (1984, 1985, 1986, 1987, 1992 и др.) и 9 веснянок (1983, 1985, 1994 а, 1999, 2000, 2001 и др.) с территории Малой Азии. В XXI веке, помимо основных групп, она работает со стрекозами (1995), мошками (1990, 2010), пиявками (2009) и другими,

занимается экологией пресноводного макробентоса в целом (2010). При ее непосредственном участии были составлены внушительные каталоги и чеклисты для фауны амфибиотических насекомых Турции (1994 b, 2009). Основанная ей турецкая гидробиологическая школа и сейчас активно функционирует, ежегодно выпуская десятки публикаций по пресноводным реобионтам.

Значительными темпами во второй половине XX века изучались веснянки Кавказа. Огромное разнообразие этой группы в пределах Кавказского перешейка обнаружил Борис Иванович Балинский (Balinsky, 1950), открывший несколько эндемичных видов. Но основной костяк видов (около 30), составляющих фауну Кавказа, Закавказья и отчасти Малой Азии, удалось открыть и описать Лидии Андреевне Жильцовой (опубликовано не менее 20 работ по кавказской фауне). Выяснилось, что наибольшего разнообразия в горных районах достигают представители двух семейств – Nemouridae и Leuctridae (Жильцова, 2003). Основная масса описанных видов спорадически распространена по всему региону, известно также несколько эндемиков Большого Кавказа и Анатолии. Помимо Лидии Андреевны и Нильгюн Казанчи, изучением веснянок на территории региона занимался также Петер Цвик (Zwick, 1971).

Изучение ручейников Восточного Причерноморья также заметно интенсифицировалось со второй половины XX века, несмотря на то, что около трети фауны было описано ранее А.В. Мартыновым. Софья Григорьевна Лепнева, работая на Кавказе, основное внимание уделяла личикам уже известных видов, их описанию и экологии (1956, 1959, 1973 и др.). Она предложила экологическую классификацию личинок кавказских ручейников (1949), а также исследовала пещерных личинок (1940), на данный момент до сих пор не ассоциированных. Ее работа была продолжена Инной Ивановной Корноуховой, тщательно изучавшей трихоптерофауну Северного Кавказа, описавшей ряд новых видов (1997), а также личинок (1973 a, 1978, 1980, 1991, 1992 и др.). Кроме того, Инна Ивановна занималась

изучением экологии ручейников (и личинок и имаго) (1986), вопросами их распространения в пределах региона и общими принципами формирования локальных фаун. Параллельно фауну и экологию ручейников Крыма и Кавказа изучал В.Н. Григоренко (1987а, б, 1991), помимо прочего описавший эндемичный крымский вид *Apatania irinae* Grigorenko, 1991.

Только с середины XX века началось активное изучение трихоптерофауны Малой Азии. Начало этому процессу положили работы австрийского энтомолога Ханса Малицкого (Hans Malicky), активно работавшего в Турции в 80-х годах и описавшего несколько десятков новых видов ручейников, правда исключительно по имаго. Часть этого материала обобщена автором в общеевропейском атласе (Malicky, 2004). Несколько видов турецких ручейников описано также Фюсун Чакын (Füsun Çakın) (1982, 1983a, b, c, d), и особенно много – Фюсун Сипахилер (Füsun Sipahiler). Помимо огромного количества новых видов (около 110), она описала ряд локальных фаун на территории Малой Азии, провела ее зоогеографическое районирование (2008) и составила чеклист (2005). Усилиями этих авторов трихоптерофауна Турции на сегодняшний день, видимо, изучена практически полностью и составляет, по нашим подсчётам, немногим более 315 видов, большая часть которых – эндемики.

Основная масса реофильных жесткокрылых принадлежит к четырем семействам: Dytiscidae, Elmidae, Hydraenidae и Dryopidae. Ко второй половине XX века с точки зрения таксономии хорошо было изучено лишь первое из них. Исследованием и описанием остальных групп занимались европейские энтомологи Манфред Ях (Manfred Jäch) и Эмиль Янссенс (Émile Janssens), причем работы первого охватывают не только территорию Малой Азии (1987, 1988, 2006 и многие другие), но и Армению (Jäch, Skale, 2011) и Черноморское побережье Кавказа (Jäch, Díaz, 2006). Наиболее интенсивно описывались малоазиатские гидрены. Промежуточным итогом изучения этой группы в Турции стала крупная сводка коллектива турецких авторов (при участии и Манфреда Яха), в которой указывалось 210 видов Hydraenidae,

обнаруженных на территории Малой Азии. Из них 49% признаны эндемиками региона (Ertorun, 2011). По Elmidae и Driopidae региона известны лишь промежуточные сводки (Jäch, 1984), в целом они изучаются не столь активно.

Одной из наименее популярных амфибиотических групп с точки зрения изучения ее фауны и таксономии, остаются двукрылые. Достаточно подробно на территории региона изучались мошки (Simulliidae), Blepharoceridae и долгоножки (Tipulidae).

Работу И.А. Рубцова в Закавказье продолжают его ученики – А.Е. Тертерян в Армении, Ш.М. Джафаров в Азербайджане и Н.А. Мачавариани в Грузии. Все три автора описали несколько новых видов мошек, а также их фауну в пределах родных республик. По материалам первых двух авторов были изданы книги серии «Фауна Армении» (1968) и «Фауна Азербайджана» (1960) соответственно, содержащие не только списки видов и морфологические очерки, но и рассуждения относительно зоогеографии и экологии мошек в Закавказье. Так, А.Е. Тертерян выделил несколько характерных фаунистических районов на территории Армянского нагорья, а также привел экологическую классификацию личинок мошек. Несколько позже фауной мошек Крыма занимался А.А. Панченко, успешно ревизовавший фауну полуострова и описавший ряд эндемичных видов (1975, 1998 а, б, 2000).

Изучением Blephariceridae Малой Азии активно занимался Петер Цвик (Zwick, 1972, 1988). Им было описано несколько эндемичных видов малоазиатских *Liponeura*, а также составлен определительный ключ по всем стадиям (имаго, куколки, личинки). Помимо веснянок и Blephariceridae, он работал с другими группами амфибиотических двукрылых, например, Ptychopteridae (Zwick, 1988).

Огромный материал по типулоидным двукрылым был собран в Закавказье Евгением Николаевичем Савченко. Эти данные в дальнейшем

вошли в многотомное издание «Фауны СССР» по семейству Tipulidae, а также в подготовленный автором определитель (1989).

Одним из наиболее активных исследователей ракообразных Восточного Причерноморья во второй половине XX века остается Я.А. Бирштейн, постепенно перешедший на работы более общего, теоретического характера (1985). Бокоплавов Грузии также изучает Н.Л. Надашвили (1966, 1969), не обнаруживший, впрочем, особенных сенсаций. Однако наиболее интенсивно изучаются бентосные ракообразные внутренних водоемов Малой Азии. Работающий здесь Гордан Караман (Gordon S. Karaman, Yugoslavia) ревизовал многие группы пресноводных амфипод региона – Niphargidae, Pontogammaridae, Gammaridae и др. Ему удалось обнаружить около десятка новых видов *Gammarus* в Турции, а также несколько новых *Niphargus*. Промежуточным итогом его деятельности стало издание (совместно с Секом Пинкстером (Sjouk Pinkster) трехтомного труда о гаммарусах Европы и Передней Азии (1977 a, b, 1987).

В этот период активно изучались и пресноводные ослики (Asellidae) Турции, демонстрирующие удивительное разнообразие, особенно среди стигобионтных форм (Argano et al., 1978, 1980), а также пресноводные крабы рода *Potamon*, в пределах региона формирующие весьма специфическую фауну, включающую ряд нагорно-анатолийских и переднеазиатских эндемиков (Pretzmann, 1984). К концу века сформировалась собственно турецкая карцинологическая школа, активно функционирующая до сих пор.

Помимо Н.Н. Акрамовского и В.И. Жадина моллюски региона изучаются Я.И. Старобогатовым, а также представителями его школы, использующими в качестве основного способа разграничения видов компараторный метод. Ревизии и описанию подвергаются и важные реофильные группы гастропод Восточного Причерноморья: Ancylidae (Soldatenko, Starobogatov, 2004), Melanopsidae (Иззатулаев, Старобогатов, 1984) и Belgrandiellidae (Старобогатов, 1962). Исследования демонстрируют

крайнюю специфичность региональной фауны, обнаруживают немалое количество локальных эндемиков.

Моллюсками Северного Кавказа специально занимается В.А. Казанников (1973). Известно также немало работ турецких авторов (например, Zeki Ildirim), работающих в основном в сфере фаунистики (по конкретным водоемам) и преимущественно с лимнофильными группами.

Относительно немного работ посвящено реофильным низшим беспозвоночным. По-видимому, это связано со сложностью обработки материала, необходимости применения гистологических методов и тщательного анатомирования. Так, пресноводные пиявки изучались преимущественно на Западном Кавказе и в Крыму Ефимом Иудовичем Лукиным и Вениамином Мееровичем Эпштейном. Им удалось обнаружить несколько эндемичных для региона видов (например, *Dina stschegolewi* (Lukin et Epshtein 1960), и полноценно ревизовать фауну ряда субрегионов (1959, 1960, 1964).

Реофильные турбеллярии изучались несколько более активно. Наиболее значимы работы Нины Александровны Порфирьевой, ревизовавшей фауну планарий Кавказа и описавшей ряд реофильных Duesiidae и Dendrocoelidae (Порфирьева, 1958; Порфирьева, Дыганова,1987). Она же предложила своеобразное зоогеографическое районирование территории СССР, основанное на распространении пресноводных турбеллярий (1961). В Крыму и Закавказье работали также Н.А. Ливанов (1951) и З.И. Забусова – Жданова (1945, 1963), внесшие значительный вклад в установление качественного состава фауны планарий этих регионов. На основании этих материалов четко подтверждена близость фаун Крыма, Кавказа и Закавказья к Средне- и Переднеазиатским регионам Евразии.

Экологические и гидробиологические работы.

Общих гидробиологических работ, рассматривающих экологию бентоса в водотоках Восточного Причерноморья, нам не известно до сих пор,

однако имеется несколько важных региональных описаний, изданных во второй половине XX века. Основная часть экологических исследований, проводимых в это время, как и ранее, имела строго прикладную направленность и была связана с изучением продуктивности водоемов и рыбным хозяйством.

Из общегидробиологиеских работ наиболее известна сводка Абдулы Касымова «Пресноводная фауна Кавказа» (1972), представляющая собой попытку обобщения имеющихся на тот момент сведений (преимущественно фаунистических) по пресноводным животным региона. Несмотря на то, что автор не был знаком с рядом зарубежных публикаций (что привело к неполноте видовых списков уже на момент издания), работа все же представляет интерес как справочник и каталог фауны, не претендующий на значимые выводы.

Автор на основе собственных данных и более ранних фаунистических исследований описывает свое видение генезиса пресноводной фауны региона. По его мнению, она слагается следующими комплексами видов: Бореальным (виды, общие с Восточной Европой, их больше всего), Кавказским (эндемики – около 400 видов и 17,3% фауны), Средиземноморским (общие с Южной Европой, 152 вида), Переднеазиатским (общие с Турцией и Ираном – 22 вида), Понтокаспийским (выходцы из ближних опресненных морей – 50 видов), Тропическим (виды, общие с Африкой и Индией) и Арктическим комплексами (5 видов в зоопланктоне высокогорных озер). Очевидно, что современные представления существенным образом корректируют эту схему.

Значительный резонанс в ритробиологии произвели работы Иллиеса и Ботошеняну, предлагающие новую классификацию текучих водоемов (и реофильных сообществ) по биотопическим признакам (Illies, Botošaneanu, 1963). Обосновывалось ставшее классическим разделение водотока на ряд продольных зон: «креналь» (природниковая область; исток), «ритраль» (участок реки от истока до участка, где «амплитуда среднемесячных

температур достигает 20°С») и «потамаль» (участок водотока, «примыкающий к ритрали, с амплитудой среднемесячных температур выше 20°С») с выделением ряда промежуточных участков (всего выделено 8 вариантов биотопов: эукреналь, гипокреналь, эпиритраль, метаритраль, гипоритраль, эпипотамаль, метапотамаль, гапопотамаль). Описаны также нетипичные случаи, обусловленные особенностями макроландшафта и климата. Так, Иллиес указывает (1963), что в горных районах водотоки могут состоять только из кренали и ритрали (или, в некоторых случаях, только из ритрали), а в равнинных регионах с повышенной озерностью, напротив, могут быть лишены ритрали и сразу от истоков демонстрировать признаки потамали (особенно в случае с болотными или озерными истоками).

В горных районах Кавказа эта схема отчасти подтверждалось Мартой и Андреем Кованскими (Kownacka, Kownacki, 1972). Им удалось обнаружить закономерную зональную изменчивость сообществ макробентоса, формирующихся в горных водотоках бассейна Терека, преимущественно на примере личинок Diptera. Границы между метакреналью, гипокреналью и ритралью определялись по смене доминирующих видов Chironomidae (*Diamesa* spp. – *Orthocladius rivicola* – *Eukiefferiella cyanea* и т.д.), иногда – поденок и Blepharoceridae. Например, наличие личинок *Diamesa* считалось признаком кренали. К сожалению, более точно обрисовать картину зональной изменчивости сообществ на тот момент мешала крайне слабая таксономическая изученность большинства бентосных организмов.

Последовательную зональную изменчивость бентических сообществ в водотоках Месхетского хребта изучал также И.Ш. Зосидзе (1972). Кроме того, И.И. Корноухова отмечала разность фауны ручейников в водотоках горной, предгорной и равнинной местности в пределах бассейна Терека (1973 б).

Таким образом, к началу XXI века основные группы беспозвоночных, составляющих макробентос водотоков Восточного Причерноморья, с точки зрения таксономии были изучены более или менее подробно. Однако

изученность личинок амфибиотических насекомых, непосредственно живущих в воде, оставалась недостаточной. Наиболее отчетливо этот перекос наблюдается на примере ручейников, веснянок и двукрылых. Кроме того, огромное количество видов было известно лишь из типового местонахождения, что препятствовало адекватному построению зоогеографических схем.

Фундаментальные экологические исследования, направленные на изучение природных реофильных сообществ макробентоса, в регионе по-прежнему практически не проводились. В целом эти проблемы к настоящему моменту так и остались неразрешенными.

1.1.4. Современные эколого-фаунистические и таксономические исследования

Современные исследования реофильной фауны Восточного Причерноморья продолжают развитие в рамках ранее заданной канвы. Одной из существенных проблем, препятствующих полноценным экологическим исследованиям, до сих пор остается недостаточная таксономическая изученность ряда групп, особенно амфибиотических насекомых на стадии личинки. Ежегодно с территории региона описываются новые виды пресноводных беспозвоночных.

Фаунистические и таксономические работы. В настоящий момент в регионе постоянно работают несколько профессиональных таксономистов и гидробиологов. Исследования поденок проводятся Романом Годунько (Godunlo et al., 2002, 2003, 2004 a, b и др.), Никитой Юльевичем Клюге (Kluge et al., 2013), Александром Мартыновым (2015). Работу с веснянками до недавнего времени продолжала Лидия Андреевна Жильцова, недавно описавшая (при участии Петера Цвика) эндемичную для Крыма *Isoperla prokopovi* Zhiltzova et Zwick, 2012, являющую собой уникальный пример партеногенетического вида веснянок, а также ряд личинок кавказских *Protonemura* (Zhiltzova et al., 2010, 2012). Амфибиотических двукрылых

семейств Pediciidae, Limoniidae и Tipulidae Кавказа изучает Владимир Иванович Ланцов (Lantsov, 2009, 2012), водных жуков и клопов – Александр Прокин и Максим Шаповалов (Прокин и др., 2008). Важный вклад в изучение реофильных планарий региона внесли работы Алексея Шумеева (Шумеев, 1999, 2008; Шумеев, Бахтадзе, 1999), описавшего ряд эндемичных видов из водотоков Западного Закавказья, но на данный момент, видимо, завершившего научную деятельность в регионе.

Исследование гипогейных амфипод продолжают Гордон Караман (2012) и Дмитрий Сидоров (Sidorov, 2014, 2015, 2016; Sidorov, Samokhin, 2016), с пещерными креветками *Troglocaris* работает Иван Марин (Marin, Sokolova, 2014). Богатейшую малакофауну региона продолжают описывать Петер Глоер (Glöer et al., 2007, 2009, 2012 и др.) и Максим Винарский (Vinarski et al., 2013, 2014).

Множество турецких авторов изучают пресноводных животных на территории Малой Азии. Турецкая гидробиологическая школа укомплектована специалистами по ракообразным (Özbek et al., 2004), моллюскам (Yildirim et al., 2003), поденкам и веснянкам (Kazancı, 2009, 2010), амфибиотическим двукрылым (Koç, Zwick, 2006; Gültutan, Kazancı , 2009; Ertunç, Kazancı , 2009), водным жукам (Kasapoğlu, Erman 2002; Kasapoğlu, 2002;). Недавно была опубликована серия каталогов турецкой пресноводной фауны (Yildirim et al., 2006; Özbek, Ustaoglu, 2006), а также обширный чеклист двукрылых Малой Азии (Kocak, Kemal, 2013).

Специфическая работа проводится и в Восточном Закавказье силами местных авторов, однако достоверность публикуемой ими информации сомнительна, поскольку в рукописях массово используются заимствования из более ранних работ, часто и вовсе посвященных другим регионам. Наиболее качественные работы выполнены Рамзаном Алиевым (Баку), исследующим амфипод Gammaridae (Алиев, 2000).

На данный момент у нас имеются сведения о нескольких десятках неописанных пресноводных беспозвоночных (Палатов, Винарский, 2015;

Палатов, Соколова, 2016). По-видимому, на сегодняшний день описано не более 70% всей реофильной фауны, а значит таксономическая работа в регионе будет активно продолжаться.

Экологические и гидробиологические работы.

Экологические и гидробиологические работы на территории региона на данный момент ведутся относительно небольшим количеством научных групп и лабораторий. Повсеместный упадок хозяйственных и промысловых предприятий в регионе определил значительное сокращение прикладных исследований. Наиболее востребованы на данный момент работы, связанные с биомониторингом состояния среды, биоиндикацией и выявлением влияния антропогенных факторов на структуру природных сообществ.

На Северном Кавказе проблемы подобного рода активно разрабатываются представителями Владикавказской гидробиологической школы под руководством Сусанны Константиновны Черчесовой. Помимо фаунистических и зоогеографических исследований (Черчесова, 2004) здесь изучаются влияния разнообразных абиотических (преимущественно, антропогенного происхождения) факторов на структуру реофильных сообществ (Черчесова и др., 2008). Описаны особенности перестройки комплексов водных беспозвоночных и общие последствия резкого усиления одного или нескольких из них.

Активные биомониторинговые исследования проводятся и в Турции, где этой проблемой занимаются сразу несколько групп исследователей (Kalyoncu, Gublboy, 2009; Türkmen, Kazanci, 2010). Общие выводы в целом примерно такие же – при заметном усилении действия какого-либо антропогенного фактора (или условно антропогенного, например, общей мутности) природные реофильные сообщества претерпевают закономерную трансформацию и общее обеднение. Описываются варианты этих перестроений для каждого из загрязняющих элементов.

Экологические исследования, направленные на изучение ненарушенных, природных реофильных сообществ региона, значительно менее популярны. Так, известны работы Г.А. Прокопова (2000, 2003, 2005 и др.), посвященные описанию бентоса горных водотоков Крымских гор, выявлению эндемичных и редких видов и анализу формирования крымской реофильной фауны. Автор подтверждает существование особого фаунистического комплекса в холодноводных водотоках Крымских гор, отличающегося некоторым количеством эндемичных видов и в целом изолированного от смежных фаун. Виды этого комплекса практически не проникают в водотоки равнин, укомплектованные сообществами, формируемыми общеевропейскими видами. Проявление продольной зональности в водотоках Крыма включает в себя, помимо прочего, постепенную смену эндемичного фаунистического комплекса верховий тепловодным общеевропейским комплексом равнин.

Природные сообщества Северо-Западного Закавказья до настоящего момента изучались представителями московской гидробиологической школы под руководством М.В. Чертопруда (Чертопруд, Песков, 2000, 2001; Чертопруд, Азаров, 2003; Чертопруд, 2010). Одним из центральных направлений деятельности группы стала разработка классификации природных реофильных сообществ, под которыми в данном случае понимаются стабильные комбинации совместно обитающих видов, привязанные к конкретному единому субстрату (биотопу). Использование метода Браун-Бланке ранее позволило авторам описать 14 типов реофильных сообществ в водотоках Западного Закавказья (Чертопруд, 2010). Наиболее разнообразными оказались сообщества родникового и литореофильного макробентоса. Креналь представлена 6 типами: химарокреналь (родниковые ручьи с мощным уклоном русла; доминируют *Iron* spp. и *Gammarus* spp.), гаммарокреналь (ручьи со сверхдоминированием амфипод *Gammarus* spp.), гипокреналь (сообщества лесных ручьев со смешанным питанием; преобладают поденки *Paraleptophlebia*, *Electrogena* и ручейники

Chaetopterygini), эукреналь (типичные родники с преобладанием личинок *Ernodes* и бокоплавов *Gammarus*), троглокреналь (родники с доминированием троглобионтных форм, вселившихся из подземных вод, например *Niphargus* spp.) и мадикреналь (сообщества водяных пленок на скалах с доминированием личинок *Nemoura, Elodes* и *Tinodes*). Сообщества каменистых участков дна также насчитывают 6 типов: химароритраль (сообщества перекатов с аномально сильным течением и доминированием Simuliidae, Blepharoceridae и *Epeorus*), эуритраль (типичные сообщества каменистого дна горных рек с доминированием *Hydropsyche*, *Diamesa*, *Baetis*), пелоритраль (сообщества заиленного каменистого грунта в рипали с доминированием *Ecdyonurus*, *Orthocladius*, *Polypedilum*), эпиритраль (сообщества каменистых участков малых рек и ручьев с доминирнованием *Baetis*, *Gammarus*, *Electrogena* и др.) лимноэпиритраль (сообщества каменистых заводей малых рек и ручьев, с доминированием *Electrogena*, *Chaetopteryx* и др.) и эпиксилоритраль (сообщества, развивающиеся в ручьях на грубом детрите, корягах и ветках с доминированием ручейников Chaetopterygini и *Schizopelex cachetica*). По одному сообществу было также описано для фитали (сообществ, формирующихся на макрофитах) и пелали (сообществ мягкого грунта): ризореофиталь (сообщества подмываемых корней и стелящихся по течению веток с доминированием *Ephemerella ignita*, *Chaetopteryx abchasica*, *Calamoceras illiesi* и *Calopteryx virgo*) и эпипелаль (сообщества мягкого грунта в ручьях и реках, с доминированием личинок ручейников *Schizopelex cachetica* и двукрылых *Hexatoma* sp.). Очевидно, что реальное разнообразие природных сообществ Кавказа значительно выше, однако относительно небольшой объем привлеченного материала (всего 160 проб) не позволил это продемонстрировать.

Данная работа представляет собой попытку дальнейшего изучения и описания природных реофильных сообществ Восточного Причерноморья.

1.2. Представления о зоогеографическом положении Восточного Причерноморья с точки зрения распространения различных групп пресноводной фауны

Вопрос о зоогеографическом положении Восточного Причерноморья на глобальных зоогеографических схемах до сих пор остается дискуссионным, хотя большинство авторов, вслед за основоположником зоогеографии, Альфредом Уоллесом, относят эту территорию без каких-либо оговорок к Палеарктической области (Wallace, 1876; Darlington, 1957). Однако это не единственная позиция. Наиболее оригинально выглядит схема, построенная на основе распространения видов млекопитающих, где хребет Большого Кавказа определяет границу Палеарктической и Африканской области (Kreft, Jetz, 2010). Ряд авторов определяет Восточное Причерноморье в состав субтропических переходных областей, объединяя со Средиземноморьем: Северной Африкой и югом Европы, а иногда и с Передней и Средней Азией (Holt et al, 2013).

Рассмотрим подробнее существующие зоогеографические схемы, основанные на распространении пресноводных животных.

1.2.1. Представления о зоогеографическом положении региона.

Впервые положение Восточного Причерноморья на глобальных зоогеографических схемах, с точки зрения распространения пресноводных животных (в данном случае – ручейников), обсуждается А.В. Мартыновым (1924). Имеющиеся на тот момент крайне скудные данные о фауне ручейников субтропических регионов Евразии не позволяли провести детальное районирование и отчасти схема носила предварительный характер. Вся территория Восточного Причерноморья, вместе со Средиземноморьем и Передней Азией, была определена в состав особой Средиземноморской подобласти Европейской зоогеографической области. При этом автор отметил явное родство фаун горного Крыма и Кавказа. Внутри самого региона он предполагал существование большого количества провинций,

упомянув в работе лишь Понтийскую и Иберийскую провинции, имеющие ярко выраженный третичный характер фауны.

Более подробно зоогеография региона обсуждается в работах Л.С. Берга (Берг, 1934, 1940, 1949), основанных на данных о распространении пресноводных рыб. В его представлении, Голарктика по юго-западной границе имеет ряд переходных субтропических зон: Маньчжурскую, Сирийскую и Месопотамскую. Восточное Причерноморье в этой схеме полностью включено в Средиземноморский субрегион Голарктики, в Понто-Каспийско-Аральскую провинцию, подразделяющуюся, в свою очередь, на Черноморский и Каспийский районы, в соответствии с географическими границами бассейнов. С юга эти районы непосредственно граничат с Сирийской и Месопотамской переходными областями, в первом случае включающие территории бассейнов Средиземного моря и бессточных бассейнов Центральной Анатолии, во втором случае – территории бессточных бассейнов Иранского нагорья, Тигра и Ефрата. Таким образом, по южной границе Восточного Причерноморья проходит граница весьма высокого ранга, фактически на уровне подобластей (Рисунок 1).

В данной схеме Черноморский регион подразделен на 3 зоогеографических округа: Колхидо-Анатолийский (Черноморское побережье Кавказа и Анатолии), Дунае-Кубанский (северное Причерноморье, включая Крым, Предкавказье и крайний северо-запад Закавказья) и Северо-Эгейский. Территории Восточного Причерноморья, принадлежащие Каспийскому бассейну, определяются в Каспийский район, делящийся на Волжский и Куринский округ, примерно по линии хребта Большого Кавказа.

Более поздняя схема П. Банареску (Bănărescu, 1960; Bănărescu et al., 1991), также основанная на распространении пресноводных рыб, претерпела некоторые изменения: Сирийская и Месопотамская зоны слиты в единую Западно-азиатскую переходную зону, распространившуюся и на Южную Анатолию, но по-прежнему не включающую Восточное Причерноморье.

Граница высокого ранга здесь также проходит между бассейнами Каспия и Черного моря с одной стороны и бессточными бассейнами Ирана, Центральной Анатолии, Тигра и Евфрата с другой.

Зоогеографическое деление Евразии, проведенное Я.И. Старобогатовым (1970) на основании распространения пресноводных моллюсков, демонстрировало совпадение многих границ различного ранга с границами речных бассейнов. Это объясняется слабой расселительной способностью моллюсков (не приспособленных ни к полету, ни к длительному существованию без воды), а также привязанностью большинства из них к стоячим водоемам. Автор не обнаружил в Восточном Причерноморье границ высокого ранга, определив всю его территорию в пределы огромной Европейско-Сибирской подобласти. Границы подобластей при этом были обозначены значительно южнее и проходили по Аравийскому полуострову.

В пределах региона выделялось всего 4 провинции: территория Черноморского бассейна целиком определялась в состав Дунайско-Донской провинции, бассейн Каспия к северу от Большого Кавказа определен в Волго-Уральскую провинцию, Каспийские бассейны Закавказья – в Гирканскую провинцию, бессточные бассейны Анатолии и часть верховий рек Черноморского бассейна на Анатолийском плоскогорье – в Центрально-Анатолийскую провинцию (Рисунок 2).

Дополнительные изыскания позволили модифицировать эту схему. Так, Н.Д. Круглов (Kruglov, Starobogatov, 1993) привел ее исключительно для прудовиков (Lymnaeidae), но с существенными изменениями границ провинций. Их было выделено уже 6: Северо-Понтийская (север Причерноморья вместе с Крымом и крайнем северо-западом Закавказья), Южно-Понтийская (вдоль южного и восточного берега Черного моря, начиная от Туапсе), Прикаспийская (водоемы Восточного Предкавказья), Терская (бассейн Терека), Закавказская (бассейн Куры и Аракса) и Ирано-Анатолийская (водоемы Иранского и Анатолийского нагорий, в т.ч. и

бессточных бассейнов, а также Талыша и Эльбурса). На уровне подобластей/округов данная схема оказалась уже близка к построениям Берга (Рисунок 3).

Совершенно иной спецификой распространения характеризуются амфибиотические насекомые, обладающие летающими имаго, способными преодолевать существенные географические барьеры. Их распространение уже мало зависит непосредственно от расположения речных бассейнов, но более тесно сопряжено с разнообразными ландшафтно-климатическими зонами. Известны зоогеографические построения Б.Ф. Белышева и А.Ю. Харитонова (1981), основанные на распространении стрекоз. Авторы, помимо собственно Голарктики, выделяют субтропическую Субголарктическую зону, охватывающую Средиземноморье, Переднюю Азию и Манчжурию. Восточное Причерноморье целиком оказывается в пределах ее Средиземноморской подобласти. Далее провинции выделяются в соответствии с природными зонами.

Авторы не предлагают детализированной схемы для территории Восточного Причерноморья, однако, судя по всему, предполагают расположение северной границы Средиземноморской провинции по Большому Кавказу. Еще А.Н. Бартенев (1930) отмечал присутствие на Северном Кавказе большого числа северных видов стрекоз, не проникающих дальше на юг. По его мнению, хребет служит существенным барьером при распространении видов с севера на юг, но не с юга на север. Он же отмечал, что наиболее активно лимнофильные группы стрекоз распространяются вдоль равнин, поэтому максимальное проникновение южных видов в Восточное Причерноморье можно наблюдать в Восточном Закавказье, где существует обширная Кура-Араксинская низменность. Низкий хребет Большого Кавказа на востоке не препятствует проникновению этой фауны и дальше, в бассейны Самура и Терека и в Восточное Предкавказье. Обратная ситуация наблюдается в Причерноморье, где узкие приморские равнины недостаточны по площади для образования мощного расселительного

коридора. Здесь фауна стрекоз беднее и видов более южного происхождения существенно меньше.

В схеме, основанной на распространении ручейников (Moor, Ivanov, 2008), также выделяется специфический регион горных субтропиков. Одной из явных его особенностей оказывается широкое проникновение на север вдоль Альп. Таким образом, помимо Кавказа, Турции и Передней Азии (положение горного Крыма отдельно не обговаривалось, но очевидно, он также должен примкнуть к этому выделу) регион включает большую часть Западной Европы, Северную Африку, а также Иран и север Аравийского полуострова. Южная граница выдела в данном построении проходит существенно южнее границ Восточного Причерноморья, северная – по северному побережью Черного моря и Предкавказью.

Опыты недавних обобщенных зоогеографических построений по водным беспозвоночным в целом принесли новые результаты (Чертопруд, 2010). Палеарктика оказалась раздробленной на 5 подобластей, 2 из которых соответствуют климатическим субтропикам: Переднеазиатская на западе, и Японская на востоке. Восточное Причерноморье, представленное Кавказской и Анатолийской провинцией, было определено в Переднеазиатскую подобласть, северная граница которой проходит по Предкавказью. Вопрос зоогеографического положения Крыма не был подробно рассмотрен, предварительно для него предложен ранг провинции Европейско-Обской подобласти.

С некоторыми корректировками эти выводы подтверждает новая, более детализованная работа, основанная на распространении пресноводных рыб (Naseka, 2010), принимающая существование переходной Западноазиатской области, но выделяющая в ней отдельную Кавказскую провинцию. Граница между областями в данном случае также проходит по Предкавказью. Кавказская провинция подразделяется на 6 районов, соответствующих основным бассейнам региона (Рисунок 4). Выделяются: Западно-Кавказский район (бассейн Кубани); Западно-Закавказский район

(Черноморское побережье Закавказья, примерно до Трабзона); Северо-Анатолийский район (бассейны Южного Причерноморья); Восточно-Предкавказский район (бассейны Терека и других рек, впадающих в Каспий к северу от Кавказского хребта); Восточно-Закавказский (реки Каспийского бассейна к югу от Кавказского хребта) и Урмийский (соответствует реликтовому озеру Урмия на Иранском нагорье).

Таким образом, многие современные зоогеографические схемы обнаруживают сродство фауны Восточного Причерноморья со Средиземноморьем и Передней Азией. Особняком стоит лишь горный Крым, в большинстве обсужденных ранее схем относимый к общеевропейским выделам. Эту точку зрения опровергал Яков Яковлевич Цееб, на примере пресноводной (преимущественно, лимнофильной) фауны Крыма установив принадлежность его горных районов (начиная со второй гряды) к Средиземноморской подобласти Палеарктики, включающей и Кавказ и Переднюю Азию, а равнинной степи – к Евро-Сибирской или Бореальной подобласти, общей с материковой Украиной (Цееб, 1947). Общеизвестно, что пресноводная фауна горного Крыма вполне своеобразна и вопрос ее происхождения кажется уже не столь однозначным (Прокопов, 2003). Так, ряд массовых реофильных видов, обитающих в Крыму (например, *Baetis braaschi* Zimmermann, 1980 или *Plectrocnemia intermedia* Martynov, 1917), имеют кавказское или переднеазиатское происхождение, а не европейское или собственно крымское, как считалось ранее (Sroka, 2012).

Многие авторы, не приводя зоогеографического районирования, отмечали сходство фауны Закавказья и Передней Азии. Например, по мнению Сусанны Константиновны Черчесовой (2004), фауна веснянок Северного Кавказа обнаруживает явные параллели с фауной Передней Азии. Из 34 видов веснянок Северной Осетии 15 видов – общие с Ираном или Турцией, 12 – эндемики Кавказа, и только 7 – общеевропейские и транспалеарктические. Существенных связей со средиземноморскими и тем более тропическими фаунами в этих группах автором не установлено.

Фауна горошинок (Pisidioidea) Кавказа также имеет, по А.В. Корнюшину (1996), переднеазиатское происхождение. Очевидное сходство Крымской, Кавказской и Переднеазиатской фаун пресноводных планарий отмечал и Н.А. Ливанов (1951).

Существуют, однако, и иные воззрения. Так, пещерная фауна и Западного Закавказья и Крыма по-видимому имеет балканское происхождение и на уровне родов обнаруживает огромное сходство как с этим регионом (Бирштейн, Левушкин, 1967; Бирштейн, 1985), так и с рядом континентальных южноевропейских (например, югом Франции). Балкано-кавказское распространение имеют креветки *Troglocaris*, амфиподы Typhlogammaridae, ряд групп видов из родов *Niphargus* и *Proasellus*. Лишь восточнозакавказская пещерная фауна обладает сходством с передне- и среднеазиатской (Бирштейн, Левушкин, 1967).

Богатая фауна мошек Армении вообще по преимуществу эндемична. Из 47 видов 8 отмечено только в Армении, 18 – общие с другими регионами Закавказья, 14 – общие с европейскими регионами, 1 характерен только для Средиземноморья, всего 5 видов – общие со Средней Азией и 1 – с Ираном (Тертерян, 1968). Возможно, что столь явная диспропорция свидетельствует лишь о вопиющей недоизученности фауны мошек Передней Азии.

В целом описанные выше различия зоогеографических схем подтверждают выводы, сформулированные еще А.В. Мартыновым (1929): разные группы организмов имеют разные потенциалы к расселению, разный возраст и историю, поэтому биогеографии их различны. Однако систематически далекие, но экологически сходные группы обычно и расселяются сходным образом, демонстрируя на зоогеографических схемах сходное распространение.

1.2.2. Опыты локального районирования в пределах региона.

Первые варианты зоогеографического районирования внутренних территорий Восточного Причерноморья относятся к началу XX века. Так,

Константин Алексеевич Сатунин на основании распространения наземных позвоночных выделил в пределах Кавказа и Закавказья 11 зоогеографических зон, в общем, за некоторым исключением, соответствующих ландшафтно-климатическим субрегионам (Рисунок 5). Регионы к северу от Кавказского хребта в его представлении разделялись по линии Ставропольской возвышенности, служащей водоразделом для бассейнов Терека и Кубани. Таким образом, здесь выделялось 4 округа: 2 равнинных (степные округа Западного и Восточного Предкавказья) и 2 горных (Западный и Восточный округа Кавказского хребта). Влажные низкогорья и заболоченные равнины Западного Закавказья (включая и Аджарию) объединялись в единый округ. Исключение составляли лишь нагорные области Месхетского и Триалетского хребтов, объединяемые вместе с Малым Кавказом, Сурамским хребтом и среднегорными склонами Восточного Кавказа в особый лесной округ Восточного Закавказья. Отдельный округ составляли равнинные полупустыни и степи Восточного Закавказья, включая и долину Аракса («степной округ Восточного Закавказья»), Армянское нагорье («округ Южного Закавказья»), лесного и равнинного Талыша («лесной округ и высокогорная степь Талыша»). Одной из ярких особенностей данной схемы стало выделение специального округа «истоков Куры» в Ахалцихской впадине, представляющего, по мнению автора, переходный вариант между лесным и нагорным округом Закавказья. Данная схема остается вполне актуальной и сейчас, выделяясь тщательностью подхода и общей проработанностью, несмотря на полное игнорирование автором формальных статистических методов.

Один из малых и наиболее спорных (Державин, 1938) выделов схемы А.К. Сатунина – Аралышский район долины Аракса, относящийся к степному округу Восточного Закавказья, в дальнейшем независимо подтверждали Я.А. Бирштейн (1933) и Н.Н. Акрамовский (1952) для пресноводной фауны, поскольку здесь удалось найти несколько реликтовых видов каспийского происхождения (Рисунок 6). Существование этих

реликтов объяснялось следующим образом. В миоцене территория современной долины Аракса была занята заливом Сарматского моря. После плиоценовых поднятий вулканов Арагаца и Арарата, а также Гегамского хребта, сопровождавшихся прогибанием периферических частей этих массивов, образовалась современная Араратская котловина, поначалу заполненная солеными водами бывшего залива. Постепенно опресняясь, она стала убежищем для нескольких видов, происходящих из древнего Каспия. Это бокоплавы сем. Pontogammaridae *Dikerogammarus aralychensis* (Birstein, 1932) и *Turcogammarus setosus* (Schaferna, 1914), речной рак *Pontastacus pylzovi* (Skorikov, 1911), а также близкие к каспийским Pyrgulidae моллюски рода *Shadinia*. В литературе имеются также данные о своеобразной фауне Pontogammaridae Верхней Куры, возможно имеющей сходное происхождение (Barnard, Barnard, 1983).

Излюбленным районом зоогеографических исследований стал Западный Кавказ, представляющий на относительно малой территории высокое разнообразие быстро сменяющихся ландшафтно-климатических условий. Первая попытка зоогеографического районирования в пределах этого субрегиона была продемонстрирована А.Н. Бартеневым (1930 б). На основе данных о распространении стрекоз он выделил здесь четыре округа: Закубанский (Предкавказье, включая Адыгею и окр. Краснодара); Новороссийский (Черноморское побережье от Анапы до Туапсе), Понтийский (от Туапсе и далее вдоль Черного моря за границы СССР) и Горный (горы Большого Кавказа).

Позже предварительное зоогеографическое районирование Западного Закавказья было разработано на основе распространения троглобионтов (Бирштейн, Левушкин, 1967). Крым и Западное Закавказье были включены в Средиземноморскую биоспелеологическую зону, подразделяющуюся здесь на ряд районов – Крымский, Северо-Западный (участок от Анапы до Гагры), Абхазский (от Гагры до бассейна Ингури) и район Западной Грузии (от бассейна Ингури примерно до Сурамского хребта).

Наконец, М.В. Чертопрудом и К.В. Песковым (2007) было предпринято районирование Западного Кавказа по пресноводной реофильной фауне в целом. В этом случае явно выделялось четыре района: Новороссийский (от Анапы до линии Горячий Ключ-Туапсе, с обоих сторон хребта), Колхидский (Черноморское побережье от Туапсе до Адлера и, видимо, дальше), Домбайский (северные склоны Кавказского хребта к востоку от Майкопа) и не слишком четко обозначенный горный район Псебай-Архыз (средне- и высокогорья Кавказского хребта на Западном Кавказе).

Приведенные схемы имеют ряд различий, но все же демонстрируют более или менее сходную картину, особенно на Черноморском побережье. В ряде случаев более четкому пониманию распространения таксонов в пределах региона мешала слабая фаунистическая изученность.

Армянское нагорье, существенно более однородное ландшафтно, стало полигоном для зоогеографических исследований Н.Н. Акрамовского, основанных на распространении стрекоз (1948) и наземных (в меньшей степени – пресноводных) моллюсков (1976). Автор отмечал очевидные параллели его схем с вариантами флористического районирования и подтверждал существование на территории нагорья двух западнопалеарктических провинций: Восточно-Средиземноморской и Иранской. В составе первой он выделял Кавказскую подпровинцию, охватывающую лесные склоны Малого Кавказа (Тавушская и Лорийская области Армении) и Малоазиатскую подпровинцию, простирающуюся с запада до степей и луго-степей северо-западных районов Армении (Ширакская область). Большую часть полупустынь и степей Армянского и Карабахского нагорий, а также пустынные районы Араратской долины автор определял в состав Северо-Иранской подпровинции Иранской провинции.

Среди зоогеографических работ по Малой Азии своей проработанностью выделяется схема Ф. Сипахилер (Sipahiler, 2008), основанная на распространении ручейников. В причерноморском регионе

Малой Азии выделяются 4 зоогеографических региона (Рисунок 7): регион Восточной Анатолии (включает регионы Армянского нагорья в пределах Турции, имеет 19 эндемиков), регион Северо-Восточной Анатолии (Черноморское побережье от Самсуна до Батуми, наиболее богато эндемиками – 35 видов), регион Северо-Западной Анатолии (от Самсуна до Бартына, характеризующийся более сухим приморским климатом, имеет 28 эндемиков) и регион Мраморного моря (Стамбул и Фракия, с общеевропейской фауной и малым числом эндемиков – всего 5). В данном случае видно, что ручейники также привязаны к макроландшафту и климатическим параметрам региона. Фактически, выделяется зона степных холодноводных нагорий, рефугиумная зона влажных субтропиков (характеризующаяся наибольшим количеством эндемичных видов) и зона со значительно более сухим приморским климатом.

Зоогеографическое районирование Восточного Причерноморья до сих пор представляет существенный интерес. Наличие локальных центров видообразования и отчетливых рефугиумных зон предлагают здесь практически бескрайние перспективы для изучения принципов расселения и дивергенции видов. Описания новых таксонов позволяют обнаруживать дополнительную специфику в ряде областей и районов, постоянно корректируя существующие схемы. Одна из таких попыток будет предпринята в Главе 10.

Глава II. Материал и методы исследования

2.1. Сбор и первичная обработка материала

Сбор материала для данного исследования происходил практически непрерывно на протяжении 16 лет. Первые сборы, анализируемые ниже, выполнены в Крыму и на Кавказе М.В. Чертопрудом в начале 2000-х годов. Автором самостоятельные и целенаправленные сборы материала начаты в 2008-м году, на Черноморском побережье Кавказа. С тех пор с разной интенсивностью были обследованы практически все субрегионы Восточного Причерноморья: Горный Крым, северные и южные склоны Большого Кавказа, Апшерон, Талыш и Ленкоранская низменность, горы Малого Кавказа, Колхидская низменность, Армянское нагорье и Понтийские горы. Наибольшая плотность точек сборов приходится на Краснодарский край и Армянское нагорье. В общей сложности автором совместно с коллегами совершено 33 экспедиции, разобран материал 44 экспедиций. Детализированная таблица по материалам, срокам и локализации каждой экспедиции приведена в Приложении 1 (Таблица 1), карта сборов – на Рисунке 8.

За все время исследований отобрано и обработано в общей сложности 1960 проб, из которых 1057 – количественные. Приведенный в работе анализ состава и структуры сообществ основан на 923 количественных пробах, собранных до 2014 года. Более поздние результаты обрабатываются отдельно, однако наиболее яркие новые данные (в основном фаунистические находки) также обсуждаются в работе.

Для сбора количественных проб макробентоса применялся метод Жадина-Шредера. В качестве основного орудия отбора проб использован гидробиологический скребок полусферической формы площадью 0.02 $м^2$ с пластиковой сеткой, имеющей ячею в 1 мм. Животные на месте извлекались непосредственно из скребка, в котором отфильтровывался и промывался донный субстрат. Фиксация производилась немедленно, 70% спиртом или 4% раствором формалина. В случаях аномально малых размеров водоема или

работы на сплошных скальных объектах организмы отбирались с поверхности субстрата пинцетом вручную.

Основным материалом для изучения состава и структуры природных сообществ макрозообентоса послужили количественные пробы, демонстрирующие обилие организмов в пересчете на единицу площади. Каждая из таких проб складывалась из пяти захватов однородного субстрата, покрывая площадь в 0.1 м^2. При небольшой плотности бентоса или сложной структуре сообщества число подпроб увеличивалось до 10. Иногда, главным образом в родниках, площадь пробы была ограничена площадью изучаемого биотопа. Расстояние между подпробами составляло, как правило, от 1 до 5 метров. Таким образом, наши пробы направлены на выявление пятен сообществ площадью от нескольких квадратных метров, что соответствует термину мезобиотоп (mesohabitat) в понимании П. Парасевича (Parasiewicz, 2001). Вполне очевидно, что рассмотрение сообществ в существенно большем или меньшем масштабе пространства должно давать иные результаты.

Параллельно с количественными отбирались и качественные пробы, направленные на максимальное выявление видового богатства водотока. В этом случае также происходил сплошной сбор со всех возможных типов донного субстрата, до выхода количества видов «на плато», оцениваемого визуально. Тщательный отбор таких проб позволяет получить информацию о видах, редких в регионе и не попадающих в количественные пробы в силу низкой плотности или оригинальной локализации в водоеме. Данные такого рода необходимы с точки зрения зоогеографического анализа.

При описании проб на этикетках указывались следующие данные: название водотока и географическое положение точки сбора с указанием высоты над уровнем моря; гидрологические и гидродинамические характеристики водотока, оцениваемые чаще визуально; характер преобладающих донных субстратов; особенности конкретного донного биотопа, с которого произведен сбор; температура, прозрачность и уровень

минерализации; краткое описание окружающих ландшафтов; дата и личность сборщика. В ряде случаев указывались и другие факторы, оказывающие существенное влияние на донные сообщества, например, загрязненность водотока или сверхдоминирование одного из видов.

Камеральная обработка производилась в условиях домашней лаборатории автора при использовании бинокулярных стереомикроскопов МБС-9 и Carton TRIO 0750 и световых микроскопов Микмед-1 и Carl Zeiss Jena. Детали строения, плохо различимые в световой микроскоп, изучались с использованием сканирующих электронных микроскопов Jeol JSM–6308LA и Cam Scan S2 в лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Для идентификации большинства родов и видов двукрылых, а также поденок, Amphipoda и Isopoda изготавливались временные и постоянные препараты, фиксируемые глицерин-желатином или канадским бальзамом. Предварительно животные вываривались в растворе щелочи (NaOH), оставляя лишь хитиновые структуры, по которым и производилась идентификация. При определении Gastropoda производилось анатомирование мягкого тела моллюска. Для легочных гастропод рассчитывался индекс копулятивного аппарата (ИКА), определяемый как соотношение длин препуциума и мешка пениса. Зачастую этот индекс рассматривается как важный и надежный таксономический признак (Jackiewicz, 1998; Круглов, 2005).

Определение организмов осуществлялось с использованием существующих отечественных и зарубежных пособий (таких как «Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий») и многочисленных описаний видов (более 50 статей, перечисленных в Главе 1). Слабая таксономическая изученность большинства групп беспозвоночных, составляющих реофильный макробентос Восточного Причерноморья, побудила нас инициировать описание ряда характерных таксонов, под руководством коллег-специалистов

(Глава IV). В среднем наши сборы содержат как минимум 10% неописанных на данный момент форм.

В определении ряда видов поденок существенную помощь оказали Р.И. Годунько (Природоведческий музей, Львов) и А.В. Мартынов (Институт Зоологии им. Шмальгаузена, Киев). Часть бокоплавов определена Д.А. Сидоровым (Биолого-Почвенный Институт ДВО РАН, Владивосток), хирономид – Е.А. Макарченко (Биолого-Почвенный Институт ДВО РАН, Владивосток), горошинок (Pisidioidea) – А.А. Фроловым (Мурманский Морской Биологический институт).

Большая часть обсуждаемых сборов хранится в личной коллекции автора и научного руководителя, а также на кафедре гидробиологии МГУ, в Музее пресноводных моллюсков Сибири (Омск), Мурманском Морском Биологическом институте, Природоведческом музее Львова, Музее Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и Биолого-Почвенном институте ДВО РАН (Владивосток).

При общем стремлении к определению организмов до уровня вида, большая их часть распознана лишь до рода. Это связано с невозможностью более подробной идентификации в силу отсутствия у изучаемых стадий видовых признаков (некоторые личинки Chironomidae и Limoniidae), недостаточной разработанностью системы группы (Unionidae, Euglesidae, личинки ряда групп веснянок) или необходимостью специального оборудования для достоверной идентификации (Rhyacodrilinae и другие группы олигохет).

2.2. Статистическая обработка данных. Выделение сообществ.

Сообществом мы называем любую стабильную комбинацию видов и их обилий, локализованную в одном или нескольких характерных биотопах. Подразумевается, что сообщество образует на дне водотока более или менее однородное пятно размером примерно от одного квадратного метра. Оно слагается характерным набором жизненных форм – группой организмов, на

определённой фазе онтогенеза занимающих сходные экологические ниши и обладающих комплексом основных адаптивных морфологических признаков, определяющих их общий габитус и возникших в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора (Шарова, 1973).

Мы принимаем на наш взгляд достаточно хорошо обоснованное (Жадин, 1940; Жадин, Герд, 1961; Чертопруд, 2011, 2014) разделение всей совокупности сообществ водных макробеспозвоночных на пять крупных классов: креналь, ритраль, фиталь, пелаль и рипаль. Разделение это основано не столько на природе подстилающего субстрата, сколько на наличии характерного набора жизненных форм бентоса. Давно отмечено, что сообщества характеризует «не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм» (Кашкаров по: Чернышев, 1996: 147). Соответственно, для ритрали характерны малоподвижные альгофаги-соскребатели и собиратели (Limnephilidae, Glossosomatidae, Ancylidae), плавающие альгофаги (Baetidae), малоподвижные фильтраторы (Hydropsychidae, Simuliidae); для фитали – малоподвижные фито-альгофаги (Lymnaeidae, Planorbidae) и плавающие хищники (Corixidae, Dytiscidae); для пелали – роющие фильтраторы (Unionidae, Pisidiidae) и червеобразные детритофаги и грунтоеды (Chironomidae, Tubificidae); для рипали и кренали – малоподвижные (Limnephilidae) и ползающие (Nemouridae, Leptophlebiidae) детритофаги (Чертопруд, 2014). Последние два класса могут быть близки структурно, но развиваются в принципиально различных типах водоемов и укомплектованы различными таксономическими группами. В кренали выражен оригинальный комплекс доминантов, а доминанты рипали — смесь в достаточной мере эврибионтных организмов (Чертопруд, 2014).

Для выделения типов сообществ первичные данные по обилию видов группировались в стандартные таблицы «виды-пробы» в программе Microsoft Excel. Здесь отражалась информация о численности организмов конкретного таксона на единицу площади, о их индивидуальной и суммарной биомассе.

Измерение биомассы осуществлялось с помощью торсионных весов, организмы предварительно высушивались на фильтровальной бумаге.

В качестве основного показателя обилия таксонов использовалась величина интенсивности метаболизма, описываемая формулой $D = k*N^{0.25}*B^{0.75}$ (где N – численность вида, B – биомасса, г; k – специфический для каждой группы коэффициент) и выражаемая в мл $O_2/м^2$, вычисляемая также в Microsoft Excel. Для выяснения роли организмов в сообществе этот показатель представляется наиболее адекватным, поскольку прямо связан с их энергетическими потребностями (Виленкина, Виленкин, 1969; Кучерук, Савилова, 1985). Значения k для пресноводных беспозвоночных использованы по работе Алимова (1979).

Таким образом, в качестве исходных данных использовались вычисленные доли таксонов в суммарном обилии сообщества по метаболизму. Относительное их обилие учитывалось при построении классификации, совместно с встречаемостью. При этом в ряде случаев из анализа были исключены единично встреченные эврибионтные животные, отличающиеся аномально большой биомассой (например, личинки *Tipula*), существенно изменявшие положение пробы в классификационном построении. Абсолютные показатели сообществ (например, суммарная биомасса) при сравнении практически не учитывались.

Наиболее явно типы сообществ выделяются при усреднении данных до уровня родов, так многие виды (включая и доминантов) часто специфичны для отдельных субрегионов (например, в Западном Закавказье, в Талыше и Северной Турции). Поэтому при выделении типов сообществ мы отказались от изучения таксонов видового уровня, и оперируем родами или семействами. Учет таксонов видового уровня приводит к существенному увеличению статистических выделов, что создает излишнюю путаницу.

Первичная разбивка проб на группы выполнена при использовании индекса сходства Жаккара и реализована в виде дендрограммы программой PAST. Корректировка этих данных и выделение конкретных сообществ

происходило при помощи метода Браун-Бланке в описании Б.М. Миркина (Миркин и др., 2001) и модификации М.В. Чертопруда (2011). Этот метод подразумевает выделение сообществ на основе выявления из общего списка так называемых «дифференцирующих» таксонов, не являющихся эврибионтными и редкими для данной выборки. Полученные результаты по возможности привязывались к биотопическим условиям или конкретным факторам, оказывающим наибольшее воздействие на сообщество.

Структурная иерархия сообществ описывалась на основе классификации Ульфстранда (Ulfstrand, 1968), разработанной для амфибиотических насекомых. Доминирующий вид при этом должен составлять не менее 25% от общего объема сообщества, субдоминанты – не менее 10%.

Применяемая номенклатура реофильных сообществ основана на выделении пяти выше перечисленных классов и приставках, обозначающих ведущие для данного типа сообщества биотопические или биотические факторы. Подробно эта номенклатура описана ранее (Чертопруд, 2011, 2014).

Предлагаемый в Главе 10 вариант зоогеографического районирования реофильной фауны Восточного Причерноморья основан преимущественно на данных о распространении родов и видов первичноводных животных, чьи ареалы отражают процессы исторического развития региона. Каждому из выделов соответствует набор эндемичных родов амфибиотических насекомых или реликтовых видов моллюсков или ракообразных. Критерием также может быть полное отсутствие каких-либо реликтовых форм в фауне региона.

Глава III. Краткий физико-географический очерк района исследований

Восточное Причерноморье рассматривается нами в границах: горный Крым, Кавказ и Закавказье, бассейн Аракса в пределах Турции и Ирана, бассейны Черного моря вдоль северного побережья Малой Азии. Общая площадь территории, охваченной исследованиями, составляет приблизительно 620 тысяч кв. км. Сложившиеся на ней природные условия, в силу преобладания горного рельефа, демонстрируют значительное разнообразие.

Климат Восточного Причерноморья значительно варьирует в зависимости от широтного и высотного расположения конкретного региона: от вечных льдов высокогорий Большого Кавказа до теплых субтропических холмов побережья Малой Азии и Закавказья. По показателям влажности здесь также можно обнаружить крайние варианты: от засушливых солончаковых пустынь Апшерона и Гобустана до постоянно влажных лесных склонов Лазистанского и Месхетского хребтов. В целом для Кавказа при движении с запада на восток возрастает общая континентальность климата: зимы становятся холоднее, летние месяцы – жарче и суше. Однако, район с наиболее мягким и влажным климатом находится близ геометрического центра рассматриваемого нами региона – в Аджарии и Лазистане, у юго-восточной оконечности Черного моря.

В пределах региона можно выделить несколько ландшафтных районов: Крымские горы, Большой Кавказ, равнины Западного и Восточного Закавказья, Талышские горы, Малый Кавказ, Армянское нагорье и Понтийские горы (Рисунок 9). Обширные и во многом своеобразные равнины и присущие им водоемы степного Крыма и Предкавказья нами практически не изучались. Нет собственных данных и о ландшафтах степной Кахетии и низкогорий Ставрополья. Очерк основан преимущественно на собственных наблюдениях автора с включением некоторых сведений (в

основном геологического или климатического характера) изложенных в V-м томе серии «Животный мир СССР» - Горные области Европейской части СССР (Павловский, 1958).

3.1. Горный Крым

Крымские горы расположены вдоль южного и юго-восточного берега Крымского полуострова. Считается, что эта горная система образована тремя параллельными грядами, но существенное ландшафтное выражение имеет лишь Главная гряда, достигающая высоты 1545 м (гора Роман-Кош). Она начинается близ Балаклавы на юго-западе полуострова и заканчивается горой Агармыш у Старого Крыма, на востоке. В этом направлении горы снижаются, уменьшается их увлажненность. Хребет имеет весьма характерное строение: пологие северные склоны, часто облесненные, переходят в плоские степные нагорья, называемые Крымской яйлой (подразделяемой на серию отдельных участков с собственными названиями), которые, в свою очередь, круто обрываются на юг, к Черноморскому побережью. Узкая полоса побережья обладает достаточно теплым, почти субтропическим климатом, хотя снег зимой выпадает здесь вполне регулярно. Заметно холоднее на северных склонах и тем более на яйле. Максимальная влажность сопряжена с наиболее высокими районами хребта, где задерживаются воздушные массы, сформированные над Черным морем. С уменьшением его высоты сухость возрастает по обоим склонам, а ландшафт остепняется. В целом регион достаточно сух, полноводных водотоков немного, родники и источники встречаются в небольших количествах.

На юго-западе хребта выделяется массив сомкнутых между собой яйловых плоскогорий: Байдарская, Ай-Петринская, Ялтинская, Никитская, Гурзуфская и Бабуган яйлы. Восточнее яйлы четко обособляются друг от друга перевалами – богазами. Многие из этих массивов сложены карстовыми породами, поэтому вода на них не скапливается, зато имеется масса пещер

шахтного типа, населенных небогатой, но весьма своеобразной фауной. В восточной части массива яйлы сменяются серией коротких хребтов и отдельных вершин, часть из которых имеет вулканическое происхождение.

Крымские горы представляют собой наиболее существенный водораздел полуострова. С хребта на юг текут очень короткие горные ручьи и речки, нередко начинающиеся карстовыми источниками. На северо-западной оконечности массива, характеризующегося максимальным увлажнением, формируются наиболее крупные реки полуострова – Черная, Бельбек, Кача и др. Здесь берет начало и известная река Коккозка, протекающая в глубоком скальном каньоне, называемом «Большой каньон Крыма». В верховьях эти реки имеют типично горный облик. Водотоки северо-восточных склонов хребта впадают в заливы Азовского моря, они маловодны и в жаркое время года могут пересыхать совсем.

Реофильная фауна Крыма бедна, но представляет существенный интерес, поскольку, находясь в географической изоляции в течение длительного времени, сформировала ряд своеобразных эндемичных таксонов.

3.2. Большой Кавказский хребет

Большим Кавказом называют систему продольных параллельных хребтов, главный из которых протянулся между Черным и Каспийским морем, от Анапы на западе до Баку на востоке. Общая протяженность массива – более 1100 км, ширина – до 180 км. Наиболее высока центральная часть хребта, с вершинами на уровне 4000-5000м. Наивысшая точка – гора Эльбрус, 5642 м. Большому Кавказу свойственно высокое разнообразие ландшафтно-климатических условий, определяемое многочисленностью высотных поясов и зон, а также значительным градиентом влажности и общей континентальности, повсеместно проявляющихся в разных сочетаниях. Традиционно Большой Кавказ подразделяется на три района: Западный Кавказ (от Анапы до Эльбруса), Центральный Кавказ (от Эльбруса

до Казбека) и Восточный Кавказ (от Казбека до Баку). Нами регион исследовался неравномерно, в силу ряда причин мы практически не имеем сборов с Восточного Кавказа. Наиболее изучены южные склоны Западного Закавказья и среднегорья Центрального Кавказа.

3.2.1. Западное Закавказье. Главный Кавказский хребет начинается в окрестностях Анапы сухими, частично остепненными холмами. Он быстро повышается в направлении юго-востока, постепенно отдаляясь от моря. Уже на уровне Туапсе его высоты достаточно, чтобы задерживать теплые и влажные воздушные массы, сформированные над Черным морем, не пропуская их в степи Предкавказья. При движении далее на юго-восток климатические, ландшафтные и фаунистические различия между северными и южными склонами все более возрастают.

В Закавказье, зажатом между Черноморским побережьем и Кавказским хребтом, влажность и среднегодовая температура климата повышаются при движении с запада на восток. Сухие дубравы и полустепи на уровне Новороссийска сменяются грабовым, а затем буковым лесом, в котором, начиная с окрестностей Туапсе, появляются колхидские элементы. Ближе к Сочи низкогорный лес обретает вечнозеленый подлесок из самшита, лавровишни и падуба, характерный для мезофильных субтропических регионов. Зимой здесь временами выпадает снег и очень влажно. Наиболее теплое место побережья приходится на Новый Афон, дополнительно укрытый приморским локальным хребтом. Восточнее Сухуми горы отделяются от моря, образуется широкая приморская равнина – западная окраина Колхидской низменности, соответственно, влажность климата в низкогорьях несколько уменьшается. Характерные колхидские ландшафты простираются до Кутаиси и Сурамского хребта, где также отличаются некоторой сухостью по сравнению с западной Абхазией.

Для южных склонов Западного Закавказья характерно сильное развитие карстовых форм рельефа. Здесь выделяется не менее трех различных карстовых районов (Бирштейн, Лёвушкин, 1967), отличающихся

строением и временем формирования. Многочисленны пещеры и малые полости (эпикарст), многие из которых обводнены.

На южных склонах Кавказа хорошо выражена высотная поясность. Выше вечнозеленых колхидских лесов располагается зона букового леса, примерно с 500 до 1000 м., далее – пояс пихтовых лесов. Примерно на 2000 м. проходит верхняя граница леса, представленного здесь низкорослой ольхой, и реже – березой. Он заменяется сочными альпийскими лугами с вкраплениями рододендрона, можжевельника и других кустарников. Изредка этот ландшафт дополняется скальными выходами и каменистыми россыпями, доминирующими уже на следующем высотном уровне – выше 3000 м., где они подходят непосредственно к ледникам.

Западное Предкавказье (северный макросклон западной части Большого Кавказа) обладает более сухим и холодным климатом. Основным ландшафтом здесь является степь, буковый лес остается лишь на склонах гор, начиная примерно с высоты 500 м. Отдельные колхидские элементы флоры и фауны проникают на северные склоны Кавказа на уровне Майкопа (например, в долину реки Белой), однако с возрастанием хребта на восток этот процесс прекращается.

Речная сеть в регионе повсеместно густая, хотя действительно крупных рек немного. В Закавказье выделяются Мзымта, Бзыб, Кодор и Ингури, на северном склоне – река Белая. Наиболее богатая пресноводная фауна свойственна территории Западного Закавказья, где в ее составе отмечено значительное количество реликтовых групп. Характерен высокий уровень эндемизма (в т.ч. родового), особенно среди стигобионтных групп (Турбанов и др., 2016).

3.2.2. Центральный и Восточный Кавказ. Климат Центрального и Восточного Кавказа в общем более сухой, а в низкогорьях более холодный, по сравнению с западной частью хребта. Вдоль северных и южных склонов здесь располагается несколько дополнительных горных массивов с высотами примерно до 3500 м, разделенных глубокими долинами и ущельями.

Параллельно южному склону тянутся Сванетский, Рачинский, Лечхумский, Мегрельский, Картлийский, Кахетинский хребты, параллельно северному: Скалистый, Терский, Сунженский, Андийский, Самурский и др. хребты.

Восточнее Самурского хребта низкогорные области южных склонов остепняются, появляются сосновые редколесья и участки безлесной степи. Этот ландшафт доминирует в окрестностях Тбилиси и на холмистых равнинах Кахетии. Водоемов здесь немного, как правило, они тяготеют к равнинному типу и существенно загрязнены сельским хозяйством. В среднегорьях продолжает произрастать широколиственный, преимущественно буковый, лес, исчезающий только на уровне азербайджанского города Исмаиллы. Восточнее горы понижаются, а ландшафты высыхают вплоть до полупустыни, спускаясь к Апшерону.

Аналогичная ситуация наблюдается и по северным склонам. Предкавказье здесь представлено обширной степной равниной, переходящей в холмы и низкогорья второстепенных хребтов, поросших буковым лесом примерно до высоты 1500 м. Выше растительность сменяется низкорослым ольшаником, на 1900 – 2000 переходящим в альпийские луга с фрагментами скальных выходов и каменистых россыпей. При движении на восток достаточно влажные альпийские луга заменяются сухими горными степями, в Дагестане спускающимися и иногда полностью вытесняющими лес среднегорий. Вновь северные склоны ненадолго порастают влаголюбивым буковым лесом при повороте хребта на юг вдоль Каспия, однако ближе к Апшерону он также сменяется степью, а потом и полупустыней.

3.3. Равнины Западного Закавказья

Небольшие узкие приморские равнины встречаются практически на всем протяжении побережья Западного Закавказья, но значительные площади равнинного ландшафта можно обнаружить только на территории Колхидской низменности в Западной Грузии. Долгое время эти равнины были населены относительно слабо, поскольку представляли собой сплошные болотные

массивы, способствующие массовому развитию малярии. Активное осушение равнин Западного Закавказья проводилось в 18 и 19-м веках. В результате большая часть естественного ландшафта была уничтожена, вода отведена дренажами, а более сухие участки плотно заселены или отданы под сельхозугодья. Островные участки некогда обширных болот сохранились лишь в национальных парках Аджарии и Гурии (Грузия).

3.3.1. Малые низменности Западного Закавказья. На участке Сочи – Сухуми существует несколько изолированных равнинных участков. В долине нижнего течения Мзымты – Имеретинская низменность, вокруг озера Инкит и устья реки Бзыб на Пицундском мысу – Бзыбская низменность, а также Гудаутская равнина, между Гудаутой и Новым Афоном.

Естественных ландшафтов здесь сохранилось немного. Имеретинская низменность в последнее время была полностью застроена объектами спортивной инфраструктуры, Гудаутская равнина занята садами и сплошными поселками, на данный момент частью заброшенными, несколько менее нарушены ландшафты Бзыбской низменности, особенно широкая пойма озера Инкит.

Для данных ландшафтов характерны типично равнинные водотоки без существенного уклона русла, часто заиленные или зарастающие макрофитами. Бзыбская низменность изрыта дренажными каналами со слабым течением и значительным заилением дна.

Район является западным форпостом Колхидской лимнофильной фауны; здесь обычны разнообразные Unionidae, крупные гастроподы *Viviparus costae* и другие виды, не свойственные быстротекучим водам.

Внешне аналогичные небольшие приморские низменности известны и с Черноморского побережья Малой Азии, например, в окрестностях Синопа, но нами они не исследованы.

3.3.2. Колхидская низменность. Начинаясь узкой полосой от Сухуми, Колхидская низменность постепенно расширяется на восток на многие десятки километров, с севера ограниченная хребтом Большого

Кавказа, с востока – Сурамским хребтом, с юга и юго-востока – хребтами Малого Кавказа (Месхетским и Триалетским), прерывающими ее уже в Аджарии, у Кобулети. Большая часть ее территории находится в нижней части долины реки Риони – наиболее крупного водотока низменности.

Климат региона теплый, субтропический и очень влажный. Мощный хребет Большого Кавказа предотвращает проникновение сюда холодных ветров с предкавказских и восточноевропейских равнин, горы Малого Кавказа закрывают низменность от климатических влияний Армянского и Анатолийского нагорий, отличающихся существенно более резкими погодными условиями. Зато сформировавшиеся над Черным и Средиземным морем теплые и влажные воздушные массы, приносимые западными ветрами, попадают здесь в пространство, замкнутое двумя крупными горными системами и Сурамским хребтом, и проливаются обильными дождями.

Колхидская низменность далеко не однородна ландшафтно. В целом она имеет явный уклон к западу, где крайние точки суши находятся ниже уровня Мирового океана. На востоке равнина поднимается к Сурамскому хребту до 150 м. В южной части обильны многокилометровые мелководные болота, поросшие тростником, известно и несколько достаточно крупных озер (например, оз. Палеостоми, ныне искусственно соединенное с морем и превращенное в солоноватоводный залив). В исторические времена территория низменности была покрыта сплошными, местами значительно заболоченными лесами, однако на данный момент большая ее часть распахана и отведена под нужды сельского хозяйства. Населенность равнины также высока. Наиболее распространенный здесь тип проточных водоемов – ручьи в прямолинейных дренажных каналах, нередко с дополнительно укрепленными берегами и искусственной регуляцией. Русла большинства естественных равнинных рек также изменены и подкорректированы в связи с потребностями цивилизации, в том числе и участок нижнего течения Риони.

Лишь несколько национальных парков и заповедников (например, национальный парк «Болота Испани») сохраняют уникальные болотные ландшафты Колхиды, демонстрирующие своеобразие здешней пресноводной фауны и формируемых ей сообществ.

3.4. Равнины Восточного Закавказья

На территории Восточного Закавказья располагается несколько крупных равнин. Большая их часть находится на территории Азербайджана и составляет большую часть его территории. Естественным образом, именно здесь концентрируется основное население республики. Равнинные земли, пригодные для сельского хозяйства, на данный момент полностью распаханы, небольшие реки разведены на арыки и каналы, крупные – сильно загрязнены, а естественных лесов практически не осталось, если не считать нескольких известных тугаев в долинах нижнего Аракса и Куры. В целом, это один из наиболее нарушенных и наименее интересных с точки зрения речной биологии районов.

3.4.1. Гобустан и Апшерон. Холмистые равнины и плоскогорья Гобустана и Апшерона непосредственно примыкают к нисходящей восточной оконечности хребта Большого Кавказа. Оба района весьма четко очерчены ландшафтно: Гобустаном называют низкое плоскогорье (холмы до 400 м. высотой) в треугольнике Баку – Шемаха – Аджикабул, Апшеронская равнина ограничена одноименным полуостровом, на материке плавно переходя в Гобустан.

Апшерон, вместе с прилегающими материковыми территориями, уже много веков остается одним из значимых цивилизационных центров Восточного Закавказья, поэтому пресс человеческой деятельности здесь наблюдается особенно ярко: немногочисленные природные источники пресной воды зарегулированы или сильно загрязнены, естественные приморские степи и полупустыни значительно пострадали в результате нефтедобычи и промышленного освоения региона.

Многочисленные трансгрессии Каспия, в ходе которых и Апшерон и Гобустан неоднократно затапливались морскими водами, привели к значительному просаливанию почвы, поэтому растительность здесь бедна и представлена несколькими соле- и засухоустойчивыми травянистыми формами. Редко на скалистых берегах северного Апшерона можно обнаружить реликтовые популяции дикого инжира, винограда и других, более мезофильных растений (Верещагин, 1949). Соответственно, большая часть формально пресных водоемов здесь также обладает повышенной минерализацией, что позволяет обитать в них лишь немногим видам амфибиотических насекомых (в основном личинкам двукрылых и стрекоз) и моллюсков.

Климат Апшерона и Гобустана суров своей засушливостью. Осадки выпадают регулярно лишь весной, порождая многочисленные эфемерные водоемы, к июню полностью пересыхающие. Летом и осенью погода стоит жаркая (30-37ºС) и сухая, зима чаще всего сопровождается нестабильным похолоданием до -10-15ºС, при почти полном отсутствии снега.

Наиболее интересным свойством региона с точки зрения гидробиологии следует признать наличие значительных запасов пресной воды в его грунтовых водах и подземных полостях. Искусственные пресные источники имеются по всему Апшерону, даже средневековая («Девичья») башня на берегу Бакинской бухты имеет на нижних ярусах пресноводный колодец. Водоемы эти изучены слабо, на данный момент из них описан один эндемик – *Stygobromus apscheronia* (Derzhavin, 1945). В гобустанских родниках у станции Пута нами обнаружен также ранее неизвестный вид *Gammarus*.

3.4.2. Ширванская степь и равнинный Карабах. Обширные равнины и низменности, местами пересеченные плоскими грядами и неглубокими понижениями, лежащие между южными отрогами Большого Кавказа и рекой Курой (Ширван), а также между нижним, равнинным участком Аракса, вплоть до устья, и Курой (равнинный Карабах). На западе

Ширванская степь плавно поднимается к Шекино-Аджиноурскому низкогорью и долине Алазани, а равнинный Карабах – к Нагорному. Оба региона тяготеют к полупустынному или степному ландшафту.

Особенности региона продиктованы его равнинной природой и расположением вдоль крупнейших равнинных рек Восточного Причерноморья. Как и все южные равнины, это густонаселенные области, с повсеместно нарушенными природными ландшафтами. Пойма Куры ныне практически полностью распахана и дополнительно увлажнена подведенными арыками, уцелевшие участки естественной природной растительности жмутся к подножьям обрамляющих равнину хребтов. Немногочисленные природные тугайные леса вдоль Куры и Аракса также практически исчезли, лишь кое-где сохранились сухие можжевеловые гряды. Воды рек на всем протяжении их равнинного течения отводятся для оросительных нужд, равнина обильно изрыта каналами и другими гидротехническими сооружениями. Большая часть водотоков здесь характеризуется незначительными показателями скорости течения, повышенной мутностью и загрязненностью. Последние два пункта в полной мере относятся и к Куре, существенно пострадавшей от стоков с полей и традиционной добыче гравия непосредственно из русла реки (при помощи тяжелой техники). Стоит отметить, что для региона известно несколько заболоченных низменностей, особенно крупные болота – в равнинном Карабахе. Вместе с тем, в районах, удаленных от поймы Куры и Аракса, преобладают сухие степные и полупустынные ландшафты. Осадков здесь выпадает все еще недостаточно, летние месяцы сопровождаются стабильной жарой, до 40ºС и выше, зимы в основном бесснежны.

С гидробиологической точки зрения на территории региона наиболее интересен участок нижней Куры, отличающийся резким повсеместным доминированием разнообразных понто-каспийских бокоплавов (Pontogammaridae), кумовых раков и других выходцев из Каспия.

3.4.3. Муганская равнина и Ленкоранская низменность. Комплекс равнин и низменностей, ограниченных с севера долиной реки Кура, с юга и запада – Талышскими горами, а с востока – Каспием. Климат продолжает увлажняться при движении на юг, в регионе немало остаточных участков естественной лесной растительности, болот и разнообразных равнинных водотоков.

Населенность региона также высока. Все равнинные водотоки в обязательном порядке подчинены нуждам сельского хозяйства, их воды пущены на орошение полей и других сельхозугодий, они же принимают назад уже загрязненные удобрениями и бытовыми отходами стоки. Холодные горные реки, спускающиеся с гор Талыша, на равнине тут же превращаются в мутные загрязненные потоки, текущие в искусственных руслах и населенные сильно обедненной, малоспецифичной фауной. Естественные леса из длиннолистного дуба, кавказской лапины и черной ольхи сохранились пятнами лишь на участке Ленкорань-Астара, характеризующимся достаточным увлажнением. Здесь же возможно обнаружение ненарушенных равнинных источников и ручьев.

С гидробиологической точки зрения наибольший интерес представляют опресненные лиманы и прикаспийские озера, заиленные и поросшие тростником, а также устьевые участки крупных рек, таких как Ленкорань-чай.

3.4.4. Равнины Восточного Предкавказья. К северу от Апшерона отроги восточной оконечности Кавказского хребта достаточно резко спускаются к Каспию, подходя иногда вплотную к береговой линии (такое бывает и значительно севернее, например, в окрестностях г. Дербент). При движении на север они периодически отступают, открывая неширокие приморские равнины. Нами обследована только Хачмасская равнина, неизученными остались более широкие приморские низменности Дагестана.

Хачмасская равнина зажата с юга и севера отрогами северных склонов Кавказа, с востока ограничена Каспием, а на западе постепенно

переходит в Кусарскую наклонную равнину, также упирающуюся в Кавказский хребет. Относительно невысокая населенность района сделала возможным сохранение здесь нескольких крупных лесных массивов, например в районе Набрани и Худата.

Приморские равнины восточного Предкавказья характеризуется достаточно мягким климатом – уже достаточно высокий здесь хребет Кавказа препятствует перемещению влаги от Каспия во внутренние районы материка и в целом ограничивает движения воздушных масс в западном направлении. Относительно высокая влажность определяет существование на равнине большого числа малых рек, ручьев и источников (например, серия Шолларских родников, известная по отдельным публикациям С.Я. Вейсига, 1930), однако действительно крупных водотоков здесь нет, если не считать пограничную реку Самур, доступ к которой ограничен.

На Западе Хачмасская низменность постепенно поднимается, образуя наклонную Кусарскую равнину, характеризующуюся более сухим климатом. Реки здесь текут в глубоких оврагах, промытых среди отложений древнего Каспия, а плоские водоразделы покрыты разреженным дубовым лесом. Этот район интересен наличием ряда специфических эндемичных форм реофильного макробентоса, в основном поденок.

3.5. Талышские горы

Талышские горы – небольшой (около 100 км в длину) горный массив с высотами до 2500 м., расположенный в южной части Азербайджана. В действительности эта горная система состоит из трех близкорасположенных хребтов, продолжающихся в Иран, на запад и юг. На западе они отделены от Армянского нагорья глубокой долиной Аракса, но широко соединяются с северными отрогами Иранского нагорья. На юге Талыш без явной границы переходит в хребет Эльбурс, опоясывающий южный берег Каспия, а с севера выходит к равнинам Кура-Араксинской низменности. Таким образом, эта горная система по происхождению и географии является скорее частью

Иранского нагорья, но благодаря сложившимся административным границам, традиционно рассматривается и в составе Закавказья.

3.5.1. Лесной Талыш. Северные и восточные склоны Талыша покрыты густым, местами вечнозеленым лесом. Преобладают дубы, грабы, встречается тис. Климат здесь теплый, отличается большим количеством осадков, выпадающих преимущественно в зимнее время. Для летних месяцев напротив характерна аномальная сухость, приводящая к высыханию большинства здешних некрупных водотоков.

Талышские горы обладают существенной водностью: они пронизаны множеством мелких лесных ручьев и речек, основная масса которых принадлежит бассейнам рек Ленкорань-чай и Виляш-чай. Среди важнейших особенностей Талыша следует отметить большое количество термальных и минеральных источников в его лесных предгорьях. Пояс горячих ключей протянулся здесь вдоль подножия гор от Ленкорани до пос. Масаллы, многие из них окультурены и имеют курортное значение. Серные источники обычны в нижней части основных речных долин.

Сложный рельеф Талышских гор долгое время препятствовал их активному хозяйственному освоению, многие природные ландшафты здесь неплохо сохранились, в том числе и в пределах Гирканского заповедника. Однако в последнее время площадь лесных вырубок увеличилась, вдоль основных речных долин стали появляться горные курорты, существенно загрязняющие реки, нижние участки долин, открывающиеся на Ленкоранскую низменность, оказались распаханы. Активное освоение Талыша уже привело к существенному загрязнению и обеднению фауны нижнего участка реки Ленкорань-чай.

В лесных низкогорьях Талыша обитает множество своеобразных видов беспозвоночных и растений. Так, фауна пресноводных макробеспозвоночных обогащена здесь несколькими эндемичными стигобионтными бокоплавами родов *Lyurella* и *Niphargus*.

3.5.2. Нагорные области Талыша. Граница леса в Талыше проходит примерно по высоте 1800-2300 м. В отличие от гор Большого Кавказа, здесь нет пояса увлажненных альпийских или субальпийских лугов – лес, представленный в верхнем ярусе невысокими сухими дубравами, переходит в сухую нагорную степь, близкую по свойствам к аналогичным ландшафтам Армянского и Иранского нагорий.

Характерен безлесный ландшафт, бедность травяного покрова и крайняя суровость зимних условий. Крупных рек нет, однако обильны разнообразные холодные источники, дающие начало и основным рекам талышских лесных низкогорий. Фаунистически регион сходен с некоторыми участками Армянского нагорья и Малого Кавказа, однако все еще изучен недостаточно.

3.6. Горы Малого Кавказа

Малым Кавказом называют серию горных хребтов, обрамляющих с севера и северо-востока нагорные области Закавказья: Ахалцихское плато, Джавахетинское, Армянское и Карабахское нагорья. Существует несколько географических подходов к установлению границ этой горной системы, ряд авторов причисляет к Малому Кавказу хребты степной зоны Армянского нагорья, а также Зангезурский хребет или его северную часть. В данной работе в это понятие мы включаем лишь краевые хребты нагорий, непосредственно выходящие к равнинам Закавказья. С запада на восток: Месхетский, Триалетский, Сомхетский, Шахдагский, Муровдагский и Карабахский хребты.

Возрастание высоты хребтов идет в направлении северо-востока, наивысшая точка – гора Гямыш (3724 м.), на хребте Муровдаг. В этом же направлении уменьшается увлажненность северных склонов, происходит постепенное исчезновение леса и замена его горной степью.

3.6.1. Месхетский и Триалетский хребты. Это наиболее увлажняемые и лесистые горные регионы Малого Кавказа, составляющие его

западную часть. В низкогорной зоне здесь господствуют колхидские ландшафты и соответствующая растительность. Наиболее заметное отличие от расположенных напротив южных склонов Большого Кавказа заключается в практически полном отсутствием карста.

Месхетский хребет почти сплошь лесной, альпийские луга появляются здесь на высоте около 2000 м. Северные склоны поросли вечнозеленой колхидской растительностью, постепенно угасающей к востоку, южные склоны суше, вечнозеленые леса разрежены и сменяются более сухими дубравами. Климат в целом мягкий и теплый, зимняя снеговая линия находится на уровне 1700–1800 м., в предгорьях снег не выпадает вовсе. Характерна постоянно высокая влажность и, соответственно, водность: многочисленны ручьи, бурные реки горного типа, источники. Весьма полноводна и наиболее крупная река региона – Аджарисцхали.

Непосредственным продолжением Месхетского хребта на север является Сурамский хребет, осуществляющий связь горных систем Большого и Малого Кавказа. С запада он также покрыт лесом колхидского типа, с востока – сухими дубравами и можжевеловыми редколесьями. Таким образом, Месхетский хребет и его отроги оказывается водоразделом, разделяющим бассейны Черного моря и Каспия. Остальные хребты Малого Кавказа также являются крупными водоразделами, но уже только в пределах каспийского бассейна.

Триалетский хребет – это водораздел бассейна средней части Куры и ее притока, реки Храми. Он протянулся с запада на северо-восток на 200 км, подходя вплотную к Тбилиси. Здесь существенно суше, но, по крайней мере, северные склоны все еще достаточно густо облеснены (дуб, бук, сосна), на уровне 2000 м. лес переходит в нагорную степь Джавахетинского плато. Южные склоны пологие и степные – отдельные участки леса сохранились в крайних западных и восточных районах. Общая водность региона значительно ниже, однако непосредственно на хребте имеется немалое

количество чистых горных ручьев и рек. Плато же отличается большим количеством крупных озер, таких как оз. Табицкури.

В целом, западная часть Малого Кавказа с точки зрения гидробиологии – один из наиболее интересных регионов. Характерны богатая реофильная фауна, включающая различные реликтовые группы, ненарушенные ландшафты и мягкий климат, позволяющий проводить полевые исследования в течение всего года.

3.6.2. Сомхетский, Шахдагский, Муровдагский и Карабахский хребты. Средняя и восточная часть Малого Кавказа отличается от западной большей высотой хребтов и сухостью климата. Месхетский и Триалетский хребты частично закрывают регион от проникновения влажных воздушных масс с запада, общее направление массива на юго-восток также не способствует их задержке. Однако влаги здесь все же больше, чем во внутренних районах закавказских нагорий, что позволяет произрастать лесу хотя бы по северным склонам. Все хребты Малого Кавказа являются водораздельными, этот участок массива разделяет бассейны Куры и Аракса.

Северные склоны хребтов покрыты достаточно густым лесом, в котором при движении на восток происходит постепенное замещение бука на более ксерофильные низкорослые кривоствольные дубравы. Южные склоны облеснены спорадично: существует крупный лесной массив на севере Армении (Дилижанский заповедник и прилегающие территории), а также леса небольшой площади в особо узких, укрытых долинах со специфическим микроклиматом (например, в верховьях Арпы). Южные склоны Шахдагского и Муровдагского хребта полностью степные и безлесные. Карабахский хребет, поворачивающий с северо-запада на юго-восток, облеснен в среднегорной части по обе стороны. Его высокогорные области представляют собой травянистое плато, летом выжигаемое солнцем, низкогорья также остепнены и лишь несколько скалистых ущелий сохраняют более мезофильную флору и фауну. В целом при движении на юго-восток возрастает и общая континентальность климата.

По крайней мере, южные склоны восточной части Малого Кавказа, имеющие, как и весь массив, вулканическое происхождение, богаты разнообразными минеральными и термальными источниками, несущими бедную, но крайне специфичную фауну. Обильны холодные и бурные ручьи и реки, в некоторых местах подвергающиеся существенному загрязнению органикой. Населенность здесь невелика, однако перевыпас скота на горных пастбищах негативно отражается и на водотоках.

3.7. Армянское нагорье

Армянское нагорье – это система выровненных плато и возвышенностей Закавказья. Традиционно разделяется на несколько регионов, таких как Джавахетинское нагорье, Карабахское нагорье, Араратская и Ахалцихская котловины. Отличается значительной высотой (до 2000 м) и сглаженностью поверхности, приобретающей сходство с равниной. Леса нет практически нигде, речные долины наклонены слабо, соответственно реки чаще спокойные, вплоть до совершенно равнинных.

3.7.1. Центральная Армения. Плоское и остепненное нагорье от восточных склонов Арагаца до бассейна реки Арпа. Верхний ярус значительно выровнен, с явным уклоном на юг, в сторону Араратской котловины. Растительность здесь бедна, представлена преимущественно степными злаками и редкими ксерофильными кустами. Характерны реки равнинного типа, со слабым течением и высоким уровнем органического загрязнения. Многие из них полностью высыхают к августу.

Более крупные и древние речные долины глубоко врезаны в породу нагорья и образуют каньоны, часто со скальными стенками, поросшими мезофильной растительностью, вплоть до небольших тополевых перелесков вдоль рек. Водотоки ниспадают сюда высокими водопадами, на дне долин обретая вид и свойства настоящих горных потоков, по долинам немало родников и ключей, общая водность часто высока и поддерживается, помимо прочего, сериями артезианских скважин.

Своеобразная равнина существует также в котловине озера Севан, занимавшего некогда существенно большую площадь. Она отличается совершенной выравненностью, с небольшим уклоном к озеру, засажена плотным сосновым лесом, что придает ей сходство с восточноевропейскими равнинными ландшафтами. С невысокого Гегамского хребта сюда стекает множество некрупных рек, здесь они теряют присущее горным рекам течение и заболачиваются. В котловине имеется немало и собственных некрупных рек и ручьев, образованных источниками и искусственными артезианскими скважинами, также часто сильно заболоченных.

3.7.2. Сюникское нагорье. Плоское и высокое (до 3600 м) нагорье к востоку от долины реки Арпа и Воротанского перевала Зангезурского хребта. По-видимому, наиболее выровненное и сухое нагорье Закавказья, отличающееся крайне суровым, континентальным климатом. Верхний ярус внешне обладает наибольшим сходством с полупустынными и пустынными областями Средней Азии. Водотоков практически нет, лишь изредка попадаются глубокие пересохшие долины. Зато известно несколько крупных озер.

Наиболее крупная река региона – Воротан, в верхней части течет в слабо выраженной равнинной долине, затем проваливается в узкий, постепенно углубляющийся каньон. Резкая недостаточность пресной воды привела к тому, что все водотоки региона строго зарегулированы, на них образованы водохранилища или их каскады. Соответственно реки и их фауна приобретают своеобразный облик, свойственный скорее равнинным, чем нагорным регионам. Для них характерно массовое зарастание макрофитами и заиление.

К югу нагорье понижается, за Воротаном переходя в серию локальных хребтов, переплетающихся с восточными отрогами Зангезурского хребта. Здесь, на уровне Татева, начинается сухой разреженный лес, продолжающийся на юг – юго-восток до долины Аракса.

3.7.3. Зангезурский хребет. Наиболее высокий хребет Армянского нагорья, достигающий 3900 м. С севера на юг разделяет бассейны Арпы и Нахичеванчая и бассейн Воротана. Несмотря на большую высоту массива, сплошных ледников на его вершинах нет, хотя в высокогорьях отдельные снежники сохраняются в течение всего года. Западные склоны хребта, выходящие к Нахичевани, пустынны и безлесны, восточные, особенно Баргушатский отрог, покрыты сухим, разреженным лесом. Лишь в некоторых узких долинах леса разрастаются, пополняясь широколиственными формами. Такова долина реки Цав, поросшая пышным гранатовым, буковым и грабовым лесом. В некоторых участках долины сохранились и реликтовые платановые рощи.

При движении на юг, к долине Аракса, климат становится более теплым и увлажненным. Самое теплое место нагорья находится в узкой Мегринской теснине, на берегу Аракса. Зимой здесь практически не выпадает снег (только последние годы), растительность приобретает черты субтропической.

Восточные лесные склоны Зангезурского хребта богаты бурными и холодными горными реками, ручьями и родниками, однако крупных водотоков здесь нет. Начинающийся в этом районе лесной массив непрерывно продолжается и в некоторые области северного Ирана и на склоны Карабахского хребта.

С гидробиологической точки зрения регион интересен реликтовым характером фауны (описано несколько эндемиков, например, рода *Niphargus*) и общей малой изученностью. Это один из наименее доступных и малонаселенных районов Закавказья.

3.7.4. Араратская долина. Глубокая Араратская котловина расположена вдоль среднего течения долины Аракса от устья Ахуряна до Нахичевани, на территории Армении, Ирана, Турции и Азарбайджана. В наиболее низкой точке она спускается до 800 м. Окруженная высокими нагорьями, блокирующими движение воздушных масс, она обладает теплым

и достаточно влажным (постоянно душным) климатом, наиболее благоприятным для развития сельского хозяйства. Плотность населения в долине высока, практически вся ее территория распахана под плантации винограда и бахчевых культур, а также абрикосовые сады. Характерны водотоки равнинного типа, со слабым течением, обильным развитием макрофитов и сплошным заилением дна. Многочисленны различные ирригационные каналы, часть рек также течет в искусственных, выровненных руслах.

Известно, что ранее здесь находилась своеобразная зона нагорной пустыни – Аралыхшские пески. Массовое бурение артезианских скважин по всей долине позволило практически полностью уничтожить эти естественные степные и полупустынные ландшафты. Однако в последнее время большая часть скважин престала функционировать и регион постепенно осушается, многие озера и каналы пересыхают.

Араратская долина интересна своеобразной реликтовой пресноводной фауной, имеющей явную связь с каспийским комплексом. Подробнее этот вопрос будет обсуждаться в Главе 10.

3.8. Понтийские горы

Понтийские горы располагаются вдоль Черноморского побережья Анатолии до устья реки Чорох, на территории Турции и Грузии. Это краевые хребты Анатолийского и Армянского (на востоке) нагорий. Местность характеризуется умеренно тёплым субтропическим климатом при неравномерном увлажнении. К западу от Амасры осадков мало, здесь господствует типичный сухой средиземноморский климат. В восточной части побережья увлажнение гораздо более интенсивно. Эти регионы Турции относительно малонаселены из-за весьма холодных зим, когда господствуют холодные и сырые северные ветра, поэтому естественные ландшафты здесь хорошо сохранились.

3.8.1. Лазистанский хребет расположен на крайнем северо-востоке побережья Малой Азии, и представляет собой восточное продолжение Понтийских гор, обрамляющих края Анатолийского и Армянского нагорий при выходе на Черноморское побережье. Это наиболее высокая горная гряда региона, максимальная точка – гора Качкар (3937 м.). Северные склоны хребта поросли густым и влажным субтропическим лесом, постоянно окутаны туманом или сетью дождя. Высокий хребет препятствует проникновению влажных воздушных масс с моря во внутренние районы Армянского нагорья, и они задерживаются и изливаются здесь. Видимо, это самый влажный регион не только Восточного Причерноморья, но и Средиземноморья вообще. Южные склоны пологие и сухие, спускаются в достаточно высокую долину реки Чорох, южнее переходя в нагорье.

Приморская равнина практически отсутствует, от моря почти сразу начинаются округлые холмы, быстро и круто вырастающие в отроги хребта. В низкогорной зоне населенность достаточно высока и природные ландшафты заменены чайными и ореховыми плантациями, однако уже на 1000 м. долины рек сужаются, а отроги обрываются крутыми склонами, поросшими сплошным пихтовым лесом с вечнозеленым рододендровым подлеском. Здесь обильны малые водоемы, родники и речки, текущие по вечно мокрым склонам иногда совсем без распадков. Граница нижнего слоя облаков располагается здесь на высоте 1500-2000 м., выше количество осадков резко уменьшается, рельеф выполаживается и ландшафт обретает вид влажных субальпийских лугов. Здесь также обильны холодные и бурные ручьи, реки и родники. Выше 2800 м. исчезают последние кустистые растения, ландшафт преобразуется в нагорные каменистые россыпи, поросшие лишайниками и мхами и соседствующие с крупными снежниками, сохраняющимися здесь в течение всего года.

Зимой в низкогорьях возможно кратковременное выпадение снега, основной же хребет освобождается от него в мае.

Постоянно влажный и теплый климат позволил сохраниться здесь большому числу разнообразных реликтовых форм палеоген-неогенового времени. По-видимому, здесь находится крупнейший фаунистический рефугиум Восточного Причерноморья.

3.8.2. Понтийские горы в западной и центральной части.

При движении вдоль малоазиатского побережья Черного моря в западном направлении влажность климата постепенно убывает. Наиболее резко климатические изменения заметны на уровне Синопа: к востоку влажный субтропический климат и густые вечнозеленые леса колхидского типа, к западу – более сухой, средиземноморский, с преобладанием зимних осадков над летними, порождающий характерные ксерофильные ландшафты, особенно на южных склонах.

Хребты западной части Понтийских гор невысоки – до 2600 м, обычно тянутся несколькими параллельными гребнями, разделенными продольными котловинами, изредка формируя карстовые плато и яйлы. Северные склоны весьма круты и часто обрываются к морю почти отвесно, создавая своеобразный микроклимат, более мягкий и влажный. Здесь преобладает разнообразная мезофильная растительность, обильны ручьи и малые реки, фауна которых содержит некоторое количество реликтовых форм. Среднегорья относительно сухие, поросшие дубравами и можжевеловыми редколесьями.

Высотные области здесь заняты чаще всего достаточно влажными пихтовыми лесами, переходящими в субальпийские луга. Южные склоны безлесны, преобладает кустарниковая ксерофильная растительность. Водность также невысока, ландшафты обнаруживают существенное внешнее сходство с северными склонами Крымских гор.

Глава IV. Краткий обзор таксономического состава реофильного макробентоса Восточного Причерноморья

В водотоках Восточного Причерноморья нами было выявлено 1025 таксонов, преимущественно родового уровня. Из них амфибиотических насекомых – 869 (76%), моллюсков – 85 (10%) ракообразных – 71 (9%). Остальные группы – Oligochaeta, Hirudinea и Turbellaria в фауне региона представлены небольшим числом видов и суммарно составляют 5% от общего числа определенных таксонов. Учет видов, не обнаруженных в наших сборах, но известных с территории региона по литературным данным (источники перечислены в Главе 1), увеличивает общее число обитающих здесь реофильных видов примерно до 1700 (за счет неопределенных нами до вида мошек Simuliidae, жуков Elmidae и Hydraenidae и ручейников, описанных по имаго с территории Турции и Армянского нагорья). При этом таксономическая изученность большинства групп реофильного бентоса остается достаточно слабой, особенно ярко это проявляется в отношении хирономид подсем. Orthocladiinae, гастропод Hydrobiidae, жесткокрылых Hydraenidae, в Восточном Причерноморье систематически не изучавшихся.

За последние 13 лет с изучаемой территории было описано несколько таксонов видового (40) и родового (5) уровня, а также одно подсемейство. Часть описаний, подсемейство, два рода и пять видов, выполнены при участии автора. Характерно, что интенсивность, с которой новые виды и таксоны более высокого ранга обнаруживаются и описываются, постоянно возрастает.

За последние 13 лет с территории Восточного Причерноморья описаны:

подсемейство Shadiniinae Anistratenko, Peretolchina, Sitnikova, Palatov, 2016;

рода: *Pontohoratia* Vinarski, Palatov, Glöer, 2014; *Motsametia* Vinarski, Palatov, Glöer, 2014; *Adaugammarus* Sidorov, Gontcharov et Sharina, 2015; *Kruberia* Sidorov, 2016; *Nicolaia* Glöer, Bößneck, Walther et Neiber, 2016.

виды: *Baetis milani* Godunko, Prokopov et Soldán, 2004; *Rhyacophila psezuapse* Melnitsky, 2004; *Beraeamyia devrekensis* Sipahiler, 2005; *Hydraena krasnodarensis* Jäch et Diaz, 2006; *Hydraena prokini* Jäch et Diaz, 2006; *Hydraena solodovnikovi* Jäch et Diaz, 2006; *Psychomyia mengenensis* Sipahiler, 2006; *Rhyacophila tamderensis* Sipahiler, 2006; *Dendrocoelum mamkaevi* Shumeev, 2008; *Dendrocoelum sureni* Shumeev, 2008; *Gammarus obruki* Özbek, 2012; *Prosmittia verae* Krasheninnikov et Makarchenko, 2008; *Parorthocladius korneyevi* Baranov, 2011; *Prosmittia valentinae* Baranov, 2011; *Isoperla prokopovi* Zhiltzova et Zwick, 2012; *Niphargus krasnodarus* G. Karaman, 2012; *Oecismus turcicus* Sipahiler, 2006; *Schzopelex yenicensis* Sipahiler et Pauls, 2012; *Stactobia alaplica* Sipahiler, 2012; *Stactobia yenicensis* Sipahiler, 2012; *Gammarus baysali* Özbek et al., 2013; *Gyraulus elenae* Vinarski, Gloer etPalatov, 2013; *Ecdyonurus adjaricus* Kluge, Godunko et Apanaskevich 2013; *Odontocerum turcicum* Sipahiler, 2016; *Pontohoratia smyri* Vinarski, Palatov et Glöer, 2014; *Adaugammarus pilosus* Sidorov, Gontcharov et Sharina, 2015; *Eurylophella korneyevi* Martynov, Palatov et Godunko, 2015; *Lyurella shepsiensis* Sidorov, 2015; *Zenkevitchia yakovi* Sidorov, 2015; *Beraea yucelaslani* Sipahiler, 2016; *Baetis vadimi* Godunko, Palatov et Martynov, 2016; *Kruberia abchasica* Sidorov et Samokhin, 2016; *Nicolaia schniebsae* Glöer et Bößneck, 2016; *Shadinia bjniensis* Bößneck, Walther et Neiber, 2016; *Zenkevitchia karamani* Sidorov, 2016; *Hydraena rukiyeae* Kasapoğlu, Jäch et Skale 2017; *Hydraena ispirensis* Kasapoğlu, Jäch et Skale, 2017; *Nigrobaetis katerynae* Martynov, 2017, *Iron bicolliculatus* Hrivniak, 2017; *Troglocaris kumistavi* Marin, 2017.

На данный момент в печати находятся еще несколько работ с участием автора, в которых приводится описание новых видов *Ecdyonurus*, *Centroptylum*, *Shadinia*, *Dina* с территории Кавказа и Закавказья. В наших сборах присутствует не менее 15 новых видов кренобионтных гастропод (Палатов, Соколова, 2016), около 10 видов амфипод и поденок, несколько видов пиявок, изопод и десятиногих раков. В целом не менее 10% от общего числа обнаруженных нами видов являются новыми для науки.

Списки найденных таксонов (в т.ч. и некоторых новых видов) приводятся в главах, посвященных реофильным сообществам региона. Несколько десятков из них указываются впервые для региона в целом (в основном это рода и виды Chironomidae) и для отдельных субрегионов.

Глава V. Сообщества кренали

Малые водотоки – наиболее многочисленный и, видимо, разнообразный класс водных объектов Земли, особенно в горных регионах. Генезис и режим их многообразен: от родников с постоянным водным режимом, гидрохимией и температурой, до исключительно временных дождевых потоков. Но есть у них и характерные общие свойства: сугубо внешние (малая ширина, глубина и небольшая скорость течения), и вытекающие из них, но менее очевидные: слабое прогревание, затененность и бедность биогенами, слабое развитие собственных продуцентов и преобладающее значение аллохтонных органических веществ, мелкомозаичность донных субстратов, в которых тоже, как правило, преобладает детрит наземного происхождения. Полный набор этих признаков ручьи сохраняют не всегда, но все же он достаточно устойчив, чтобы дать начало собственному животному населению и специфическому классу сообществ кренали (Illies, 1961; Насимович, 1990; Чертопруд, 2006, 2011, 2014). Показано, что в макробентосе кренали доминируют относительно холодноводные детритофаги-разгрызатели, малоспецифичные в отношении типа субстрата (обычно из семейств Limnephilidae, Nemouridae, Leptophlebiidae и Gammaridae).

Некоторые ландшафты (низменные, а также слишком холодные, очень жаркие, сухие или резко континентальные) содержат резко обедненный набор ручьев и родников или даже совсем их не содержат; специфика кренальных сообществ в них выражена слабо. Напротив, в лесной умеренной зоне ручьи многочисленны, разнообразны и при этом сильно отличаются гидрологически от рек, луж и других типов водоемов. Дополнительную специфику им придает возможность питания из карстовых полостей, когда родники непосредственно сообщаются с пещерными водоемами и могут обмениваться элементами сообществ. Стигобионтные группы макробентоса, проникающие в родники из гипогейных водотоков (как правило, это высшие

ракообразные и брюхоногие моллюски), обладают слабыми способностями к расселению, зато легко образуют множество узко локализованных видов, связанных с отдельными речными бассейнами, родниковыми районами и даже пещерами. Наибольшее фаунистическое разнообразие наблюдается в районах, не затронутых плейстоценовыми оледенениями богатыми реликтами третичного периода. В полной мере это относится к Восточному Причерноморью.

В данной главе мы рассматриваем выходы грунтовых вод (родники), образуемые ими малые водоемы, а также все малые водотоки (шириной русла примерно до 1–1.5 м и меженным водорасходом до 0.01 $м^3/с$, с любым типом питания, в том числе пересыхающие). Кроме того, в анализе участвуют материалы из малых подземных водотоков, обследованных в пещерах. Сообщества крупных (глубиной более 1 м) озер и рек (даже с родниковым питанием) здесь не рассматриваются.

Материалом для работы послужили 432 количественные пробы макробентоса, собранные в родниковых и подземных водоемах на территории Восточного Причерноморья. Из них в Западном Закавказье отобрано 214 проб (175 – на территории Краснодарского края, 34 – на территории республики Абхазия и 5 – в Западной Грузии), на Северном Кавказе (Кабардино-Балкария и Карачаево-Черкессия) – 45 проб, в Крыму и на Армянском нагорье – по 41 пробе, на хребтах Малого Кавказа в пределах Грузии (провинции Аджария, Гурия и Самцхе-Джавахетия) – 15 проб, в Талышских горах – 7 проб и на Черноморском побережье Малой Азии (провинции Ризе, Артвин, Зонгулдак в Турции) – 65 проб. Кроме того, по 2 пробы отобраны на Апшеронском полуострове Азербайджана и равнинном Предкавказье. В качестве материалов для сравнения использовались и другие наши сборы по данному региону (в частности, по рекам).

4.1. Фаунистический обзор кренального макробентоса

В обзор, помимо водных видов, включены амфибиотические гигрофильные группы, играющие заметную роль в сообществах кренали (например, личинки ряда Limoniidae и мокрицы Ligiidae).

Аннотированный список кренальных таксонов

Turbellaria, отряд Tricladida (4).

Dendrocoelidae, род *Dendrocoelum*. Подземные реки и озера Западного Закавказья (пещеры Новоафонская и Абрскила). До вида не определены.

Dendrocoelopsis oculata (Porfirieva, 1958). Родники и ручьи Джавахетинского нагорья (Грузия).

D. spp. В родниках и пещерных водоемах по всему Закавказью (Западный Кавказ, Армянское нагорье, Талыш), вероятно, несколько видов.

Dugesiidae, род *Dugesia*. Повсеместно, в водотоках всех типов. Многочисленные виды, не определены.

Oligochaeta (3).

Населяют, как правило, скопления мягкого грунта. Фауна олигохет региона рассмотрена нами в работе, посвященной пелофильным сообществам (Палатов и др., 2016). Лишь несколько родов характерны именно для кренали.

Haplotaxidae, *Haplotaxis* spp. Водотоки карстовых пещер, родники, Западный Кавказ, Армянское нагорье.

Tubificidae, *Embolocephalus velutinus* (Grube, 1879). В родниках, повсеместно.

Tubificidae, *Psammoryctides* spp. В родниках и ручьях лесной зоны, повсеместно.

Hirudinea (6).

Erpobdellidae, *Dina stschegolewi* (Lukin et Epshtein 1960). Лимнокрены Талыша; известны также из родников Крыма и Западного Кавказа (Лукин, 1976).

Dina absoloni ratschaensis (Kobakhidze, 1958). Пещерный эндемик Западного Закавказья, многими авторами рассматривается как самостоятельный вид (Лукин, 1976; Barjadze et al., 2015); отмечен в пещере Матена и Чорцху (Грузия, Мартвильский муниципалитет).

Dina cf. *absoloni*. Карстовые источники долин Бзыби, Геги и Юпшары; Западное Закавказье.

Erpobdella cf. *vilnensis* (Liskiewicz 1925). Горные ручьи и родники, Армения. Вероятно, новый вид (Утєвський, 2015).

Trocheta subviridis Dutrochet, 1817. Ручьи, Горный Крым.

Trocheta sp. Родники и ручьи, лесная зона Западного Закавказья.

Gastropoda (35).

Сем. Hydrobiidae, подсем. Belgrandiellinae. Субмикроскопические (длиной 1–2 мм) кренальные виды, как правило, эндемичные для отдельных карстовых районов Западного Закавказья, Крыма и Турции. Нередко численно доминируют в сообществах родников, достигая огромной плотности, но по биомассе и метаболизму играют второстепенную роль.

Belgrandiella abchasica Starobogatov, 1962. Водотоки Шакуранских и Цебельдинской пещер.

B. caucasica Starobogatov, 1962. Родники и пещеры низкогорий Западного Закавказья от Туапсе до Гагры.

B. cavernica Boettger, 1957. Родники причерноморской полосы Турции, провинция Зонгулдак.

B. sp.-1. Родники горного Крыма. Вид найден нами впервые в 2010 году, пока не описан.

B. sp.-2. Родники и пещеры Западной Грузии близ Кутаиси. Материал обнаружен в коллекции Зоологического музея МГУ.

B. sp.-3. Ручей в пещере Абрскила (Восточная Абхазия).

«Geyeria» horatieformis Starobogatov, 1962. Пещерные водоемы Центральной и Восточной Абхазии.

«G.» sp.-1. Водотоки пещер Матена и Чорцху (Западная Грузия).

«G.» sp.-2. Водотоки пещеры Прометея (Западная Грузия).

«G.» sp.-3. Водотоки пещер Абрскила и Отапа (Восточная Абхазия).

«G.» sp.-4. Карстовые источники в долине реки Хоби близ пещ. Шурубуми (Западная Грузия).

Motsametia borutzkii (Shadin, 1932). В пещерных водоемах Западной Грузии (окрестности Кутаиси).

Paladilhiopsis orientalis Starobogatov, 1962. Водотоки пещер Краснодарского края (долина Аше).

P. pulcherrima Starobogatov, 1962. Родники и пещеры Западного Закавказья от Туапсе до Гагры.

P. schakuranica Starobogatov, 1962. Родники и пещеры Южной Абхазии.

P. sp. (sensu Бирштейн, Левушкин, 1967). Пещеры горного Крыма.

P. sp.-2. Ручьи Средней Шакуранской пещеры.

P. sp.-3. Ручьи пещеры Абрскила и Отапа (Восточная Абхазия).

P. sp.-4. Ручьи пещер Матена и Чорцху (Западная Грузия).

P. sp.-5. Ручьи пещеры Гараха (Западная Грузия).

P. sp.-6. Ручьи пещеры Прометея (Западная Грузия).

Pontohoratia birsteini (Starobogatov, 1962). Водотоки Шакуранских и Цебельдинской пещер, Восточная Абхазия.

P. smyri Vinarski et Palatov, 2014. Родники в окрестностях Нового Афона, Новоафонская пещера (Абхазия).

P. sp. Карстовые источники долин Бзыбь, Гега и Юпшара (Западная Абхазия). Вид, нуждающийся в описании.

Еще несколько видов Belgrandiellinae известны только по литературным данным (Старобогатов, 1962). Статус многих таксонов (в частности, родов *Paladilhiopsis и «Geyeria»*) в настоящее время пересматривается.

Hydrobiidae, подсем. Shadiniinae

Shadinia terpoghassiani Akramowski, 1952. Родники Араратской долины; эндемик этого региона.

Nicolaia schniebsae Glöer et Bößneck, 2016. Нами обнаружена в родниках и ручьевых притоках реки Касах у г. Аштарак. Эндемик Армении.

Hydrobiidae, подсем Amnicolinae

Bythinella adsharica Lindholm, 1913. Родники приморской полосы Аджарии (от Кинтришского заповедника до бассейна Аджарисцхали) и северо-восточной Турции (приморские районы провинций Ризе и Артвин).

Neritidae, *Theodoxus subthermalis* (Bourguignat in Issel, 1865). Родниковые водоемы долин Псырцхи, Риони и Цхал-Цители, Западное Закавказье. *Theodoxus* «*brauneri»* Lindholm, 1908, ранее указанный для родников Восточного Кавказа (Вейсиг, 1930), в наших сборах отсутствует.

Lymnaeidae, *Galba truncatula* (O.F.Müller, 1774), *G. schirazensis* Küster, 1862. Источники предгорий и равнин Закавказья, обычны.

G. subangulata (Roffiaen, 1868). Нагорья Закавказья и Малой Азии, родники.

Radix bakowskiana (Clessin, 1879). Лимнокрены степной зоны Армянского и Джавахетинского нагорий. Нередко достигает высокой численности.

Planorbidae, *Gyraulus elenae* Vinarski et al., 2013. Реокрены и мадидные стоки северных склонов Качкарского хребта (северо-восточная Турция). Субмикроскопическая кренобионтная катушка, впервые найденная нами.

Ancylus jani sensu Starobogatov. Ручьи лесных субтропиков Западного Заказказья.

Physidae, *Costatella integra* (Haldeman, 1841). В лимнокренах равнинных областей, эврибионтный тепловодный вид.

Carychiidae, *Carychium tridentatum* (Risso, 1826). Амфибиотический вид, в сообществах гелокренов и мадидных пленочных водотоков.

Bivalvia (4).

В целом характерны скорее для сообществ мягких грунтов (пелали). В кренальных биотопах представлены сем. Euglesidae: *Euglesa* s.str., *E.* (*Casertiana*), а также Pisidiidae: *Europisidium* (Западный Кавказ) и

Kuiperipisidium (Армянское нагорье). Повсеместно в родниках и ручьях. Для мягких грунтов пещерных водотоков также указано несколько близких видов *Euglesa* s.str. Фауна этих групп подробно рассмотрена в Главе 9.

Crustacea, отряд Isopoda (9).

Asellidae, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758). Лимнокрены предгорий Закавказья (Краснодарский край, Талыш). Эврибионт.

A. monticola Birstein, 1932. Лимнокрены Араратской долины. Эндемик Закавказья. Подвид *A. monticola fontinalis* Birstein, 1936 населяет пещерные водоемы и родники Западного Закавказья, найден в окрестностях Кутаиси (ручей пещеры Цхал-Цители) и ряде реокренов средней части долины реки Сочи.

A. sp. (определение – Simona Prevorčnik, Univerza v Ljubljani). Низкогорные родники окрестностей Туапсе. Новый вид, не описан.

Proasellus linearis (Birstein, 1967). Родники Западного Закавказья на участке Геленджик – Туапсе.

P. ljovushkini Birstein, 1967. Родниковые водоемы долин Хосты и Кудепсты.

P. infirmus (Birstein, 1936). Родники и карстовые озера Абхазии.

P. sp. Грунтовые воды и источники в долине р. Хоби-цхали в районе пещеры Шурубуми (Западная Грузия).

Еще несколько видов этой группы известны с Черноморского побережья Турции (Özbek, Ustaoğlu, 2006), *P. similis* Birstein, 1967 – из бассейна Кудепсты. В целом очевидна необходимость более тщательного пересмотра и подробного таксономического изучения коллекций кавказских Asellidae.

Ligiidae, род *Ligidium*. Повсеместно, от Крыма до запада Турции и Талыша. Несколько видов, не определены в силу слабой изученности группы. Из пещер Закавказья и Крыма известно восемь эндемичных видов из пяти родов Ligiidae, (Боруцкий, 1950).

Trichoniscidae, род *Trichoniscus.* В пещерных микроводоемах Закавказья, единично.

Crustacea, отряд Amphipoda (33).

Разнообразны, часто доминируют в сообществах. Обнаружены представители пяти кренальных семейств из шести, известных в регионе (не найдены Bogidiellidae, известные из Восточной Турции (Özbek, Ustaoğlu, 2006).

Сем. Niphargidae. Стигобионты, населяют родниковые и пещерные водоемы. Известны в Крыму (3 вида), Закавказье (28 видов) и Турции (5 видов). Не обнаружены на Северном Кавказе, подвергавшемся покровному оледенению. В наших сборах определены:

Niphargus abchasicus Martynov, 1932. Родники бассейнов Хосты и Кудепсты.

N. ablaskiri Birstein, 1940. Ручьи Новоафонской пещеры.

N. abricossovi Birstein, 1932. Источники Зангезурского хребта у пос. Джермук и монастыря Нораванк, Армения.

N. borutzkyi Birstein, 1933. Пещера Цхалцители под Кутаиси, Грузия.

N. galenae Derzhavin, 1939. Родники Талышских гор и предгорий.

N. glontii Birstein, 1940. Реокрены Джавахетинского нагорья.

N. inermis Birstein, 1940. Водотоки Нижнешакуранской пещеры, Абхазия.

N. iniochus Birstein, 1941. Водотоки Нижнешакуранской пещеры, Абхазия.

N. latimanus Birstein, 1932. Родники бассейнов Хосты и Кудепсты.

N. smirnovi Birstein, 1952. Родники долины Мзымты и Сочи.

N. tauri Schellenberg, 1933. Родники Северной Турции, пров. Зонгулдак.

Часть *Niphargus*, собранных в Крыму, Краснодарском крае (особенно на участке Анапа-Туапсе), Аджарии, Восточной Турции и Армянском нагорье, являются новыми видами, требующими описания.

Сем. Gammaridae. В регионе обитает около 20 видов рода *Gammarus*, восемь из которых постоянно встречаются в родниках и ручьях. Кроме того, из Западного Закавказья описан монотипический кренальный род *Anopogammarus*.

Anopogammarus birsteini Derzhavin, 1945. Карстовые источники в долине рек Бзыб и Гега (Западная Абхазия). Эндемик этого региона.

Gammarus anatoliensis Schellenberg, 1937. Черноморское побережье Малой Азии.

G. balcanicus Schaferna, 1922. Крым, Турция, Армянское нагорье, Восточное Закавказье. Обычен, повсеместно представлен изменчивыми вариациями.

G. chostensis Martynov, 1932, *G.* cf. *effultus* G. Karaman, 1975. Родники и ручьи Западного Кавказа и Закавказья.

G. crispus Martynov, 1932. Вопреки данным литературы, распространен локально, обнаружен нами только в ручьях бассейнов рек Мзымта и Бзыбь, на высотах 700–1100 м. (Палатов, Соколова, 2015).

G. komareki (Schaferna, 1922). Малые водотоки на территории всего региона от Крыма до Талыша и Западной Анатолии. Наиболее обычен. Подвид *G. komareki imeretinus* Birstein, 1933 проникает в пещерные водотоки (нами обнаружен в ручье пещеры Цхал-Цители близ Кутаиси).

G. matienus Derzhavin, 1938. Родники альпийской зоны Большого Кавказа, Армянского нагорья и Зангезурского хребта. Высокогорный холодноводный вид.

G. cf. *pulex* (Linnaeus, 1758). Родники и ручьи Западного Закавказья, также в пещерах Абхазии.

Gammarus sp. (вероятно, новый вид). Источники полупустынной зоны Восточного Закавказья (например, в роднике у пос. Гюздек в окр. Баку).

Сем. Crangonictidae. Преимущественно стигобионты с очень узкими ареалами.

Lyurella hyrcana Derzhavin, 1939. Родники предгорий хребта Талыш.

Lyurella shepsiensis Sidorov, 2015. Родники бассейна р. Шепси и Аше на Западном Кавказе.

Synurella ambulans (Muller, 1846). Реокрены окрестностей Туапсе и Батуми.

Synurella cf. *behningi* Birstein, 1948. Родники Пицундо-Мюссерского заповедника.

Synurella sp. – Водотоки Новоафонской пещеры.

Synurella sp.-2 – Водотоки пещеры Гараха (Западная Грузия).

Diasynurella wachuschtii Behning, 1940. Холодные родники Джавахетинского нагорья.

Diasynurella sp. Родники Армянского нагорья.

Несколько видов *Synurella*, ранее указанных для региона, не были обнаружены, несмотря на специальные поиски. Это *S. apscheronia* (Derzhavin, 1945) из подземных вод Апшеронского полуострова, *S. osellai* Ruffo, 1974, из родников Черноморского побережья Малой Азии, а также *S. ambulans taurica* Martynov, 1931, из горного Крыма.

Typhlogammaridae,

По литературным данным известны два монотипических, эндемичных стигобионтных рода. Это *Kruberia и Adaugammarus. A. pilosus* Sidorov, Gontcharov et Sharina, 2015 описан из подземных водоемов пещеры Крубера (Абхазия); *K. abchasica* Sidorov, Samokhin, 2016 обитает в водоемах этой же пещеры, но существенно глубже. В наших сборах имеются 4 вида этого семейства:

Zenkevitchia admirabilis Birstein, 1940. Водотоки пещеры у с. Андреевка (Арпа) близ Сухуми.

Z. karamani Sidorov, 2016. Водотоки бассейна озера Анатолия, Новоафонская пещера, Абхазия.

Z. revazi Birstein et Ljovuschkin, 1970. Водотоки пещер Матена и Чорцху в Западной Грузии.

Z. yakovi Sidorov, 2015. Водотоки Шакуранских и Цебельдинской пещер, Абхазия.

Talitridae, *Orchestia bottae* Milne-Edwards, 1840. Родники Западного Предкавказья. Известен также из оз. Абрау под Новороссийском (Державин, 1924). Амфибионты, способные перемещаться по суше.

Crustacea, отряд Decapoda (7).

В регионе встречаются креветки Atyidae и крабы Potamidae.

Сем. Atyidae. Стигобионтные креветки рода *Troglocaris* насчитывают не менее пяти видов, обитающих в Западном Закавказье от Мацесты до Кутаиси (Marin, Sokolova, 2014). В наших сборах имеется шесть видов:

Troglocaris ablaskiri Birstein, 1939. Ручьи пещер у села Отап, Восточная Абхазия.

T. fagei Birstein, 1939. Водотоки Новоафонской пещеры и карстовые родники долины р. Псырцха (Абхазия).

T. kumistavi (Marin, 2017). Водотоки пещеры Прометея (Западная Грузия).

T. kutaissiana (Sadovsky, 1930). Ручьи пещеры близ Кутаиси (Грузия).

T. osterloffi Jusbaschjan, 1940. Водотоки пещер пос. Цебельда (Абхазия).

T. sp. Водотоки пещеры Матена (Западная Грузия).

Сем. Potamidae, *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809). Родники и умеренно теплые ручьи Краснодарского края от Геленджика до Сочи, Абхазии, Западной Грузии, Аджарии, на Черноморском побережье Турции, Армянском нагорье и Талыше. По литературным данным известен также из Крыма, где достаточно редок.

Insecta. Личинки амфибиотических насекомых играют важнейшую роль в реофильных сообществах Палеарктики, нередко формируя их почти целиком. Однако в сообществах кренали их роль существенно снижается, а в подземных водах насекомые практически отсутствуют. Наибольшую роль играют личинки ручейников и двукрылых.

Отряд Odonata (4).

Cordulegastridae, род *Cordulegaster*. Обычно в микроомутах родников и ручьев лесной зоны. Повсеместно, кроме Крыма. Пять видов, неразличимых по личинкам.

Aeshnidae, *Caliaeschna microstigma* (Schneider, 1845). Ручьи лесной зоны по всему региону, кроме Крыма. Как правило, встречаются единично.

Libellulidae, *Orthetrum albistylum* (Selys, 1848), *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840). Лимнокрены предгорных и равнинных областей Закавказья, единично.

Отряд Ephemeroptera (12).

Baetidae, *Baetis* (*Baetis*) gr. *lutheri*. Быстрые горные ручьи, повсеместно. Несколько видов, частью неописанных, характерны для отдельных субрегионов.

Baetis (*Baetis*) *vardarensis caucasicus* Zimmerman, 1981. Теплые родники пустыни Апшеронского полуострова.

Baetis (*Rhodobaetis*) cf. *gadeai* Thomas, 1999. Ручьи, повсеместно, обычен.

B. (*Rh.*) *baksan* Soldan, 1977. Холодные родники альпийской зоны Кавказа.

B. (*Rh.*) *ilex* Jacob et Zimmermann, 1978. Ручьи и родники, среднегорья Закавказья.

B. (*Rh.*) *milani* Godunko, Prokopov et Soldan, 2004. В родниках Крыма и Западного Закавказья.

Еще ряд неописанных видов подрода *Rhodobaetis* населяет родниковые водоемы и горные ручьи Малой Азии.

Nigrobaetis muticus (Linnaeus, 1758). Родниковые ручьи лесной зоны, повсеместно.

Heptageniidae, *Electrogena* spp. Ручьи и родники различных типов, повсеместно.

Iron (*Caucasiron*) spp. Быстрые горные ручьи, повсеместно. Многочисленные, в том числе новые виды, часто с узколокальным распространением.

Leptophlebiidae, *Habroleptoides* gr. *confusa*. Ручьи, повсеместно, несколько видов.

Habrophlebia lauta Eaton, 1884. Лесные ручьи, изредка.

Paraleptophlebia werneri Ulmer, 1920. Весенние пересыхающие и слабопроточные ручьи, повсеместно.

Отряд Plecoptera (8).

Capniidae, *Capnopsis schilleri archaica* Zwick, 1984. Реокрены Аджарии.

Leuctridae, *Leuctra* spp. Ручьи и родники всех типов, повсеместно, около 30 видов.

Nemouridae, *Nemoura* spp., в родниках и ручьях всех типов, повсеместно, не менее пяти эндемичных для региона видов. Массовы, нередко входят в комплекс доминантов.

Amphinemura spp. Горные ручьи лесной зоны, два вида.

Protonemura spp. Горные ручьи, чаще в альпийской зоне Кавказа, до 30 видов.

Perlidae, *Perla* spp. Ручьи лесной зоны, Кавказ и Турция, 2 вида.

Perlodidae, *Bulgaroperla mirabilis caucasica* Zhiltzova, 1973. Ручьи Западного Закавказья, местами в Турции.

Isoperla spp. Ручьи, под камнями и в опаде, повсеместно, обычны, несколько видов.

Отряд Neuroptera (1).

Osmylidae, род *Osmylus*. По берегам ручьев и родников, иногда в мадидных стоках, спорадически, преимущественно в лесной зоне, во всех субрегионах.

Отряд Coleoptera (15).

Ряд видов водных жесткокрылых можно считать облигатными кренобионтами, однако их немного. Большая часть видов, обнаруживаемых в родниках, связана с микроводоемами в целом (включая лужи).

Dytiscidae, *Agabus caraboides* Sharp, 1882. Холодные лимнокрены горной Армении.

A. guttatus (Paykull, 1798). Родниковые ручьи Черноморского побережья Турции.

A. biguttatus (Olivier, 1795). Родники Черноморского побережья Кавказа.

A. glacialis Hochhuth, 1846. Лимнокрены лесной зоны Азербайджана и Армении.

Hydroporus spp. В лимнокренах и равнинных ручьях, повсеместно. Несколько видов, лимнофильные эврибионты, наиболее обычен *H. palustris* (Linnaeus, 1761).

Hydrophilidae, *Coelostoma transcaspicum* Reitter, 1906. Горячие источники Талыша, Азербайджан; известен из термальных вод Турции и Передней Азии (Mart et al., 2006).

Anacaena spp. Лимнокрены и гелокрены, повсеместно, лимнофильные эврибионты.

Laccobius spp. Лимнокрены и гелокрены, повсеместно, лимнофильные эврибионты.

Helophoridae, *Helophorus* spp. Лимнокрены и гелокрены, повсеместно, лимнофильные эврибионты.

Hydraenidae, *Hydraena* spp. Родники и ручьи, повсеместно, многочисленные виды.

Elmidae, *Elmis spp.* и *Limnius spp.* Ручьи, под камнями, повсеместно.

Dryopidae, *Dryops* (*Yrdops*) spp. Ручьи, под камнями, Кавказ, изредка.

Scirtidae, *Elodes* spp. Ручьи и родники, опад и детрит, повсеместно.

Odeles spp. Ручьи и родники Западного Закавказья, порой массовы в пещерных водотоках Западной Грузии (например в пещ. Чорцху). Населяют скопления опада и детрита.

Отряд Trichoptera (33).

Личинки ручейников обитают в родниках всех типов, изредка проникая в водоемы пещер. Многие из них входят в состав доминантов сообществ.

Apataniidae, *Apatania irinae* Grigorenko, 1991. Эндемик Крымских гор, населяет холодные ручьи и родники.

A. subtilis Martynov, 1909. Холодные ручьи и родники, на камнях, Кавказ и Турция.

Beraeidae, *Beraea rostrata* (Martynov, 1913). Родники Западного Закавказья.

Ernodes palpatus (Martynov, 1909). Гелокрены, Западный Кавказ.

E. spp. Гелокрены, повсеместно.

Brachycentridae, *Micrasema anatolicum* Botosaneanu, 1974. Ручьи и родники, на мхах, Закавказье и Турция.

Glossosomatidae, *Agapetus* spp. Ручьи и родники, на камнях, повсеместно, многочисленные эндемичные виды.

Synagapetus spp. Ручьи, родники, на камнях, в северо-восточной Турции.

Goeridae, *Lithax incanus* (Hagen, 1859). Родники и ручьи, Закавказье.

Silo alupkensis Martynov, 1917. Ручьи, на камнях, Крым.

S. proximus Martynov, 1913. Ручьи, на камнях, Кавказ.

Helicopsychidae, *Helicopsyche* spp. Родники и ручьи Черноморского побережья Турции, от Ризе до Зонгулдака. Также на мокрых камнях около водотоков.

Hydropsychidae, *Diplectrona juliarum* Grigorenko et Ivanov, 1991, *D. robusta* Martynov, 1934. Ручьи и реки на камнях, Западное Закавказье.

D. yazata Schmid, 1959. Ручьи и реки на камнях, Аджария и Турция.

Hydropsyche gr. *instabilis*. Горные ручьи на камнях, повсеместно, несколько видов.

Hydroptilidae, род *Stactobia*. Мадидные стоки в скальных каньонах Армянского нагорья.

Lepidostomatidae, *Goerodes batumicus* (Martynov, 1913).

Martynomyia tripartita (Martynov, 1913). Родники Западного Закавказья.

Limnephilidae, *Chaetopterygella abchazica* Martynov, 1916. Ручьевой эврибионт, Закавказье.

Drusus spp. Горные ручьи на камнях, чаще в высокогорье, Кавказ и Турция.

Limnephilus sparsus Curtis, 1834. Малые ручьи и родники лесной зоны; обычен на Западном Кавказе.

Stenophylax spp. Нескольков видов, повсеместно населяющих малые ручьи и родники.

Philopotamidae, *Philopotamus* spp. На камнях, изредка, Кавказ и Понтийские горы.

Wormaldia spp. На камнях, чаще в заизвесткованных источниках карстовых районов, Кавказ и Понтийские горы.

Polycentropodidae, род *Plectrocnemia*. Родники и ручьи всех типов, изредка проникают в водотоки пещер.

Psychomyiidae, род *Tinodes*. В мадидных стоках, около десяти видов; Кавказ, Закавказье, Понтийские горы.

Ptilocolepidae, *Ptilocolepus* spp. Во мхах на мокрых скалах, на территории региона встречаются вдоль побережья Черного Моря от Сочи до Трабзона, не менее двух видов.

Rhyacophilidae, *Philocrena trialetica* Lepneva, 1956. Реокрены Аджарии и сопредельной Турции (пров. Ризе).

Rhyacophila spp. Горные ручьи на камнях, повсеместно, несколько видов. Наиболее обычны *Rh. abchasica* Martynov, 1934 и другие представители порода *Hyporhyacophila*.

Sericostomatidae, *Notidobia forsteri* Malicky, 1974. Мягкие грунты родников (иногда и в пещерах), Западное Закавказье.

Schizopelex cachetica Martynov, 1913. Ручьи, обычно в гальке, Закавказье.

Отряд Diptera (86). Очень разнообразный отряд, часто доминирующий в сообществах малых водотоков, особенно на мягких грунтах.

Thaumaleidae. Гидропетрические виды, на мокрых камнях и скалах, обычно в мадидных стоках, иногда по берегам ручьев и рек, повсеместно. Два рода (*Thaumalea* и *Androprosopa*) и несколько десятков видов, неразличимых по личинкам.

Chironomidae. Самое крупное семейство, в малых водотоках региона представлено 32 родами, из них 23 входят в доминанты кренальных сообществ. Определение их до уровня вида по личинкам, как правило, невозможно. По экологической приуроченности образуют следующие несколько групп:

Boreoheptagyia spp. Холодные ручьи и мадидные стоки, обычно высоко в горах.

Diamesa spp., *Synorthocladius semivirens* (Kieffer, 1909), *Rheocricotopus* spp., *Orthocladius* spp., *Eukiefferiella* gr. *coerulescens*, *Parakiefferiella gracillima* (Kieffer, 1924). Быстрые прохладные ручьи лесной зоны, на камнях, повсеместно.

Pseudodiamesa gr. *nivosa*, *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818), *Metriocnemus* sp., *Paratrissocladius excerptus* (Walker, 1856), *Parametriocnemus* spp., *Chaetocladius* spp., *Limnophyes* spp. *Micropsectra* spp., *Krenopsectra* sp., *Microtendipes* spp. *Macropelopia* sp., *Zavrelimyia* sp., *Trissopelopia* sp., *Conchapelopia* sp. Опад, детрит и мягкие грунты лимнокренов и равнинных ручьев.

Chironomus sp., *Tanytarsus* sp., *Polypedilum* spp. Слабопроточные прогреваемые лимнокрены равнин и предгорий, на илах.

Ceratopogonidae, *Atrichopogon* spp. На мокрых скалах у мадидных стоков.

Palpomyia spp., *Stilobezzia* spp. В лимнокренах на мягком грунте, повсеместно.

Ptychopteridae, *Ptychoptera* spp. Мягкие грунты в лимнокренах, повсеместно.

Pediciidae, *Pedicia occulta* (Meigen, 1830). В грунте гелокренов, Кавказ.

Dicranota spp. В песке и гальке ручьев и малых рек, повсеместно.

Limoniidae представлены большим числом в общем амфибиотических родов и видов: *Thaumastoptera calceata* Mik, 1866; *Hexatoma* spp., *Eleophila* spp, *Pseudolimnophila lucorum* (Meigen, 1818), *Neolimnomyia* spp., *Dicranomyia* spp., *Scleroprocta* spp., *Dactylolabis* spp., *Tricyphona immaculata* Zetterstedt, 1838.

Tipulidae, *Nephrotoma cornicina* (Linnaeus, 1758). Родники Черноморского побережья Турции.

Tipula (*Acutipula*) *maxima* Poda, 1761, *T. luna* Westhoff, 1879, *T. bosnica* Strobl, 1898, *T. fulvipennis* De Geer, 1776. Мягкие грунты в родниковых водоемах.

Tipula (Savchenkia) obsoleta Meigen, 1818, *T. (Platytipula*) *luteipennis* Meigen, 1830, T. *(Yamatotipula) caesia* Schummel, 1833, *T. pruinosa* Wiedemann, 1817. На мокром песке и гальке у уреза воды.

Psychodidae обитают в родниковых водоемах или по их берегам, на опаде, мокрых скалах и других характерных биотопах. Наиболее обычны личинки рода *Satchelliella*. Отмечены также *Berdeniella* sp., *Pericoma* spp., *Tonnoiriella pulchra* (Eaton, 1893), *Telmatoscopus relictus* Vaillant, 1975, *Sycorax* spp., *Panimerus kreki* Vaillant, 1972, *Threticus lucifugus* (Walker, 1856), *Peripsychoda* sp.

Dixidae регулярно встречаются у береговой кромки ручьев, а также в лимнокренах и мадидных стоках. В регионе наиболее обычна *Dixa*

submaculata Edwards, 1920. Отмечена также *Dixa frizzii* Contini, 1965, еще ряд видов не определен.

Simuliidae населяют ручьи, их обилие закономерно возрастает с увеличением скорости потока. Наиболее характерны рода *Cnetha*, *Nevermannia*, *Eusimulium*, *Montisimulium* (лесные ручьи низкогорий по всему региону) и *Prosimulium* (холодные высокогорные ручьи). Более подробно экология мошек (в том числе и роднковых) региона описана ранее (Джафаров, 1960; Тертерян, 1968).

Stratiomyidae, род *Oxycera.* В регионе встречено девять видов, обычно на мокрых скальных поверхностях и в гелокренах.

O. germanica Szilady, 1932. Лесная зона Закавказья.

O. limbata Loew, 1862. Наиболее обычен, повсеместно в лесной зоне.

O. meigenii Staeger, 1844. Равнины Предкавказья и Апшеронского п-ва.

O. morrisii Curtis, 1833. Лесная зона Западного Закавказья.

O. pardalina Meigen, 1822. Черноморское побережье Кавказа и Турции.

O. pseudoamoena Dusek et Rozkosny, 1974. Лесная зона Закавказья.

O. trilineata (Linnaeus, 1767). Родники равнинного Предкавказья.

O. falleni Loew, 1845, *O. nigricornis* Olivier, 1811 и *O. varipes* Loew in Heyden, 1870 встречаются в Северной Турции.

Muscidae, *Limnophora* gr. *olympiae*, в скоплениях мха *Fontinalis* sp., обрастающего мадидные стоки по скалам.

Таким образом, кренальная фауна Восточного Причерноморья достаточно богата и разнообразна, во многом за счет специфических реликтовых ракообразных и моллюсков. Всего нами найдено около 260 таксонов, но реальное число видов (многие из которых определить пока не удается), видимо, в несколько раз больше. При этом среднее количество видов в каждом ручье или роднике составляет 10–12, а, например, в реках, за счет различия населения разных биотопов – 30–50.

Важный вывод, следующий из данного обзора: территория рассматриваемого региона фаунистически неоднородна и включает несколько участков (возможно, в ранге зоогеографических провинций), в которых, в частности, наблюдается широкое замещение друг другом близкородственных видов. Этот эффект несколько замаскирован невозможностью определить многие виды, но хорошо проявляется для семейств и родов, где такое определение проведено. Данное явление должно приводить к формированию в субрегионах параллельных сообществ (Чертопруд, Песков, 2007), что необходимо учитывать при построении их классификации. Кроме того, многим субрегионам присущи ландшафтные или исторические особенности, приводящие к большему или меньшему распространению или исчезновению целых семейств.

4.2. Описание и классификация кренальных сообществ

Формальный анализ полученной дендрограммы сходства проб по относительному метаболизму таксонов (Рисунок 10) позволяет выделить 18 группировок, часть из которых мы считаем статистическими артефактами. Пробы объединялись в группы в соответствии с доминирующими комплексами (далее названы по доминантам): I. – *Troglocaris* spp. (более 70%); II – *Gammarus* spp. (от 60 до 90%); III (I) – *Proasellus* spp. (30-40%) + *Niphargus* spp; III (II) – *Niphargus* spp.(от 60 до 90%); IV – *Prosimulium* + *Diamesa*.; V – *Stenophylax* spp.; VI – *Paraleptophlebia werneri*; VII – *Ernodes* spp.; VIII –*Plectrocnemia* spp.; IX –*Lyurella* spp.; X –*Agapetus* spp. + *Silo* spp.; XI – *Orchestia bottae*; XII – *Iron* spp.; XIII – *Tinodes* spp.; XIV – *Diplectrona* spp. + *Leuctra* spp.; XV – *Nemoura* spp.; XVI – *Galba* spp. + *Radix* spp.; XVII – *Zenkevitchia* spp.; XVIII – *Euglesa* (*Casertiana*) spp. При этом из анализа исключены некоторые виды, обладающие значительной биомассой, но встречающиеся в характерных биотопах случайно. Это, например, способные к наземному перемещению крабы *Potamon ibericum*, пиявки *Trochaeta* sp., крупные личинки двукрылых, такие как *Tipula maxima* и некоторые другие.

Соотнесение формальной классификации с выделением сообществ по методу Браун-Бланке обнаруживает 15 обособленных типов. Три типа (гаммаро-, трогло- и гипокреналь) встречаются часто и охватывают большую часть наших сборов (350 проб), остальные описаны по 6–14 пробам, главным образом из редких типов водоемов (например, горячих источников). Большая часть выделенных сообществ четко привязана к определенному набору абиотических факторов, важнейшими из которых следует считать летнюю температуру воды, локальную скорость течения и размер водотока (меженный водорасход). Количественные характеристики выделенных типов сообществ приведены в Таблице 2.

Гаммарокреналь. Сообщества родников и родниковых ручьев с резким преобладанием амфипод рода *Gammarus*. Эврибионтные гаммарусы достигают огромной плотности (до 50–80 г/м^2) на любых субстратах в родниках и ручьях всех типов (кроме временных и участков с быстрым течением), составляя при этом от 60 до 95 (в среднем 75)% суммарного метаболизма сообщества (так называемое сверхдоминирование). Распространение гаммарусов и гаммарокренали спорадично, при их отсутствии в водоемах наблюдаются другие типы сообществ, более специализированные по типам биотопов. Помимо доминирующих гаммарусов, для сообщества характерны ручейники семейств Limnephilidae и Sericostomatidae, веснянки *Perla* и другие крупные формы, не страдающие от выедания бокоплавами. В зависимости от субрегиона в сообществе доминируют разные виды, местами образуя совместные скопления.

Зональная изменчивость сообщества в Закавказье выглядит следующим образом:

Предгорья (0–100 м., летняя температура: 15–18°): *Gammarus* cf. *pulex* (Linnaeus, 1758), *Gammarus chostensis* Martynov, 1932 (в Западном Закавказье).

Низкогорья (100–600 м., летняя температура: 10–15°): *Gammarus chostensis* (в Западном Закавказье) или *G. komareki* (Schaferna, 1922) (повсеместно).

Среднегорья (600–1500 м., летняя температура: 5–8°): *Gammarus komareki* (повсеместно) или *G. crispus* Martynov, 1932 (в Западном Закавказье).

Высокогорья (1500–2500 м., летняя температура: 2–3°): *Gammarus matienus* Derzhavin, 1938 (Большой Кавказ, Армянское нагорье и Понтийские горы).

В Восточном Причерноморье гаммарокреналь наблюдается во всех субрегионах и высотных зонах. Наиболее распространенный тип сообщества в нашей серии (230 проб).

2. Троглокреналь. Сообщества родников и пещерных ручьев, с доминированием стигобионтных ракообразных: бокоплавов *Anopogammarus*, *Niphargus*, *Lyurella*, *Synurella*, изопод *Proasellus* и стигобионтных *Asellus*. Характерно сверхдоминирование одного из этих таксонов (чаще – нифаргуса), достигающего 70–90% общего обилия сообщества. В качестве второстепенных видов встречаются горошинки *Euglesa*, кренальные ручейники (*Stenophylax*, *Ernodes*), поденки *Paraleptophlebia*, планарии *Dendrocoelopsis* и мелкие веснянки. Распространено в карстовых районах Западного Закавказья, а также в ряде районов Армении и Талыша. Насчитывает в наших сборах 87 проб.

Перечисленные группы ракообразных не образуют комплекс совместно обитающих доминантов, но замещают друг друга в разных локусах, отчасти расходясь экологически, что заставляет нас выделить два подтипа сообщества троглокренали. Для их названий мы вводим вторую приставку.

2а. Нифарготроглокреналь. *Niphargus – Proasellus – Stenophylax.* Сообщество разнообразных родниковых водоемов, обычно в непосредственной близости от выхода карстовых вод на поверхность.

Населяет различные щелевые субстраты без существенного течения. Часто наблюдается сверхдоминирование бокоплавов *Niphargus*, в Западном Закавказье равновеликая роль в сообществе может принадлежать и стигобионтным изоподам *Proasellus*. В разных субрегионах доминанты представлены разными видами, многие из которых пока не описаны. Изредка сообщество наблюдалось и в подземных ручьях, в Воронцовской, Шакуранских и Цебельдинской пещерах.

2б. Синуреллотроглокреналь. *Synurella* (или *Lyurella*) – *Stenophylax* – *Paraleptophlebia* – *Nemoura*. Сообщества родниковых ручьев, связанные с доминированием экологически идентичных стигобионтных амфипод родов *Synurella* и *Lyurella*. В качестве субдоминантов выступает типичный комплекс кренальных насекомых (*Stenophylax*, *Paraleptophlebia* и т.д.) и иногда (например, в окрестностях Туапсе) – реликтовые эндемичные Asellidae. Сообщество распространено спорадично, в соответствии с ареалами кавказских Crangonictidae: район Туапсе, Гудауты, предгорья Талыша (по литературным данным – из окрестностей Трабзона); в других районах подобные биотопы населяет *Niphargus* или даже *Gammarus*.

Специфические сообщества, также с участием Crangonictidae, формируются в родниках и высачиваниях альпийской зоны Малого Кавказа (Триалетский и Папакарский хребты). Важную роль в них играют миниатюрные *Diasynurella* (2 вида, один из которых не описан), наиболее мелкие из закавказских родов этого семейства. Небольшая биомасса не позволяет им доминировать, даже численно преобладая над комплексом кренальных насекомых (среди которых нередки массивные *Agabus caraboides*), поэтому формальными статистическими методами сообщество не выделяется. Не имея достаточного количества материала, мы воздерживаемся от его описания в качестве отдельного подтипа, ограничившись данной констатацией.

2в. Реотроглокреналь. *Troglocaris* – *Zenkevitchia* – *Ponthoratia* / «*Plagygeyeria*» – *Niphargus*. Сообщества подземных рек и мощных карстовых

источников Западного Закавказья с доминированием креветок *Troglocaris* и амфипод Typhlogammaridae. Биотопически относится к плотным грунтам рек (ритрали), но по трофике (питание аллохтонным детритом) и составу сообщества однозначно определяется как креналь. Гипогейные варианты сообщества отличается полным отсутствием насекомых, эпигейные – резким доминированием крупных стигоморфных амфипод *Anopogammarus*. В качестве субдоминантов выступают субмикроскопические пещерные гастроподы, такие как *Pontohoratia*, «*Plagygeyeria*», «*Paladilhiopsis*» или *Belgrandiella*, достигающие огромной численности при незначительной биомассе. Сообщество весьма изменчиво, региональные варианты включают смену доминирующих видов, локальное исчезновение отдельных таксонов (в том числе *Troglocaris*) или появление новых (*Dina* cf. *absoloni*, *Gammarus komareki imeretinus, Asellus monticola fontinalis*). Описано по материалам из Цебельдинской, Малой и Большой Шакуранских пещер, карстовых источников в долине рек Бзыб и Гега (Абхазия), а также из пещеры долины Цхал-Цители (Грузия). Единично отмечен выход троглокарисов в родник на поверхность земли (вероятно, это паводковый вынос), в долине реки Псырцха (Новый Афон).

3. Гипокреналь. *Stenophylax* spp. – *Paraleptophlebia werneri* – *Nemoura* spp. Сообщества ручьев различного генезиса, чаще со смешанным питанием, слабым течением, преобладанием на дне детрита и опада и тенденцией к потере проточности в межень, вплоть до полного иссыхания. Видимо, именно в силу периодического высыхания в этих водотоках отсутствуют или малочисленны бокоплавы рода *Gammarus*. Доминирующие здесь насекомые, помимо относительной эвритермности и эврибионтности, способны переживать летнюю межень на стадии имаго или покоящихся яиц. Кроме доминантов, встречается большое количество других насекомых: веснянки *Bulgaroperla mirabilis*, *Leuctra* spp., поденки *Baetis* (*Rhodobaetis*) spp., *Electrogena* spp., ручейники *Plectrocnemia latissima*, *Schizopelex cachetica*, *Diplectrona* spp. и другие. Комплекс доминантов неустойчив (в том числе в

течение сезона), и в целом внутренняя изменчивость этого сообщества наиболее велика. Встречается относительно часто, в наших сборах 30 описаний.

4. Мадикреналь. *Tinodes – Gammarus – Nemoura*. Сообщество тонкослойных сливов на скалах в родниковых ручьях, иногда с нитчатыми водорослями и мхами. Наиболее характерный таксон – ручейники рода *Tinodes*, облепляющие мокрые скалы прикрепленными туннелеобразными домиками, часто с большой плотностью. Встречается большое число других видов, в том числе довольно специфических (двукрылые *Thaumalea*, *Dixa*, *Oxycera*, Psychodidae, ряд Chironomidae и др.), но не достигающих существенного обилия. Субдоминантами обычно выступают общекренальные эфрибионты (*Nemoura*, *Gammarus*). Характерны амфибиотические группы – мокрицы *Ligidium*, водомерки *Hydrometra*, клопы *Saldula*, янтарки *Oxyloma,* олигохеты *Eiseniella* и др. Сообщество типично для влажных субтропических лесов Закавказья и Турции.

5. Гелокреналь. *Ernodes – Plectrocnemia – Carychium – Stenophylax*. Сообщества родниковых топей практически нулевой глубины, в которые не вселились склонные к сверхдоминированию бокоплавы. Структура доминирования неустойчива, характерны ручейники сем. Beraeidae (обычно род *Ernodes*), *Plectrocnemia*, *Stenophylax*, жуки *Elodes*, *Agabus*, горошинки *Euglesa* s. str., а также амфибиотические гастроподы *Carychium* и двукрылые семейств Limoniidae и Tipulidae. В Западном Закавказье на участке Туапсе – Кутаиси в составе сообщества регулярно обнаруживаются кренобионтные моллюски *Belgrandiella*. Сообщество встречается в общем повсеместно, но чаще этот биотоп оккупирован бокоплавами *Gammarus* или *Niphargus*.

6. Реокреналь. *Nemoura – Diplectrona – Rhyacophila – Baetis – Leuctra – Electrogena.* Сообщества небольших холодноводных родниковых ручьев со стабильным гидрологическим режимом. Доминирование выражено слабо. Отличаются повышенным видовым разнообразием, большим числом реликтовых, локально эндемичных или стенобионтных форм (*Philocrena*

trialetica, Thremma anomalum, Apatania subtilis, Protonemura spp. и др.). Встречается изредка, обычно во влажных лесных районах Закавказья и Северной Турции. Нередко замещается сообществом гаммарокренали.

7. Лимнокреналь. Ste*nophylax* – *Euglesa* – *Plectrocnemia* – *Paraleptophlebia* – Tubificidae – *Ptychoptera*. Сообщества, характерные для родниковых луж (лимнокренов), с относительно стабильным гидрологическим и термальным режимом и, как правило, дном из разлагающегося листового опада. Здесь смешиваются кренальные эврибионты (главным образом ручейники и поденки) и пелофильные роющие формы (горошинки и олигохеты). Из более редких видов характерны холодноводные плавунцы (*Agabus guttatus*, *A.glacialis*). Встречаются по всему Закавказью, но обычно замещается сообществом гаммарокренали.

8. Палудокреналь. *Asellus aquaticus* – *Synurella ambulans*. Сообщество ручьев с заболоченной долиной, слабым течением, сильным заилением субстратов и летним прогревом воды, вероятной потерей проточности в межень. Наблюдается на равнинных территориях Закавказья, описано по материалу из Пицундской и Колхидской (нац. парк «Болото Испани», Аджария) низменности. Доминируют лимнофильные по происхождению группы – ракообразные *Asellus aquaticus* и *Synurella ambulans*, гастроподы *Costatella integra*, поденки *Caenis* spp. и *Nigrobaetis digitatus*.

9. Термокреналь. *Coelostoma transcaspicum*. Сообщества горячих источников с температурой воды от 40°. Известно нам по нескольким пробам из предгорий Талыша. Доминируют своеобразные термофильные водолюбы *Coelostoma transcaspicum,* имаго и личинки которых населяют твердые субстраты, и эвритопные термофильные виды хирономид рода *Polypedilum* (*Tripodura*) sp. Горячие источники Закавказья отличаются высокой минерализацией, и фауна их относительно бедна, в отличие от известных нам сообществ термальных источников Центральной Азии.

10. Криокреналь. *Diamesa* – *Prosimulium* – *Boreoheptagyia*. Сообщества ультрахолодноводных высокогорных ручьев с ледниковым или

родниковым питанием и максимальной температурой воды 1–5°, преимущественно на каменистом субстрате. Доминируют криофильные мошки *Prosimulium* и холодолюбивые группы хирономид, местами в составе сообщества наблюдаются только хирономиды рода *Diamesa*. Известно из альпийской и субнивальной зон Северного Кавказа.

Еще четыре типа обнаруженных нами сообществ, хотя и населяют ручьи, по своей структуре не относятся к классу кренали. В них нет доминирующего комплекса детритофагов-разгрызателей, а преобладают виды из других жизненных форм. Тем не менее, мы считаем полезным перечислить их:

- Креноритраль. Simuliidae – *Baetis* – *Gammarus*. Сообщество быстрых родниковых ручьев со стабильным гидрологическим и температурным режимом и значительным уклоном русла. По структуре является сообществом ритрали (плотных грунтов быстрых водотоков), но несколько обедненным по структуре и включающим некоторые кренальные элементы. Обычно резко выражено доминирование личинок мошек Simuliidae (чаще – родов *Nevermannia* и *Eusimulium*, локально массовых скоплений достигают *Montisimulium*), из других видов характерны реофильные поденки (*Baetis, Iron*), веснянки (*Protonemura, Nemoura, Leuctra*) и ручейники (*Rhyacophila, Wormaldia, Hydropsyche*). Таким образом, по линии быстрого стабильного течения ритральные сообщества могут проникать даже в самые малые водотоки, хотя наблюдается это нечасто.

- Мадиритраль. Сообщество родниковых ручьев с экстремально сильным течением. Нередко формируется на отвесных скалах в виде небольших водопадов. Доминируют специфические химаробионты *Iron* spp., *Stactobia* spp., а также моллюск *Ancylus* cf. *jani*, способный и к перемещению по вертикальным обводненным стенкам. В качестве субдоминантов могут выступать разнообразные *Rhodobaetis* и реофильные хирономиды. Сообщество отмечено во влажных субтропических районах Турции, в

Аджарии и в некоторых районах Армянского нагорья (например, в долине реки Азат).

- Кренопелаль. *Euglesidae – Ptychoptera – Embolocephalus.* Сообщество родниковых ручьев, а также родников с ярко выраженными участками мягких грунтов. Характерно для горно-лесной зоны. Доминируют горошинки *Euglesa* s.str и *Casertiana* s.str., характерны личинки комаров *Ptychoptera*, а также *Eleophila* spp., *Hexatoma* spp., *Scleroprocta* spp. и *Pedicia occulta*. Олигохеты представлены трубочником *Embolocephalus velutinus*. Это сообщество структурно относится к классу пелали (сообществ мягких грунтов с преобладанием инфауны), и было описано нами в работе по пелофильным сообществам региона (Палатов и др., 2016).

- Креноэфемераль. *Galba – Euglesa*. Сообщества родников со значительным углублением русла, приобретающего вид слабопроточной лужи с заиленным детритом или опадом на дне и существенными сезонными и суточними колебаниями температуры. Доминируют прудовики рода *Galba* (несколько видов в разных субрегионах), в родниках Армянского нагорья их замещает прудовик *Radix bakowskiana*) и горошинки *Euglesa* (*Casertiana*). Среди второстепенных видов характерны лимнофильные насекомые: двукрылые *Ptychoptera*, жуки *Hydroporus* и *Agabus*, стрекозы *Orthetrum* и *Sympetrum*. Таким образом, структурно это сообщество не относится к реофильным, и мы относим его в предварительно выделенный класс эфемерали – малых стоячих водоемов (луж). Сообщество встречается редко, но в общем повсеместно.

Региональные особенности кренальных сообществ

Разнообразие сообществ кренали Восточного Причерноморья относительно велико – 10 (с подтипами – 13) вариантов, не считая нескольких сообществ из других классов, также проникающих в ручьи и родники. При этом несколько типов сообществ описываются здесь впервые – это подтипы троглокренали, а также термокреналь и креноэфемераль. Это тоже вполне ожидаемый результат, связанный с распространением в регионе

довольно экзотичных водоемов – гипогейных и термальных. Остальные типы сообществ (и их большинство) ранее были известны из других регионов. Так, сообщества гипо-, рео-, гело-, мади-, лимно- и палудокренали описаны для Подмосковья (Чертопруд, 2011), типы гипо-, гело- и криокренали – для Кольского полуострова (Чертопруд, Палатов, 2013 а), и так далее. В целом, сообщества одного типа в разных регионах проявляют свойства параллельных – в них замещают друг друга близкородственные виды; то же местами отмечается и для разных субрегионов Восточного Причерноморья. Пожалуй, наиболее яркая особенность причерноморских кренальных сообществ – их насыщенность эндемичными реликтовыми видами, обычно не доминирующими по обилию, но резко повышающими общее таксономическое разнообразие. В специфических сообществах троглокренали реликтовые пещерные таксоны формируют и доминирующий комплекс.

Характерная для региона высотная поясность и связанные с ней температурные градации в общем слабо проявляются в кренальных сообществах в связи с их общей холодноводностью. Однако с увеличением высоты в большинстве субрегионов исчезают реликтовые виды субтропического происхождения и, соответственно, таксономически беднеют все типы сообществ. Это не относится лишь к неоледеневавшим горам Малого Кавказа, где высокогорные области (бывшие в миоцене и плиоцене существенно ниже) обеспечили сохранение нескольких локальных реликтовых кренобионтов *Niphargus* и *Diasynurella* (например, *D. wachuschtii* (Behning, 1940). В альпийской зоне большая часть кренальных сообществ исчезает, но появляется специфический ультрахолодноводный тип криокренали. С другой стороны, на равнинных участках целый ряд сообществ также не был обнаружен (возможно, в связи с антропогенным преобразованием этих территорий). В целом максимум разнообразия кренальных сообществ приходится на лесную зону низко- и среднегорий.

Несколько интересных таксонов, биотопов и сообществ, несмотря на обширный материал, встречены нами единично, и соответствующие им типы пока не описаны. Это сообщества высокоминерализованных (солоноватых) источников (одна проба в долине реки Воротан, Армения); сообщества с доминированием амфибиотических прыгающих бокоплавов *Orchestia bottae* (Предкавказье); ассоциации, включающие специфических бриофагов (*Ptilocolepus* sp., *Micrasema anatolicum*), связанные со мхами, и некоторые другие.

Характерно, что все многообразие олписанных нами сообществ можно разделить на две большие группы. Первая группа: пробы со сверхдоминированием отдельных таксонов, которыми выступают высшие ракообразные (обычно *Gammarus*, *Niphargus* или *Troglocaris*), изредка моллюски, имеющие очень высокое обилие и достигающие 60–95% суммарного метаболизма сообщества. Вторая группа: с большим неустойчивым комплексом доминирующих видов, главным образом насекомых, и в целом невысоким суммарным обилием сообщества. При этом оба варианта могут встречаться на одних и тех же биотопах; формирование сообщества со сверхдоминантом связано именно с вселением в водоем одного из склонных к сверхдоминированию видов и наложению его на аборигенное сообщество насекомых (или частичному вытеснению его). Подобный эффект описан нами ранее для других регионов (Чертопруд, 2011, 2014, Чертопруд, Палатов, 2013а, б) и известен в литературе (Gray, 2005; Barquín, Death, 2006). Однако в регионах средней полосы и субарктики сообщества со сверхдоминированием встречаются редко и главным образом в крупных реках, а в Причерноморье особенно характерны именно для кренали (около 70% всех проб), в связи с большим разнообразием и широким распространением ручьевых бокоплавов.

Интересно, что специфика кренальных сообществ в горах Причерноморья оказалась ниже, чем в равнинных умеренных регионах. Многие таксоны в ранге родов и даже видов почти с равным успехом

встречаются и в самых малых родниковых ручьях, и в реках (что редко встречается, например, в Подмосковье). По нашему мнению, это температурный эффект: в горах реки прогреваются относительно слабо (обычно до 12–15 °С) и по термическому режиму приближаются к ручьям и родникам. В равнинных же реках летняя температура, как правило, достигает 20–25 °С, а холодноводными летом остаются только родники и родниковые ручьи.

Географическая неоднородность региона с точки зрения кренальных сообществ

Не все типы сообществ распространены равномерно по территории региона. Например, троглокреналь оказывается одним из наиболее массовых сообществ в карстовых районах Западного Закавказья, где представлены все ее подтипы, но отсутствует на Северном Кавказе, а в других субрегионах (лишенных мощного карста, но не оледеневавших) встречается спорадически. Это связано с распространением таксонов ракообразных, определяющих данный тип: на Северном Кавказе основные группы родниковых реликтов были уничтожены плейстоценовым оледенением, в Восточном Закавказье – колебаниями уровня Каспия. Лишь несколько таксонов сохранились здесь в подземных полостях с пресной водой, в том числе и на дне моря (например, *N. pseudocaspicus*), небольшое их число проникло в эпигейные водоемы (например, *Lyurella hircana*).

Крайне специфична фауна родников лесной зоны юго-восточного побережья Черного моря на участке Батуми-Трабзон (т.н. «Лазистан»). «Третичная» фауна сохранилась здесь наиболее полно, ряд кренобионтных таксонов обнаруживает здесь эндемизм на уровне отдельных групп видов и даже родов. Таковы ручейники *Philocrena trialetica, Helicopsyche* sp., *Ptilocolepus* sp.; моллюски *Gyraulus elenae* и *Bythinella adsharica*; бокоплавы *Synurella osellai, Niphargus* spp., и др. Слабая изученность региона пока не дает возможности полностью оценить его фаунистическое своеобразие.

На основании распространения важнейших таксонов кренобионтной фауны, на территории Восточного Причерноморья выделяются следующие зоогеографические районы: обедненный Северокавказский; Крымский; район северо-западного Закавказья с крайне изменчивой, богатой и во многом эндемичной фауной; район юго-западного Закавказья на участке Батуми-Трабзон; район восточного Закавказья, включающий Кура-Араксинскую низменность и прилегающие территории, обедненные вследствие неоднократных поднятий Каспия; район Нагорной Армении с массой эндемиков на уровне видов (особенно среди *Niphargus*) и даже родов (*Shadinia*), сообщающийся с фаунистически близкими нагорными территориями Ирана и Центральной Анатолии.

Таким образом, фауна макробеспозвоночных, ассоциированная с родниковыми водоемами Восточного Причерноморья, представлена не менее чем 260 видами и таксонами более высокого ранга. Слабая таксономическая разработанность многих кренальных групп позволяет ожидать значительное увеличение этого показателя в будущем.

В малых водотоках Восточного Причерноморья наблюдается достаточно высокое разнообразие сообществ – нами выделено 10 типов и 3 подтипа, в основном относящихся к классу кренали. При их формировании определяющее значение имеют тип водоема, общий водорасход, в ряде случаев – особенности геологического строения окружающих макроландшафтов, в первую очередь – наличие или отсутствие карста (и, соответственно, гипогейных вод). Относительно слабую роль играют тип донного субстрата (чаще всего он мелкомозаичный) и температура, в большинстве случаев стабильно низкая (8-10°С). Значительное отклонение от этих показателей приводит к образованию некоторых новых типов сообществ (в частности, крио- и термокренали).

Большинство описанных сообществ имеют структурные аналоги в других регионах Палеарктики, обладая при этом весьма значительным

региональным своеобразием, особенно за счет большого числа эндемичных реликтовых таксонов. В пределах региона выделяется не менее шести различных по фауне районов. Каждый из типов сообществ, по-видимому, образует свои вариации в каждом из этих районов, но полноценно описать эти вариации на данный момент нельзя за невозможностью определить многие виды бентоса.

Глава VI. Сообщества ритрали

Плотные, преимущественно каменистые грунты характерны для водотоков любых горных районов. На равнинах они встречаются реже, в низменностях нередко отсутствуют. Это весьма четко очерченный биотоп, характеризующийся значительным постоянством, т.е. механической устойчивостью к течению и даже паводкам, а также сложной пространственной структурой, включающей гранулометрически неоднородные объекты, скопление которых порождает различные щели и кулуары, в разной степени закрытые от течения. Сообщества организмов, развивающиеся в таких условиях (как на поверхности твердых объектов, так и в щелях между ними) называют литореофильными. Слагающие их организмы макробентоса весьма разнообразны и в Голарктике представлены преимущественно личинками амфибиотических насекомых.

Разнообразие и факторы изменчивости реофильных сообществ плотных грунтов наиболее активно изучались европейскими авторами, чаще всего использующими в качестве модельных объектов водотоки Альпийских гор или Скандинавии (Malmqvist, Miki, 1994; Brittain et al., 2001; Hieber et al., 2005; Alvarez-Cabria et al., 2011 и многие другие). В России подобные исследования проводились преимущественно в регионах, имеющих рыбохозяйственное значение (Бродский, 1976; Леванидов, 1981; Паньков, 2000; Шубина, 2006 и многие другие), а также на территории Восточно-Европейской равнины (Чертопруд, 2007, 2011). Показано, что литореофильным сообществам присущ постоянный набор жизненных форм макробентоса, из которых наиболее обильны альгофаги-соскребатели различной степени подвижности, такие как *Ancylus, Epeorus, Baetis, Drusus*, Blephariceridae, Goeridae и Glossosomatidae, и пассивные фильтраторы: мошки Simuliidae и ручейники Hydropsychidae. Менее массовы детритофаги-собиратели и хищники, обычно населяющие щелевые местообитания. Общая таксономическая и функциональная структура этих сообществ довольно

сложна и сильно варьирует под действием многих факторов преимущественно абиогенной природы. Наиболее существенное влияние оказывают скорость течения и общая мощность водотока, температура и ее сезонный ход, уровень освещенности и развитие альгообрастаний, биогенная нагрузка. Вместе с тем, высокая изменчивость некоторых литореофильных сообществ не объясняется исключительно наблюдаемыми факторами, и находится в зависимости от неизвестных нам обстоятельств (Чертопруд, 2007). При смене региона набор основных жизненных форм и таксонов уровня семейств в литореофильных сообществах в целом сохраняется (Hynes, 1970; Чертопруд, Песков, 2007), но меняется видовой и, в меньшей степени – родовой состав, что приводит к формированию так называемых параллельных сообществ.

В последнее время исследования, посвященные изучению организации и классификации литореофильных сообществ горных потоков Восточного Причерноморья проводились М.В. Чертопрудом (Чертопруд, Песков, 2007; Чертопруд, 2007, 2010). Весь класс подобных сообществ назван в этих работах термином ***ритраль***, что соответствует его пониманию в работах В.Я. Леванидова (Леванидов, 1981). Только для ритрали Северо-Западного Закавказья выделено шесть вариантов, различающихся организацией и качественным составом слагающих их форм. Эти исследования были нами продолжены, охватили большинство субрегионов Кавказа, Закавказья и Малой Азии и привели к необходимости пересмотреть и существенно уточнить описанную выше картину.

Материалом для написания главы послужили 340 количественных проб литореофильного макробентоса, собранных в водотоках Восточного Причерноморья в период с 2003 по 2014 год. 127 проб отобрано в водотоках Западного Закавказья (включая Абхазию и Западную Грузию до Сурамского хребта), 65 – на Армянском нагорье, 84 – на Анатолийском нагорье, 24 – в водотоках Северного Кавказа, по 5–10 проб – на Триалетском и Месхетском

хребтах, в Талышских горах, на равнинных территориях Грузии и Азербайджана.

5.1. Фаунистический обзор литореофильного макробентоса

Фауну ритрали водотоков Восточного Причерноморья составляют, по нашим данным, не менее 285 видов и таксонов более высокого ранга. Очевидно, эта цифра не отражает истинного разнообразия групп, приуроченных к ритрали, поскольку в большинстве из них на данный момент невозможна идентификация до уровня вида (в силу неизученности водных личиночных стадий или же неразработанности системы в целом). Особенно явно эта проблема проявляется на примере личинок ручейников, двукрылых, веснянок и части поденок (особенно рода *Electrogena*), т.е. основных ритральных групп. Учет имеющихся в литературе данных по экологии и распространению имаго увеличивает приведенное выше значение примерно в 3 раза, в целом оно соответствует скорее количеству родов и надвидовых групп.

В ритроне Восточного Причерноморья, как и в других районах Палеарктики (Леванидов, 1981; Паньков, 2004; Чертопруд, 2007), важнейшую роль играют личинки поденок Baetidae, Heptageniidae, ручейников Hydropsychidae, Rhyacophilidae и двукрылых Chironomidae и Simuliidae. Региональные особенности вносят лишь небольшие коррективы в это наблюдение (Таблица 3). Отмеченной ранее (Чертопруд, 2007) существенной роли бокоплавов Gammaridae в ритральных сообществах Кавказа на наших данных не просматривается, возможно из-за различий методики анализа и сбора. Характерно, что массовые группы ритрона оказываются и наиболее богатыми в таксономическом плане.

Аннотированный список ритральных таксонов

Turbellaria: Tricladida (2).

В ритрали регулярно и повсеместно представлены семейством Dugesiidae с единственным родом *Dugesia* и большим количеством трудноразличимых видов, обитающих на каменистых и древесных субстратах. Подробно изучены в ряде субрегионов (Порфирьева, 1958; Порфирьева, Дыганова, 1987; Шумеев, 2008), нами не определены. Помимо этого, в водотоках Армянского нагорья и Малой Азии встречаются характерные Planariidae – *Phagocata armeniaca* (Komarek, 1916).

Oligochaeta (1).

Преимущественно пелофильная группа, в целом не свойственная ритрали. Лишь Naididae (в нашем случае – комплекс близкородственных видов *Nais* spp.) могут достигать высокой численности на заиленных каменистых грунтах, в том числе и на значительном (до 0.6м/с) течении. Массовые их скопления обнаруживаются на перекатах рек Армянского нагорья, вышедших из-под крупных водохранилищ, таких, как Касах, Воротан, Сисиан и другие.

Hirudinea (4).

В сообществах ритрали пиявки представлены небольшим числом видов, населяющих обычно нижнюю сторону прибрежных камней, омываемых слабым течением. Наиболее обычна холодноводная *Erpobdella* cf. *vilnensis* (Liskiewicz 1925), встречающаяся на каменистых участках рек Армянского нагорья и Малого Кавказа. Ритральным сообществам равнинных или загрязненных водотоков Закавказья свойственны общеевропейские *Alboglossiphonia heteroclita* (Linnaeus, 1758) и *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758), встречающиеся, впрочем, довольно редко. Лишь в водотоках Северного Кавказа отмечена широкораспространенная *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758).

Mollusca: Gastropoda (11).

Специфических литореофильных гастропод относительно немного, некоторые из них имеют реликтовое происхождение и привязаны к низкогорным, субтропическим областям. Таковы речные лунки *Theodoxus*

subthermalis (Bourguignat in Issel, 1865), обнаруженные нами лишь в водотоках Западного Закавказья (реки Псырцха, Цхал-Цители, Риони). Еще 3 вида этого рода известны для Закавказья из литературных источников: *Theodoxus brauneri* Lindholm, 1908 - Восточное Предкавказье, родники и реки окрестности г. Худат, Азербайджан (Вейсиг, 1930), *Theodoxus schultzi* (Grimm, 1877) – водотоки Талыша близ Астары (Boettger, 1886) и *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924 – река Аракс на Армянском нагорье (Акрамовский, 1976). Определение всех трех видов вызывает сомнения, первые два на данный момент считаются невалидными (Kantor et al., 2010), в целом рассматриваемая группа в пределах региона нуждается в таксономической ревизии.

Важную роль в сообществах ритрали предгорных водотоков играет и другая реликтовая группа гастропод – Melanopsidae, представленная родом *Melanopsis* и специфическим подродом *Mingreliciana* (нередко существование этого таксона оспаривается (Kantor et al., 2010). Из Западного Закавказья нам известны *Melanopsis buccinoidea* (Olivier, 1801) (Краснодарский край: река Якорная щель; водоемы Нового Афона), *Melanopsis minutula* Bourguignat, 1884 (водоемы Нового Афона) и *Melanopsis mingrelica* Bayer in Mousson, 1863 (Западная Грузия, реки Риони и Цхал-Цители). Еще несколько локальных эндемиков (валидность которых, впрочем, оспариваема) известны из Восточного Закавказья и Турции (Yildirim et al., 2006; Kantor et al., 2010).

Повсеместно в горных реках региона (кроме Крыма) обнаруживаются чашечки *Ancylus* (Ancylodae), однако точное определение их видовой принадлежности затруднено: на данный момент для региона известно 6 видов (Kantor et al., 2010), часть из которых общие с Балканами и южной Европой, часть – эндемики. Далеко не все из них имеют четкий диагноз, валидность многих сомнительна. Предварительное изучение анатомического строения особей из разных субрегионов показало высокий уровень их

сходства (И.О. Нехаев, личное сообщение). В целом, в пределах региона группа нуждается в ревизии.

Существенную роль в сообществах ритрали, находящихся под воздействием крупных стоячих водоемов, располагающихся выше по течению, могут играть лимнофильные по происхождению гастроподы, особенно прудовики (Lymnaeidae). На каменистых грунтах рек Армянского нагорья обнаруживаются *Lymnaea araratensis* Kruglov et Starobogatov, 1985 (спокойные реки Севанской котловины), *Radix bakowskiana* (Clessin, 1879), *R. blauneri* Küster, 1862, *R. fontinalis* (Studer, 1820), *R. intermedia* (Lamarck, 1822), а также многочисленные *R.* spp., надежно не идентифицируемые до вида.

Crustacea (20).

Немногие высшие раки входят в состав сообществ ритрали Восточного Причерноморья. Наиболее значимы здесь эвритопные амфиподы *Gammarus* (Gammaridae), повсеместно населяющие и каменистый грунт и гальку при относительно слабом (до 0,3-0,4м/с) течении, не проникая на стрежень. В реках региона нами отмечены 9 видов:

G. anatoliensis Schellenberg, 1937 – Черноморское побережье Малой Азии.

G. balcanicus Schaferna, 1922 – Крым, Армянское нагорье, Малая Азия, северный Азербайджан.

G. cf. *pulex* (Linnaeus, 1758) – реки низкогорий Грузии, Абхазии, северо-восточной Турции.

G. cf. *effultus* Karaman, 1975 – нижнее течение рек Черноморского побережья Кавказа на участке Сочи – Гудаута.

G. chostensis Martynov, 1932 – нижнее и среднее течение рек Западного Кавказа.

G. cf. *fossarum* Koch, 1836 – река Раздан (Армянское нагорье).

G. komareki (Schaferna, 1922) – в регионе повсеместно.

G. lacustris Sars, 1863 – реки озерного происхождения на Армянском нагорье.

G. matienus Derzhavin, 1938 – холодные реки нагорной Армении и Большого Кавказа.

Ритраль низкогорных и равнинных водотоков также могут населять Pontogammaridae: в Западном Закавказье преимущественно *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1906), в Восточном – разнообразные *Dikerogammarus* и *Pontogammarus*, поднимающиеся из Каспия (Алиев, 2000).

В ряде регионов ритральные сообщества рек дополняются ракообразными преимущественно стигобионтных групп. Чаще всего такие виды обнаруживаются локально, под особенно крупными камнями, куда проникают из гипорейных (подрусловых) потоков. Но иногда они достигают массового развития и занимают ниши, свойственные настоящим эпигейным форам. Это свойственно, например, *Niphargus abricossovi* Birstein, 1932, неоднократно наблюдаемому на перекатах малых рек Армянского нагорья. На Западном Закавказье в реках также отмечены *N.* sp. и *Proasellus linearis* (Birstein, 1967). Для крупных рек Предкавказья известен *N. potamophilus* Birstein, 1954.

Второй важной ритральной группой ракообразных Восточного Причерноморья являются Decapoda. Пресноводные крабы (Potamidae) населяют пространства под камнями в реках практически на всей территории региона (кроме Северного Кавказа). Наиболее обычен *Potamon* (*Pontipotamon*) *ibericum* (Bieberstein, 1809), найденный нами в Краснодарском крае, Абхазии, Грузии, Азербайджане (Талыш), Армении и на Черноморском побережье Турции. Кроме того, в реках нагорной Армении (Апра, Азат и др.) отмечены *Potamon* (*Orientopotamon*) *magnum* Pretzmann, 1962 и *P.* (*O.*) *persicum* Pretzmann, 1976. Только в реке Воротан (Армения) были обнаружены популяции речного рака *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz,1823) также предпочитающего каменистое дно. В поверхностных водотоках Западного Закавказья изредка обнаруживаются популяции стигобионтных креветок *Troglocaris*. Например, *Troglocaris*

jusbaschjani Birštein, 1948 образует массовые скопления в истоках реки Агура (Краснодарский край) (Marin, Sokolova, 2014).

Insecta: Odonata (6).

Немногие личинки палеарктических стрекоз облигатно ассоциированы с каменистым грунтом, большинство из них эвритопны и предпочитают рипальную зону. В составе литореофильных сообществ изредка можно наблюдать:

Epallage fatime (Charpentier, 1840), обычную в относительно спокойных, полугорных реках Закавказья и Турции (отмечена в Аджарии, Талыше, долине Арагви, нагорной Армении и в Малой Азии).

Caliaeschna microstigma (Schneider, 1845), населяющую полости под камнями в некрупных реках региона (повсеместно).

Onychogomphus forcipatus (Linnaeus, 1758), характерного для гальки и мелко-каменситого грунта крупных водотоков предгорий или плоских нагорных равнин.

Ophiogomphus cecilia (Fourcroy, 1785), встречающегося на перекатах крупных рек причерноморской Турции.

Существенную роль в некоторых вариантах ксилофильных сообществ могут играть также личинки различных видов *Calopteryx* (группы *splendens* и *virgo*), обнаруживаемые в регионе практически повсеместно.

Insecta: Ephemeroptera (60).

Личинки поденок нередко имеют определяющее значение в сообществах ритрали, доминируя по численности, биомассе и показателям суммарного метаболизма. В водотоках Восточного Причерноморья, как и во всей остальной Палеарктике, важнейшими литореофильными семействами оказываются Baetidae, Heptageniidae и, в меньшей степени, Leptophlebiidae.

Основной литореофильной группой Baetidae в Восточном Причерноморье оказываются виды специфического подрода *Rhodobaetis*, обитающие здесь практически в любых горных и предгорных потоках. Для

региона указано небольшое количество преимущественно эндемичных видов, еще несколько форм ожидают описания. Нами обнаружены:

B. (*Rh.*) *baksan* Soldan, 1977. Высокогорные области Большого (Краснодарский край, адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Абхазия) и Малого Кавказа (Аджария).

B. (*Rh.*) *braaschi* Zimmermann, 1980. Теплые полугорные водотоки Крыма, Закавказья (Армения), Передней Азии.

B. (*Rh.*) cf. *gadeai* Thomas, 1999. Повсеместно на Кавказе и в Турции, вероятно, группа близких видов.

B. (*Rh.*) *ilex* Jacob et Zimmermann, 1978. Средне-и высокогорья Центрального и Восточного Кавказа (сев. Азербайджан), Малый Кавказ (Аджария), северный Иран.

B. (*Rh.*) *milani* Godunko, Prokopov et Soldán, 2004. Вид ранее считался эндемиком Крыма, но недавно найден в низкогорьях кавказского Причерноморья (Godunko, Palatov, Martynov, 2015).

B. (*Rh.*) cf. *rhodani* (Pictet, 1843). Низкогорные и нагорные реки полугорного типа, чаще всего достаточно крупные. Имеет некоторые отличия от европейских популяций, вероятно – самостоятельный вид.

B. (*Rh.*) *rhodani tauricus* Godunko, Prokopov, 2003. Ручьи Горного Крыма;

B. (*Rh.*) sp. Специфические личинки группы *rhodani*, свойственные низкогорным водотокам Талыша.

B. (*Rh.*) *vadimi* Godunko, Palatov, Martynov, 2015. Ультрахолодноводные ручьи нагорной зоны северо-восточной Турции и Аджарии.

Вторая по значимости в литореофильных сообществах группа Baetidae – химаробионтные личинки *Baetis* gr. *lutheri*. В водотоках Восточного Причерноморья они практически не изучались, описан лишь один вид, возможно эндемичный для Армянского нагорья – *Baetis petrovi* Tshernova, 1938. Тем не менее, исследование морфологии личинок из разных регионов позволяет предполагать наличие здесь еще как минимум двух эндемиков

этой группы. Специфические популяции обнаружены в водотоках Краснодарского края и Адыгеи, а также в Турции.

В организации литореофильных сообществ могут участвовать и представители рода *Nigrobaetis.* чаще тяготеющие к рипальной зоне. Многочисленные виды группы *muticus* (некоторые из которых еще не описаны) населяют водотоки горных районов в Восточном Причерноморье повсеместно, кроме Крыма.

В полугорных, относительно спокойных водотоках предгорий и плато на каменистые грунты проникают также другие характерные *Baetis* из групп *vernus* и *buceratus*, обычные в по всей Палеарктике: *Baetis vernus* Curtis, 1834, *Baetis buceratus* Eaton, 1870, *Baetis nexus* Navás, 1918 и *Baetis fuscatus* (Linnaeus 1761). Нередко эти виды образуют совместные скопления в крупных предгорных водотоках.

Второй крупной ценозообразующей группой поденок в лиореофильных сообществах оказываются Heptageniidae, видимо, наиболее богатое видами литореофильное семейство в регионе (если не считать Chironomidae и Simuliidae). Представлено здесь 8-ю родами и множеством видов, значительная часть которых все еще не описана. Нами обнаружены:

Anapos sp. Своеобразные неассоциированные личинки, единожды массово обнаруженные в реках нагорной зоны ила Зонгулдак (Турция).

Heptagenia (*Dacnogenia*) *coerulans micracantha* Kluge, 1989. Крупные реки предгорий, известен из Куры, Мцхеты, а также с территории Турции.

H. (Heptagenia) samochai (Demoulin, 1973). Населяет низовья крупных рек, отмечена в Риони, Бзыби, Кодоре и Ленкорань-чае.

Ecdyonurus (*Ecdyonurus*) *autumnalis* Braasch, 1980. Реки низко-и среднегорий Западного Закавказья.

E. (*E.*) *farsi* nomen nudum. Водотоки бассейна реки Фарс на территории Адыгеи и Краснодарского края; вид не описан.

E. (*E.*) *ornatus* nomen nudum. Реки Армянского нагорья и Малого Кавказа; вид не описан.

E. (*E.*) *ornatipennis* Tshernova, 1938. Реки среднегорной зоны Закавказья.

E. (*E.*) *solus* Kjonowska-Olejnik, Prokopov et Godunko, 2007. Реки Крымских гор; эндемик.

E. (*Helvetoraeticus*) *adjaricus* Kluge, Godunko et Apanaskevich, 2012. Водотоки горной Аджарии и Лазистанского хребта.

Electrogena azerbajdshanica (Braasch, 1978). Низкогорья Кавказа в пределах Северного Азербайджана.

E. braaschi (Sowa, 1984). Ручьи Крымских гор; эндемик.

E. gibededе Sroka et Godunko, 2012. Эндемик Западного Закавказья и Адыгеи.

E. kuraensis Braasch, 1978. Реки Ленкораньчай (Талыш) и Кинтриши (Аджария).

E. pseudaffinis (Braasch, 1980). Реки и ручьи Черноморского побережья Кавказа.

E. spp. Многочисленные личинки, не идентифицируемые до вида и, вероятно, представляющие новые таксоны. В регионе повсеместно. Ряд явно новых видов обнаружен в высокогорных районах Аджарии и Понтийских гор.

E. squamata (Braasch, 1978). Реки Армянского нагорья.

Rhithrogena decolorata Sinitshenkova, 1973. Реки предгорий и низкогорий. Обнаружена в Талыше и на Западном Кавказе.

Rh. caucasica Braasch, 1979. Горные водотоки Кавказа и Закавказья, Армянского нагорья и Малой Азии.

Rh. expectata Braasch, 1979. Средне – и высокогорная зона Большого Кавказа.

Rh. iridina kownackii Sowa et Zimmermann, 1976. Горные потоки Малого Кавказа (Аджария и северная Армания).

Rh. laciniosa Sinitchenkova, 1979. Реки предгорий Западного Кавказа.

Rh. teberdensis Zimmermann, 1977. Средне – и высокогорная зона Большого Кавказа.

I. (*Caucasiron*) *alpestris* Braasch, 1979. Средне – и высокогорная зона Большого и Малого Кавказа.

Iron (*C.*) *bicolliculatus* Hrivniak, 2017. Горные водотоки северо-западного Кавказа, Аджарии и запада Малой Азии.

I. (*C.*) *caucasicus* Tshernova, 1938. Средне – и высокогорная зона Большого и Малого Кавказа, Армянское нагорье.

I. (*C.*) *znojkoi* Tshernova 1938. Средне – и высокогорная зона Малого Кавказа: Аджария, Армения, Талыш.

I. (C) magnus Braasch, 1978. Крупные водотоки предгорий и низкогорий Кавказа и Закавказья.

I. (*C.*) spp. Повсеместно (кроме Крыма) обнаруживаемые неидентифицируемые личинки, вероятно, представляющие новые виды.

Epeorus zaitzevi Tshernova, 1981. Реки Армянского нагорья (особенно часто в пределах Сюникского и Карабахского нагорий).

Среди Leptophlebiidae единственной по-настоящему литореофильной группой на территории Восточного Причерноморья оказываются различные виды *Habroleptoides*, населяющие щелевые пространства и полости под камнями на каменистых грунтах, повсеместно, кроме Крыма. Нами определены: *Habroleptoides caucasica* Tshernova, 1930, обычный в горных водотоках Большого и Малого Кавказа; *Habroleptoides* cf. *confusa* Sartori et Jacob, 1986, характерный для водотоков Армянского нагорья, Талыша и некоторых хребтов Малого Кавказа; *Habroleptoides pontica* Kluge, 1994, отмеченный лишь в водотоках низкогорий Западного Закавказья и *Habroleptoides* sp., отличающийся особенно широкой формой тергалий, обнаруженный в нагорной зоне Лазистанского хребта.

Представители других семейств поденок в литореофильных сообществах встречаются локально, хотя порой достигают значительной биомассы. Это в первую очередь Ephemerellidae, представленные здесь тремя родами и четырьмя видами: *Serratella ignita* (Poda, 1761), населяющая относительно теплые водотоки низкогорий и нагорных равнин; *Serratella*

maculocaudata Ikonomov, 1961, единично обнаруженная в реке Сочи на Западном Кавказе; *Torleya* cf. *major* (Klapalek, 1905), повсеместно (кроме Крыма) населяющая водотоки лесных низкогорий и *Quatica* cf. *euphratica* (Kazanci, 1987), характерная для верховьев Куры и водотоков Ахалцихской впадины.

В крупных, или хорошо прогреваемых (в т.ч. подогретых термальными источниками) водотоках региона обычны представители семейства Oligoneuriidae. Нами отмечены: *Oligoneuriella rhenana* Imhoff, 1852 (реки Шахе и Сочи), *O. tskhomelidzei* Sowa et Zosidze, 1973 (река Аджарисцхали) и *O. zanga* Soldan et Landa, 1977 (реки Азат и Джагричай, на участке ниже термального источника, Даралгезский хребет). Крупные реки равнин и предгорий Западного Кавказа могут также населять специфические *Isonychia* sp. (Isonychidae), нередко достигающие высокой плотности.

Заиленные каменистые биотопы водотоков низменностей, предгорий и нагорных равнин Восточного Причерноморья населяют также *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767) (Potamanthidae) и разнообразные Caenidae (в наших сборах наиболее массовы *Caenis beskidensis* Sowa, 1973, *C. luctuosa* (Burmeister, 1839) и *C. macrura* Stephens, 1835).

Insecta: Plecoptera (35).

В сообществах ритрали Восточного Причерноморья веснянки редко занимают лидирующие позиции, максимум участвуя в формировании комплексов субдоминантов. При этом экология их личинок крайне однообразна, а различным группам свойственны сходные экологические ниши: это либо щелевой детритофаг (*Leuctra*, Nemouridae, Capniidae, Chloroperlidae) или хищник (Perlidae, Perlodidae). Жизненный цикл большинства видов веснянок обладает выраженной сезонностью, многие группы присутствуют в водоемах только зимой и ранней весной, демонстрируя массовые скопления на погруженных субстратах лишь в течение непродолжительного времени. Таковы, например, Taeniopterygidae и Capniidae.

Веснянки также крайне разнообразны фаунистически, в основном за счет двух родов – *Leuctra* и *Protonemura*, на территории региона насчитывающих примерно по 30 видов в каждом (Жильцова, 2003). Определение же видового уровня по личинкам в большинстве групп на данный момент невозможно, поэтому наш список составляет относительно небольшое число таксонов:

Taeniopterygidae.

Brachyptera braueri (Klapalek, 1900). Горные водотоки лесной зоны Крыма.

B. brevipennis Zhiltzova, 1964. Водотоки субальпийской зоны Аджарии (ассоциированы по imago).

B. transcaucasica Zhiltzova, 1956. Горные водотоки лесной зоны Большого и Малого Кавказа, Талыш.

Rhabdiopteryx sp. Единичные личинки в водотоках нагорной Турции в пров. Зонгулдак.

Taeniopteryx caucasica Zhiltsova, 1981. Горные водотоки лесной зоны Большого и Малого Кавказа.

Capniidae. *Capnia nigra* (Pictet, 1833). Крупные предгорные реки Западного Кавказа.

Capnioneura caucasica Zhiltzova, 1964. Малые реки и ручьи Западного Закавказья.

Capnopsis schilleri archaica Zwick 1984. Ручьи и реки горной Аджарии.

Nemouridae. *Amphinemura mirabilis* (Martynov, 1928). Реки Западного Закавказья.

A. trialetica Zhiltzova, 1957. Малые и средние реки в горных районах Кавказа, Закавказья и Турции.

Nemoura taurica Zhiltzova, 1967. Горные ручьи и малые реки Крыма и Малой Азии.

N. sp. Повсеместно, преимущественно в ручьях и малых реках.

Protonemura abchasica Zhiltzova, 1964. Горные районы Большого Кавказа, ассоциирована по imago.

P. bacurianica Zhiltzova, 1957. Водотоки Пицундо-Мюссерского заповедника, ассоциирована по imago.

P. capitata Martynov, 1928. Река Цусхвадж на Западном Кавказе, ассоциирована по imago.

P. spp. Повсеместно, горные ручьи и реки. Более 30 неразличимых по личинкам видов.

Leuctridae. *Leuctra collaris* Martynov, 1928. Ручьи бассейна реки Псезуапсе на Западном Кавказе, ассоциирована по imago.

L. crimeana Zhiltzova, 1967. Горные ручьи и реки Крыма.

L. martynovi Zhiltzova, 1960. Река Сочи, ассоциирована по imago.

L. minuta Zhiltzova, 1960. Водотоки Пицундо-Мюссерского заповедника, ассоциирована по imago.

L. simplex Zhiltzova, 1960. Ручьи бассейна Шепси, ассоциирована по imago.

L. spp. Повсеместно, горные ручьи и реки. Более 30 неразличимых по личинкам видов.

Perlidae. *Paragnetina spinulifera* (Zhiltzova, 1967). Небольшие реки Западного Закавказья.

Perla caucasica (Navás, 1931). Реки лесной зоны Большого Кавказа и Закавказья.

P. pallida Guérin, 1838. Реки и ручьи лесной зоны Кавказа, Закавказья, Турции, Армянского нагорья и Талыша.

Perlodidae. *Bulgaroperla mirabilis caucasica* Zhiltzova, 1973. Ручьи и малые реки Западного Закавказья.

Filchneria balcarica (Balinsky, 1950). Высокогорья Большого Кавказа.

Isoperla bithynica (Kempny, 1908). Реки Западного Закавказья (Шахе, Сочи, Псезуапсе).

I. prokopovi Zhiltzova et Zwick, 2012. Реки горного Крыма.

I. spp. Повсеместно; несколько неидентифицируемых по личинкам видов.

Perlodes microcephalus (Pictet, 1833). Средне-и высокогорная зона Большого и Малого Кавказа.

Chloroperlidae. *Plesioperla sakartvella* Zhiltzova, 1956. Малые и средние реки Западного Кавказа, Триалетского и Месхетинского хребтов.

Pohtoperla katherinae (Balinsky, 1950). Альпийская зона Кавказского хребта, ассоциирована по imago.

P. teberdinica (Balinsky, 1950). Малые и средние реки лесной зоны Кавказа, Турции и Закавказья.

Siphonoperla taurica (Pictet, 1841). Ручьи и малые реки горного Крыма.

Insecta: Heteroptera (1).

Участие клопов в литореофильных сообществах Восточного Причерноморья минимально. Группа представлена здесь лишь одним семейством (Aphelocheiridae) с двумя видами: *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794), обитающим в равнинных и предгорных реках Западного Закавказья (нами собран в р. Кинтриши) и *A. kolenatii* Kiritshenko, 1925, известным по литературным данным (Канюкова, 2006) из предгорий Азербайджана и Армении.

Insecta: Coleoptera (18).

Немногим жесткокрылым свойственно участвовать в формировании сообществ ритрали. Это преимущественно Polyphaga богатых видами специализированных семейств: Dryopidae (рода *Dryops* (*Yrdops*) и *Helichus*), Elmidae (рода *Elmis, Esolus, Grouvellinus*, *Limnius*, *Oulimnius*, *Riolus* и *Stenelmis*) и Hydraenidae (рода *Hydraena* и *Ochthebius*). Большинство родов распространено по всей территории региона, демонстрируя в субрегионах эндемизм на уровне видов. Лишь для Крыма свойственна более-менее восточно-европейская, обедненная фауна *Elmidae,* представленная родами *Elmis* и *Limnius*. А весьма характерный для Армянского нагорья и Малой

Азии *Grouvellinus caucasicus* (Motschulsky, 1839) по нашим данным слабо проникает на Большой Кавказ и в низкогорья Закавказья.

Из Adephaga к ритральной фауне можно отнести характерного ручьевого плавунца *Deronectes doriae* Sharp, 1882, обитающего в ручьях и малых реках Малой Азии и на Армянском нагорье, а также обычных на всей территории региона (кроме Крыма) *Platambus lunulatus* (Steven, 1829), населяющих пространства под камнями и рипальную зону в малых и средних горных реках. Заиленные прибрежные камни нередко населяют также разнообразные *Nebrioporus*, чаще всего – *N. airumlus* (Kolenati, 1845) и *N. suavis* (Sharp, 1882). В холодных ручьях нагорной зоны Большого Кавказа и Армянского нагорья также единично были отмечены *Oreodytes sanmarkii* (Sahlberg, 1826) и *O. alpinus* (Paykull, 1798).

Insecta: Neuroptera (1).

В сообществах ритрали амфибиотические сетчатокрылые представлены лишь родом *Osmylus* (Osmylidae), личинки которого обитают в ручьях и на перекатах малых рек, на мокрых камнях в зоне заплеска. В регионе род представлен тремя видами, неотличимыми на стадии личинки: *O. fulvicephalus* (Scopoli, 1763) – Центральная и Западная Анатолия; *O. elegantissimus* Kozhanchikov, 1951 – Крым, Северный Кавказ, Грузия, Армения, Азербайджан; *O. multiguttatus* McLachlan, 1870 – Лазистанский хребет, Армянское нагорье у Эрзурума (Ábrahám, 2000; Canbulat, 2013).

Insecta: Trichoptera (63).

Личинки ручейников, безусловно, являются важнейшим компонентом сообществ ритрали, нередко занимая в них доминирующее и определяющее положение. Им свойственно высокое разнообразие экологических стратегий и жизненных форм, все они реализуются в водотоках Восточного Причерноморья: малоподвижные соскребатели (Goeridae, Glossosomatidae, *Drusus*); минирующие альгофаги (*Tinodes*, *Psychomyia*) грызущие детритофаги (Chaetopterygini, *Potamophylax*, *Micrasema*); малоподвижные хищники (Rhyacophila); фильтраторы (*Hydropsyche*, *Polycentropus*).

Фаунистическая представленность ручейников в сообществах ритрали Восточного Причерноморья также крайне высока – это сотни видов (судя по имеющимся фаунистическим данным по imago, около 300). Нами, однако же, распознаны лишь 62 таксона, в основном на уровне рода, поскольку личинки большинства видов не известны.

Annulipalpia

Hydropsychidae. *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834). Теплые, чаще всего крупные реки предгорий и нагорных областей по всему региону.

Ch. spp. Характерные личинки, населяющие равнинные и предгорные реки Талыша и Армянского нагорья, а также ручьи, порожденные термальными источниками.

Diplectrona juliarum Grigorenko et Ivanov, 1991. Ручьи и малые реки предгорий Закавказья.

D. robusta Martynov, 1934. Ручьи и малые реки предгорий Закавказья.

Hydropsyche acuta Martynov, 1909. Единственный представитель группы *instabilis* в Крыму; ручьи и реки горного Крыма и Кавказа.

H. contubernalis MacLachlan, 1865. Крупные равнинные реки Закавказья: Риони и Кура. Массовые скопления в прибойной зоне озера Севан.

H. gr. *instabilis.* В регионе повсеместно, в водотоках различных размерных классов; несколько близких видов.

Hydropsyche pellucidula (Curtis, 1834). Реки равнин и предгорий Большого Кавказа и Западного Закавказья.

H. sciligra Malicky, 1977. Ручьи и малые реки Малого Кавказа, обычен в водотоках горной Аджарии.

H. sp. Характерные неассоциированные личинки горных водотоков лесной зоны Малого Кавказа и Восточно-Понтийских гор с явным вдавлением на фронтоклипеусе.

Polycentropodidae. *Polycentropus auriculatus* Martynov, 1926. Реки лесной зоны Западного Кавказа.

P. mazdacus Schmid, 1959. Реки лесной зоны Западного Кавказа.

P. spp. Неассоциированные личинки, в реках и ручьях Малой Азии и Закавказья.

Plectrocnemia sp. Специфические личинки, характерные для рек озерного происхождения на Армянском нагорье (реки Арпа, Воротан, Касах).

Philopotamidae. *Philopotamus* spp. Ручьи и малые реки Малой Азии и Армянского нагорья.

Wormaldia spp. Ручьи и малые реки по всему региону, часто достигают значительной численности в заизвесткованных водотоках.

Psychomyiidae.

Lype phaeopa (Stephens, 1836). На затопленных древесных объектах; отмечен в реке Хоста.

Psychomyia pusilla (Fabricius, 1781) Крупные реки предгорий и нагорных областей по всему региону.

Tinodes amtkelus Mey et Müller, 1976. Мадидные стоки, водопады, быстрые потоки; Кавказ, Закавказье, Малая Азия.

T. curvatus Martynov, 1934. Мадидные стоки, водопады, быстрые потоки; Кавказ, Закавказье, Малая Азия.

T. difficilis Martynov, 1927. Мадидные стоки, водопады, быстрые потоки; Кавказ, Закавказье, Малая Азия.

T. spp. Ряд неасоциированных личинок, обитающих в водотоках Понтийских гор и Армянского нагорья.

T. valvatus Martynov, 1913. Мадидные стоки, водопады, быстрые потоки; Кавказ, Закавказье, Малая Азия.

T. waeneri (Linnaeus, 1758). Равнинный вид, отмечен в малых спокойных реках Муганской равнины.

Integripalpia

Apataniidae. *Apatania irinae* Grigorenko, 1991. Родники, холодные родниковые ручьи; Крымские горы.

A. spp. Своеобразные неассоциированные личинки в реокренах Понтийских гор.

A. subtilis Martynov, 1909. Родники, холодные горные ручьи, малые реки; Большой Кавказ, Армянское нагорье.

Limnephilidae. *Drusus* spp. Несколько неассоциированных видов; в реках на перекатах по всему региону, кроме Крыма.

Potamophylax cingulatus (Stephens, 1837). Небольшие реки, ручьи. Западный Кавказ.

P. latipennis (Curtis, 1834). Ручьи и малые реки низкогорий Северного Кавказа.

P. luctuosus armeniacus Mey, 1979. Малые реки лесной зоны Аджарии и Лазистанского хребта.

Chaetopterygella abchazica Martynov, 1916. Ручьи, малые и средние реки Западного Закавказья.

Chaetopterigini spp. Несколько родов (!) и видов с неописанными личинками; ручьи, малые и средние реки, по всему региону.

Goeridae.

Lithax incanus (Hagen, 1859). Реокрены и малые реки; в регионе повсеместно, кроме Крыма.

Silo alupkensis Martynov, 1917. Ручьи и реки; Крымские горы.

S. proximus Martynov, 1913. Ручьи, реки; лесная зона Кавказа и Закавказья.

S. spp. Ручьи и реки; несколько своеобразных видов в Талыше и Малой Азии.

Lepidostomatidae. *Lepidostoma batumica* Martynov, 1913. Ручьи, реки разных размеров по всему региону, кроме Крыма; изредка под камнями.

Thremmatidae. *Thremma anomalum* McLachlan, 1876. Ручьи и малые (реже крупные) горные реки лесной зоны по всему региону, кроме Крыма и Северного Кавказа.

Leptoceridae. *Athripsodes cinereus* (Curtis, 1834). Реки и ручьи лесной зоны; Понтийские горы и Западный Кавказ.

A. fulvicornis (Martynov, 1913). Реки лесной зоны по всему региону, кроме Крыма.

A. spp. Своеобразные неассоциированные личинки из водотоков низкогорий Талыша.

Brachycentridae. *Micrasema anatolicum* Botosaneanu, 1974. Ручьи и малые реки Западного Закавказья и Понтийских гор.

M. bifoliatum Martynov, 1925. Реки лесной зоны; Большой Кавказ.

Sericostomatidae. *Sericostoma grusiense* Martynov, 1913. Крупные и средние реки низко- и среднегорий; Малый Кавказ.

Schizopelex spp. Несколько неразличимых видов в горных реках по всему региону, кроме Крыма.

Helicopsychidae. *Helicopsyche* spp. – минимум 2 вида; малые реки Понтийских гор.

Spicipalpia

Glossosomatidae. *Agapetus ajpetriensis* Martynov, 1916. Ручьи и реки лесной зоны Крымских гор.

A. oblongatus Martynov, 1913. Ручьи и реки низко-и среднегорий Кавказа и Закавказья.

A. spp. Несколько неразличимых видов в горных реках Малой Азии, Армянского нагорья и Талыша.

Glossosoma spp. Ручьи и реки лесной зоны; в регионе повсеместно, кроме Крыма.

Synagapetus spp. Ручьи и малые реки лесной зоны Лазистанского хребта.

Rhyacophilidae. *Rhyacophila* (*Hyperrhyacophila*) sp. Неассоциированные личинки водотоков среднегорной зоны Западно-Понтийских гор.

Rh. (*H.*) *torrentium* Pictet, 1834. Горные ручьи среднегорий по всему региону, кроме Крыма.

Rhyacophila (*Hyporhyacophila*) *abchasica* Martynov, 1934. Ручьи и малые реки лесной зоны Западного Кавказа и Закавказья.

Rh. (*H.*) sp. Своеобразные неассоциированные личинки с однотонно-черной головой из средне-и высокогорной зоны Армянского нагорья и восточной Турции.

Rh. (*H.*) sp.-2. Своеобразные неассоциированные личинки с высокими треугольными бугорками на сегментах брюшка; зачатки гениталий куколки весьма сходны с таковыми у *Rh. abchasica*. Обитают на участке Черноморского побережья Кавкза примерно от Новороссийска до Сочи.

Rh. (*Pararhyacophila*) *forcipulata* Martynov, 1926. Холодные реки и ручьи субальпийской зоны Большого Кавказа и Лазистанского хребта.

Rh. (*Rhyacophila*) *cupressorum* Martynov, 1913. Ручьи и малые реки лесной зоны Северного и Западного Кавказа.

Rh. (*Rh.*) *nubila* Zetterstedt, 1840. Реки предгорий; Западный Кавказ.

Rh. (*Rh.*) *subovata* Martynov, 1913. Реки предгорной и нагорной зоны, отмечен на Западном Кавказе, Триалетском хребте и реках Севанской котловины в Армении.

Hydroptilidae. *Hydroptila* spp. Множество неотличимых по личинке видов; разнообразные реки полугорного типа, в регионе повсеместно.

Stactobia sp. Мадидные стоки по скалам, бурные горные потоки; Армянское нагорье.

Insecta: Diptera (63).

В бентосных сообществах ритрали Восточного Причерноморья наибольшее значение имеют представители трех групп амфибиотических двукрылых: Chironomidae (особенно Diamesinae и Orthocladiinae), Blepharoceridae и Simuliidae. Остальные группы характеризуются нерегулярной встречаемостью и, как правило, невысокой численностью.

Личинки Chironomidae в силу небольшой биомассы, редко входят в состав доминантов, однако качественный состав их скоплений может служить характерным эдификатором сообщества. Для литореофильных сообществ наиболее характерны скребущие альгофаги родов *Diamesa*, *Orthocladius*, *Eukiefferiella*, *Tvetenia* и *Cardiocladius*. Ксилофильным

сообществам более свойственны минирующие Chironomini, такие как *Glyptotendipes* и *Endochironomus*. Всего для сообществ ритрали нами указано 42 таксона Chironomidae:

Diamesinae. *Boreoheptagyia legeri* (Goetghebuer 1933). Реки и ручьи среднегорий Большого Кавказа.

B. spp. Несколько неописанных видов; мадидные стоки и горные потоки Армянского нагорья, Западного Закавказья и Понтийских гор.

Diamesa spp. Множество неразличимых по личинкам видов; разнообразные, преимущественно холодноводные горные водотоки; в регионе повсеместно.

Diamesa tonsa Walker, 1856. Европейский вид, массово обитающий в водотоках предгорий Западного Закавказья (определение по имаго).

Prodiamesinae. *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818). Ручьи и малые реки среднегорий, как правило на заиленных камнях по периферии водотока; повсеместно.

P. rufovittata Goetghebuer, 1932. Прибрежная галька реки Псырцха; единично.

Orthocladiinae. *Brillia flavifrons* (Johannsen, 1905). В реках и ручьях, на периферии водотока; повсеместно.

B. modesta (Meigen, 1830). В реках и ручьях, на периферии водотока; повсеместно.

Cardiocladius spp. Вероятно, несколько видов; горные реки, чаще крупные, по всему региону; выраженные литореофилы.

Corynoneura sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

Cricotopus (*Cricotopus*) spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; разнообразные горные водотоки; в регионе повсеместно.

Diplocladius cultriger Kieffer, 1908. Ручьи и малые реки Северного Кавказа; единично.

Eukiefferiella gr. *claripennis*. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

E. gr. *coerulescens*. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

E. gr. *cyanea*. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

E. gr. *devonica*. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

Eurycnemus crassipes (Meigen, 1810). Низкогорные потоки Западного Кавказа; единично.

Lapposmittia sp. Единичная находка в истоках реки Цусхвадж, Западное Закавказье; род впервые отмечен в регионе.

Nanocladius cf. *balticus* (Palmen, 1959). Прибрежные заиленные каменистые грунты предгорных и низкогорных рек; изредка по всему региону.

N. cf. *rectinervis* (Kieffer, 1911). Прибрежные заиленные каменистые грунты предгорных и низкогорных рек; изредка по всему региону.

O. (*Eudactilocladius*) spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; разнообразные горные водотоки; в регионе повсеместно.

O. (*Euorthocladius*) spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; разнообразные горные водотоки; в регионе повсеместно.

Orthocladius (s. str.) spp. Множество неразличимых по личинкам видов; разнообразные горные водотоки; в регионе повсеместно.

Parakiefferiella sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; в регионе повсеместно.

Parametriocnemus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; в регионе повсеместно.

Paratrissocladius excerptus (Walker, 1856). Обитатель преимущественно мягких грунтов и гальки, изредка встречается на каменистых плесах; в регионе повсеместно.

Rheocricotopus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; разнообразные горные водотоки; в регионе повсеместно.

Stilocladius montanus Rossaro, 1979. Низко-и среднегорные потоки Западного Кавказа и Лазистанского хребта; литореофил; обычен.

Synorthocladius semivirens (Kieffer, 1909). Низко-и среднегорные потоки Западного Кавказа и Понтийских гор; литореофил; обычен.

Thienemanniella clavicornis (Kieffer, 1911). Водотоки низкогорий Западного Закавказья.

Th. spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

Tokunagaia cf. *rectangularis* (Goetghebuer, 1940). Горные потоки альпийской зоны Большого и Малого (Месхетский хр-т) Кавказа; выраженные литореофилы; редко.

Tvetenia gr. *discoloripes.* Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

Chironomini. *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830). Крупные реки предгорий; на заиленных камнях, редко.

Glyptotendipes spp. Несколько видов; населяют водотоки предгорий и равнин по всему региону; минируют древесину, а также камни на слабом течении.

Lithotanytarsus emarginatus (Goetghebuer, 1933). Массовый вид в сильно заизвесткованных водотоках; отмечен в Западном Закавказье и на Армянском нагорье.

Polypedilum spp. Несколько видов, встречающихся в водотоках повсеместно, под камнями и в прибрежной рипали.

Rheotanytarsus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные литореофилы; в регионе повсеместно.

Tanytarsus sp. Несколько видов, встречающихся в водотоках повсеместно, под камнями и в прибрежной рипали.

Tanypodinae. *Conchapelopia* sp. Единичные особи регулярно встречаются в реках под камнями по всему региону.

Trissopelopia sp. Единичные особи регулярно встречаются в реках под камнями по всему региону.

Zavrelimyia sp. Единичные особи регулярно встречаются в реках под камнями по всему региону.

Семейство Thaumaleidae в ритрали Восточного Причерноморья представлено одним родом *Androprosopa* с гигропетрическими личинками, населяющим мадидные стоки по скалам и иногда – верхние, едва выступающие над водой части камней на перекатах, что отмечено в водотоках Зангезурского хребта.

Мошки Simuliidae – крайне важная ритральная группа, формообразующая для многих сообществ химаросерии. В Восточном Причерноморье эта группа весьма разнообразна фаунистически и, по нашим подсчетам, представлена 118 видами (около половины – эндемики), относящимися к 11 родам, распространенным, как правило, по всему региону. Уверенное определение видов по личиночным стадиям до сих пор невозможно в силу явной недоизученности группы на территории региона (несмотря на несколько объемных монографий), поэтому в данной работе мы ограничиваемся родами:

Cnetha spp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках, на камнях и растительности.

Eusimulium sp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках, на камнях и растительности.

Montisimulium spp. Малые и средние реки; в регионе спорадичны, массовые скопления наблюдались в реках Пицундо-Мюссерского заповедника.

Nevermannia spp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках, на камнях и растительности.

Obuchovia sp. Реки Черноморского побережья Кавказа.

Odagmia spp. Повсеместно, крупные и средние реки лесной зоны.

Paragnus bukovskii (Rubzov, 1940). Крупные полугорные реки региона; Кавказ (Сочи, Шахе, Ленкорань-чай, Кинтриши) и Турция (Фыртына).

Prosimulium sp. Холодные, часто высокогорные потоки; повсеместно.

Simulium sp. Крупные реки предгорий и равнин Закавказья; обнаружен массово в реке Лаба, известен также из Куры (Янковский, 2003).

Tetisimulium kerisorum (Rubtsov, 1956). Реки и крупные ручьи лесной зоны; Западный Кавказ, Турция.

Wilhelmia spp. Относительно теплые реки предгорий и низкогорий; повсеместно.

Личинки Blephariceridae являются узкоспециализированными литореофилами, населяя участки водотоков с максимально быстрым течением и, совместно с мошками, формируя основной костяк химарных сообществ. Это небольшое семейство представлено в регионе минимум 16-ю видами, большинство из которых – эндемики. По личинкам уверенно распознаются лишь два таксона:

Blepharicera fasciata (Westwood, 1842). Быстрые реки горного типа от предгорий до конца лесной зоны. Повсеместно, кроме Крыма.

Liponeura spp. Минимум 15 видов; горные водотоки всех размеров и типов, от низкогорий до альпики. Повсеместно, кроме Крыма.

Лишь одна группа болотниц (Limoniidae) участвует в формировании литореофильных сообществ, впрочем, редко достигая высокой плотности. Это личинки специфического рода *Antocha*, представленного в регионе двумя видами: *A.* (*Antocha*) *vitripennis* (Meigen, 1830) и *A.* (*Orimargula*) *alpigena* (Mik, 1883). Обитают в горных водотоках на камнях в толще обрастаний, мха или известнякового налета, в регионе повсеместно.

Среди личинок Brachycera явно ритральных групп немного. Наиболее часто в реках на каменистых грунтах встречаются Athericidae, которым не свойственно высокое обилие. В пределах региона эта группа представлена двумя родами: *Atherix* (с видом *A. ibis* (Fabricius, 1798), встречающийся в

горных водотоках среднегорной зоны Большого и Малого Кавказа и *Ibisia* sp., повсеместно встречающаяся в горных водотоках по всему региону. Каменистые перекаты разнообразных рек также населяют всегда немногочисленные личинки толкунчиков Empididae. На стрежне и при высокой скорости течения встречаются разнообразные *Wiedemannia* sp., на более спокойных участках, вплоть до уреза воды – *Chelifera* sp. Талломы водорослей и скопления мхов, произрастающих на камнях перекатов и скальных стенках могут населять личинки Muscidae - *Limnophora* spp., изредка встречающиеся по всему региону.

Галечнику и мелко-каменистому грунту также свойственны личинки слепней Tabanidae (род *Tabanus*). Здесь же изредка обнаруживаются личинки Rhagionidae (род *Chrysopilus*).

Таким образом, сообщества ритрали Восточного Причерноморья организованы взаимодействием значительного количества видов, как минимум – 285 (наши данные). Наиболее разнообразны поденки, ручейники и двукрылые, что в общем характерно для Палеарктики (Леванидов, 1981; Чертопруд, 2011). Однако, наблюдаемое здесь примерно равное соотношение обилия этих таксонов не соответствует действительности: судя по имеющимся фаунистическим сведениям об имагинальных стадиях (многочисленные описания видов), региональная фауна поденок и веснянок в реальности богаче более чем в два раза (по нашим подсчетам – 139 видов поденок и 91 вид веснянок), ручейников больше в несколько раз (311 видов), а амфибиотических двукрылых – на порядок. Последнее утверждение носит характер предположения, так как для этой группы данных даже по imago катастрофически мало. Очевидно, что в Восточном Причерноморье сложилась из наиболее богатых реофильных фаун Палеарктики.

5.2. Описание и классификация ритральных сообществ

Формальный анализ полученной дендрограммы сходства проб по относительному метаболизму таксонов (Рисунок 11) позволяет выделить 13

крупных группировок, часть из которых мы считаем статистическими артефактами. Группировкам соответствуют следующие комплексы доминантов: I – *Iron* spp. (более 70%); II – *Baetis* (*Rhodobaetis*) + *Perla*; III – *Electrogena* + *Gammarus*+*Chaetopterygini*; IV – *Hydropsyche* + *Baetis*; V – Simuliidae + Blepharoceridae; VI – *Ecdyonurus* + *Perla*; VII – *Baetis* (*Rh.*) + *Rhithrogena*; VIII – группа минорных, единично представленных сообществ с доминированием *Theodoxus*, *Melanopsis*, *Radix*, *Chaetogammarus*, *Oligoneuriella* и др.; IX – *Glossosoma* + *Silo*; X – *Ancylus* (более 70%); XI – *Perla* + *Electrogena*; XII – *Hydropsyche* + *Perla*; XIII – *Acentrella* (более 70%).

Соотнесение формальной классификации с выделением сообществ по методу Браун-Бланке обнаруживает девять крупных, обособленных типов и еще несколько редких, представленных 1 – 2 пробами и не всегда четко интерпретируемых. Два типа (эпи- и химароритраль) вместе составляют примерно две трети всех описаний.

Большая часть выделенных сообществ привязана к определенному набору абиотических факторов, важнейшими из которых следует считать локальную скорость течения, размер водотока (косвенно связанный с температурой, освещенностью и характером взвесей) и особенности субстрата (характер и мощность альгообрастаний, заиления и т.п). Характеристики выделенных типов сообществ приведены в Таблице 4.

1. Эпиритраль. *Rhodobaetis – Perla – Electrogena*. Сообщества каменистых грунтов малых рек и крупных ручьев, при умеренном течении (обычно 0.2 – 0.5 м/с). Характерно затенение русла деревьями и слабое развитие альгообрастаний камней (что благоприятно для большинства соскребателей). Одно из самых распространенных и самое изменчивое сообщество региона. Структура доминирования неустойчива, нередко 8 – 10 таксонов в пробе составляют по 5 – 15% суммарного обилия. Наиболее богат видами и массов комплекс альгофагов-соскребателей – обычно это несколько совместно обитающих видов *Rhodobaetis*, *Ecdyonurus* или *Electrogena*, несколько реже – *Rhithrogena* и *Iron*, иногда также *Ancylus* и Glossosomatidae.

Напротив, фильтраторов (Simuliidae и Hydropsychidae) относительно немного. Развит комплекс щелевых детритофагов, таких как *Leuctra* и *Habroleptoides* (иногда и *Gammarus*), а также хищников – *Perla, Rhyacophila, Dugesia*.

Сообщество подвержено изменчивости преимущественно на уровне видов, что приводит к образованию локальных серий параллельных сообществ, связанных с различиями субрегиональных и зональных (высотных) фаун.

2. Эуритраль. *Hydropsyche* – *Baetis* – Orthocladiinae – *Perla* – Simuliidae – *Rhithrogena.* Сообщества каменистого дна более крупных (обычно шириной 10 – 20 метров) горных рек при умеренном течении (0.4 – 0.7 м/с). Специфика биотопа и сообщества связана с развитием толстого слоя альгообрастаний, что препятствует деятельности соскребателей (*Rhithrogena, Ecdyonurus*), но благоприятно для личинок ручейников (*Hydropsyche, Psychomyia*) и хирономид, населяющих толщу этих обрастаний. С нижней стороны камней развит довольно богатый комплекс щелевых видов – детритофагов, соскребателей и хищников. Здесь обычны разнообразные Elmidae, мелкие веснянки (чаще – *Protonemura*), хищные личинки *Perla* и *Rhyacophila*.

Доминирующие позиции принадлежат здесь относительно тепловодным видам плавающих поденок *Baetis* cf. *rhodani, B. braaschi, B. vardarensis, B.* gr. *bucerarus,* нередко образующим совместные скопления, ручейникам *Hydropsyche pellucidula, H. instabilis* и *Cheumatopsyche* sp., а также мошкам родов *Wilhelmia* и *Odagmia.* Большая часть видов, составляющих данное сообщество, распространено широко по всему региону и за его пределами, что объясняет относительно слабую его изменчивость.

Вместе с тем, сообществу свойственны локальные варианты, связанные с проникновением в состав доминирующего комплекса своеобразных, узко распространенных видов. Например, из Западной Грузии (верховья Риони) известен вариант эуритрали с резким доминированием поденок *Isonychia* sp.

При подъеме в среднегорья (от 1000 метров, что соответствует понижению температуры в среднем на 5°С) описанный базовый комплекс видов сменяется другим, более холодноводным: *Hydropsyche* gr. *instabilis* – *B.* (*Rh.*) cf. *gadeai* – *Rhithrogena* spp. – *Odagmia* spp. Еще выше (2000 – 2500 м. и выше) деформируется и функциональный облик сообщества – фильтрующие ручейники уступают хищным (*Rhyacophila torrentium* и близким видам), возрастает роль *Rhithrogena* и других соскребателей, а также хирономид *Diamesa*, сообщество трансформируется в эпиритраль.

3. Химароритраль. *Epeorus/Iron* – Simuliidae – *Acentrella* / *Baetis* gr. *lutheri* – *Diamesa* – Blephariceridae – *Hydropsyche*. Сообщества, развивающиеся при высокой скорости течения (0.7 – 1.5 м/с) на каменистом или сплошном скальном ложе. Обычно локализованы на порогах, но в некоторых горных реках, особенно в каньонах, могут занимать большую часть дна, и в целом в регионе встречаются часто (84 описания). Характерны специфические таксоны с ярко выраженными приспособлениями к быстрому течению, главным образом соскребатели и фильтраторы.

В зависимости от характера обрастаний, мощности и температуры водотока в качестве первых доминантов могут выступать три группы: 1. поденки-гептагениды *Iron* или *Epeorus* (характерно для некрупных, часто затененных потоков; наблюдается на гладких, окатанных камнях почти без обрастаний); 2. поденки-бетиды *Acentrella* или *Baetis* gr. *lutheri* (на перекатах, поросших крупными талломами водорослей или водяным мхом *Fontinalis*); 3. различные рода мошек Simuliidae (в крупных, от 15-ти метров шириной, светлых потоках, богатых фильтруемой взвесью).

4. Лентиритраль. *Electrogena* – *Perla* – *Ancylus* – *Baetis* – *Glossosomatidae*. Сообщество ручьев и малых рек, развивающееся при замедленном течении (0.1 – 0.3 м/с) на каменистом грунте, лишенном существенных обрастаний и заиления, обычно при сильном затенении. В более ранних работах (Чертопруд, 2010, 2011) названо неудачным термином «лимноритраль». Характерна значительная роль малоподвижных

детритофагов (ручейники *Glossosoma*, *Agapetus*, *Chaetopterygella*, гастроподы *Ancylus*), повсеместно демонстрирующих сложную сезонную и региональную мозаику доминирования.

Из подвижных соскребателей для сообщества наиболее характерны поденки *Electrogena* spp., в большинстве случаев занимающие доминирующие позиции и обладающие высоким уровнем локального эндемизма. При этом в ряде субрегионов они замещаются экологически близкими *Ecdyonurus* spp. Так в среднегорьях Лазистанского хребта и Аджарии доминирует *E. adjaricus* Kluge et al., 2012, в водотоках Западного Закавказья – *E. autumnalis* Braasch, 1980, Армянского нагорья – *Ecdyonurus ornatipennis* Tshernova, 1938 и т.д.

В составе сообщества бывает также много щелевых веснянок (*Perla*, *Leuctra*, *Capnia* и др.), надежно не идентифицируемых до уровня вида по личинкам.

5. Псефоритраль. *Electrogena* – *Habroleptoides* – *Baetis* (*Rhodobaetis*). Сообщество галечного грунта на замедленном течении (0.1 – 0.3 м/с). Доминируют мелкие подвижные поденки, населяющие главным образом щели в гальке. Характерны также щелевые веснянки, роющие ручейники *Schizopelex* и, местами, бокоплавы рода *Gammarus*. В целом сообщество достаточно бедное по набору жизненных форм, а при заилении грунта легко трансформируется в рипальные и пелальные варианты сообществ. Более характерно для низкогорной зоны или нагорных равнин.

6. Лимногеноритраль. *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834) – *Baetis nexus* Navás, 1918 – *Nais* spp. Сообщество каменистых биотопов на выходе реки из крупного стоячего водоема. В регионе встречается редко, обычно лишь для полупустынной зоны Армянского нагорья (Сюникская область Армении) с повсеместно зарегулированными стоками, особенно для верхней части бассейна реки Воротан. Для водотоков такого типа характерны повышенная летняя температура воды, обогащенность органическими взвесями и отмирающим зоо- и фитопланктоном (Hoffsten, 1999; Барышев и

др., 2010). Определяющую роль в сообществе играют фильтраторы, улавливающие этот ресурс. Помимо фильтрующих *Hydropsyche* и *Nais*, высокой плотности здесь достигают пресноводные губки и мшанки. Богатые водорослевые обрастания обычно препятствуют развитию Heptageniidae, однако благоприятствуют Baetidae, представленными тепловодными равнинными формами. Также характерны разнообразные Chironomidae, пиявки *Alboglossiphonia* и *Erpobdella*, иногда – прудовики *Radix* spp.

Развитие лимногеноритрали почти повсеместно имеет антропогенный характер и связано с запрудами на реках. Возможно, именно с этим связана ее обедненность, отсутствие субрегиональных вариантов и сходство видового состава с равнинными европейскими сообществами этого типа.

7. Лиморитраль (от лат. *lime* – известь). *Lithotanytarsus – Baetis – Elmidae.* Сообщество, описанное для сильно обызвествленных потоков, характерных для некоторых районов Турции, Армянского нагорья, Абхазии и северного Азербайджана. Обильно содержащиеся в воде известь образует характерные туфы, толстым слоем покрывает камни, обрастает скопления детрита и сети фильтраторов. В таких условиях альгообрастания почти не развиваются, исчезают почти все Heptageniidae, мало детритофагов и щелевых хищников. Доминируют специфические для данного биотопа прикрепленные хирономиды *Lithotanytarsus*, строящие характерные домики в толще извести, покрывающей камни. Обильны *Rhodobaetis* и *Baetis* gr. *lutheri*, массового развития достигают некоторые виды жуков Elmidae. В качестве второстепенных видов могут выступать ручейники *Tinodes, Wormaldia* и *Philopotamus*, причем два последних таксона в регионе особенно характерны для заизвесткованных водотоков.

8. Мадиритраль. *Stactobia – Iron – Ancylus*. Сообщество родниковых ручьев на скалах, стекающих в виде тонокослойных водопадов. Доминируют специфические химаробионты *Iron* spp., *Stactobia* spp., а также гастропода *Ancylus* sp. Характерны поденки *Rhodobaetis* и некоторые хирономиды. Сообщество отмечено во влажных субтропических районах Турции, в

Аджарии и в некоторых районах Армянского нагорья (например, в долине реки Азат). Как отдельный тип описывается впервые.

9. Фиторитраль. *Baetis* (*Rhodobaetis*) / *B.* s.str – *Gammarus* spp. – Simuliidae. Сообщество макрофитов (чаще всего – узколистных), свисающей в воду травы или разреженных куртин мха *Fontinalis* на каменистых перекатах при скорости течения 0.3-0.6 м/с. Несмотря на нехарактерный субстрат, доминирующий комплекс составляют типично ритральные группы, чаще всего это плавающие поденки Baetidae. *Bartis* (*Rhodobaetis*) и *Acentrella* - в холодных горных ручьях; *B.* s.str. – в относительно теплых водотоках равнин и предгорий; *Nigrobaetis* spp. – локально в различных горных водотоках. В ряде случаев доминирование перехватывали личинки *Serratella ignita* (Poda, 1761), достигавшие до 70% обилия сообщества. В качестве субдоминантов нередко выступают достаточно эврибионтные *Gammarus*, реже – разнообразные личинки мошек или ручейников (например, *Calamoceras*).

9а. Бриофиторитраль. *Baetis* (*Rhodobaetis*) / *Acentrella* – *Protonemura*. Структурно схожа с предыдущим вариантом сообщества, поэтому определяется нами в подтип. Развивается на плотных скоплениях мха *Fontinalis* на сливах и перекатах. Также доминируют плавающие поденки Baetidae, однако комплекс субдоминантов, будучи относительно неустойчивым, отличается. Чаще всего его составляют литореофильные формы – веснянки *Protonemura*, жесткокрылые *Elmidae*, ручейники *Rhiacophila*, *Hydropsyche* или специфические бриофильные *Micrasema anatolicum* Botosaneanu, 1974.

Минорные варианты сообществ

Для нескольких описанных ниже экзотических вариантов сообществ типы не выделены в силу недостатка количественных данных по ним. Возможно, такие комплексы имеют случайную природу. Часть из них обусловлена резкими вспышками численности отдельных видов.

Niphargus abricossovi Birstein, 1932 / *Proasellus* spp. – *Baetis* (*Rhodobaetis*). В нескольких случаях на каменистом грунте малых рек отмечено доминирование стигобионтных ракообразных родов *Niphargus* и *Proasellus*. Локализованы в нескольких районах Западного Кавказа (доминирует *Proasellus*) и Армянского нагорья (доминирует *N. abricossovi*). На Западном Кавказе массовый выход *Proasellus* в реки из находящихся под руслом полостей связан, видимо, со случайными факторами или паводками. В ряде водотоков Армянского нагорья *Niphargus* доминирует постоянно. Отмечен в некоторых водотоках у с. Меградзор, в притоках реки Гетик у Гехарда и в малых реках окрестностей Джермука. Ракообразные в массе населяют нижнюю сторону камней, выдерживая течение до 0.5 м/с.

Сообщество *Micrasema bifoliatum* Martynov, 1925. Известно для рек Хоста (Закавказье, район Сочи) и Агричи (Армения). Массовые скопления ручейников занимают все твердые субстраты, кроме зон с сильным (более 0.7 м/с) течением. С чем этот эффект связан – не ясно, но отдельные водотоки с доминированием других видов *Micrasema* известны нам также из Восточных Карпат и Московской области.

Не подтверждено сообщение Бенинга и Поповой (1941) о доминировании личинок *Brachycentrus subnubilus* (Curtis, 1834) в нижнем течении реки Раздан. Нами этот вид не был найден в регионе (в том числе в реке Раздан на всем ее протяжении). Факты массовых скоплений этого вида на перекатах известны в литературе (Шарапова, 2009) и наблюдались нами в водотоках Восточной Европы, а на острове Кунашир – для близкого вида *B. americanus* (Banks 1899).

Heptagenia samochai (Demoulin, 1973) – *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865. Сообщество каменистых грунтов крупных равнинных рек региона – Риони и Куры. Описано из Риони в окрестностях г. Поти (Грузия, Самегрело). Сильно обеднено вследствие органического загрязнения водотока. Видимо, природный вариант сообщества был близок к

сообществам *гипоритрали*, характерным для крупных равнинных рек Восточной Европы (Чертопруд, 2011).

Сообщества с доминированием малоспециализированных по отношению к субстрату гастропод встречаются в водотоках равнинного типа с высокой летней температурой (20 – 25 °C), обычно вытекающих из прудов и озер, при слабом и среднем течении (до 0.7 м/с), нередко при существенном заилении или водорослевом зарастании каменистого грунта. Известны всего в нескольких контрастных пробах (на Рисунке 11 – группировка VIII). Обнаружены следующие варианты:

Сообщество *Melanopsis*: наблюдается в нижнем течении реки Якорная щель (Краснодарский край) и водотоках Нового Афона, вытекающих из прудов. Второстепенные виды – понто-каспийские амфиподы *Turkogammarus aralensis* (Uljanin, 1875), *Chaetogammarus* sp., а также *Baetis* gr. *lutheri* и другие. Встречается как на слабопроточных участках рек, так и в стоячих водоемах на камнях.

Сообщество *Theodoxus – Melanopsis*: наблюдается в предгорном участке реки Риони (Рисунок 12), части ее притоков и в водотоках Нового Афона. В качестве второстепенных видов могут выступать *Baetis vardarensis, Isonychia* sp. и *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834).

Сообщество прудовиков *Radix* spp., иногда в комплексе с *Ancylus* spp. или *Lymnaea araratensis* Kruglov et Starobogatov, 1985. Характерно для водотоков плоской части Армянского нагорья и Севанской котловины, особенно протекающих через пруды (что вообще характерно для региона). В качестве второстепенных видов отмечены *Baetis* gr. *rhodani*, *Plectrocnemia* sp. и другие.

Региональные особенности сообществ ритрали

Высокое типологическое разнообразие. Ритральные сообщества Восточного Причерноморья демонстрируют значительное разнообразие (восемь описанных нами типов и примерно столько же минорных вариантов), превосходя в этом отношении все изученные нами ранее регионы (Палатов,

Чертопруд, 2012; Чертопруд, Палатов, 2013; Чертопруд, 2011). Этот факт объясняется и значительным объемом материала, и большим ландшафтным разнообразием Восточного Причерноморья: здесь имеются степные нагорные равнины, и теплые субтропические предгорья, локализованные на карстовых массивах, и высокогорные участки. Фауна водотоков региона также очень богата, что позволяет сообществам достигать максимальной таксономической наполненности. Кроме того, часть типов сообществ (мадиритраль, лиморитраль) развивается в экзотических типах водоемах, распространенных спорадично и не известных, например, для равнин Восточной Европы.

Обилие субрегиональных вариантов. Связано с высокой географической неоднородностью региона, включающей не только различные ландшафтные зоны, но и территории с высоким уровнем локального эндемизма. В силу этого сообщества одного типа даже в пределах Кавказа и Закавказья (и тем более в более отдаленных регионах Причерноморья) имеют не просто различия в видовом составе, но почти полностью специфичные комплексы доминирующих видов (хотя и из сходных родов и семейств).

Преобладание химаро- и эпиритрали. Связано с доминированием в регионе молодого горного рельефа и, соответственно, малых рек и ручьев с большим уклоном русла и экстремально высокими скоростями течения. Напротив, крупные и равнинные водотоки в регионе относительно редки и обычно сильно преобразованы человеческой деятельностью, поэтому сообщество эуритрали встречается нечасто, а полноценных сообществ гипоритрали вообще не найдено. Также для горных регионов характерно слабое развитие сообществ ксилоритрали.

Внедрение реликтовых таксонов-сверхдоминантов. Дополнительное своеобразие ритрали Восточного Причерноморья придают специфические реликтовые группы, такие как гастроподы *Melanopsis* и *Theodoxus*, а также стигобионтные ракообразные (*Niphargus*, *Proasellus*) и бокоплавы понто-

каспийского происхождения (Pontogammaridae). Им свойственно спорадичное внедрение в сообщества насекомых и достижение там сверхдоминирования, при этом исходное сообщество остается неизменным или частично вытесняется. Тогда в пределах одного региона и биотопа можно наблюдать два варианта сообществ: со сверхдоминированием первичноводных групп и с нечетким, флуктуирующим доминированием группы таксонов амфибиотических насекомых. Этот эффект многократно описан в литературе и присущ многим типам сообществ (Gray, 2005; Barquín, Death, 2006; Чертопруд, 2011, 2014; Чертопруд, Палатов, 2013).

Изменчивость сообществ в пределах типов

Субрегиональная изменчивость. Как правило, описанные нами типы сообществ встречаются в большинстве субрегионов Восточного Причерноморья, при этом образуя в них локальные варианты с собственным видовым составом. Собственные фаунистические варианты сообществ формируют: Северо-Западный Кавказ и Закавказье, Центральный Кавказ, Понтийские горы и Месхетский хребет, Армянское нагорье, а также Талыш и Эльбурс. В целом, эти варианты параллельны друг другу (то есть укомплектованы близкородственными видами из одних жизненных форм), то есть ведут себя так же, как и сообщества одного типа отдаленных регионов (Чертопруд, Песков, 2007). Однако полная картина этой изменчивости пока не выявлена в силу неопределимости многих видов. Сообщество лимногеноритрали, имея в регионе в основном антропогенное происхождение, проявляет почти полную азональность.

Высотно-температурная (зональная) изменчивость. Подобная же картина (замещение близкородственных видов и формирование параллельных сообществ) возникает даже в пределах одного субрегиона при существенном изменении характерной летней температуры воды (Палатов, 2014). В горах эта температура в наибольшей степени связана с абсолютной высотой, закономерно уменьшаясь от равнин к высокогорьям. В высокогорных районах состав сообществ успевает смениться по меньшей

мере дважды, формируя три высотно-температурных варианта: равнинный (летняя температура воды 20–30 °С), низкогорный (10–20 °С) и высокогорный (до 10 °С). Таким образом, смена видового состава изучаемых нами сообществ примерно соответствует шагу летней температуры в 10 °С.

Наиболее массовые типы ритральных сообществ региона дают нам возможность детально проиллюстрировать их зональную изменчивость (на примере водотоков Западного Закавказья и Месхетского хребта):

- Эпиритраль.

Предгорья (высота 0–100 м над уровнем моря, летняя температура воды около 12–18°): *Baetis* cf. *rhodani*, *B. braaschi*, *Perla pallida* (на Западном Кавказе чаще *P. caucasica*), *Rh. abchasica*.

Низкогорья (100–600 м., летняя температура: 8–12°): *B.s* cf. *gadeai*, *P. pallida, Rh. abchasica*.

Среднегорья (600–1500 м., летняя температура: 4–7°): *B. ilex* (восток Большого Кавказа и Закавказье) или *B. baksan* (на Западном Закавказье), *Perlodes microcephalus, Rh. torrentium.*

Высокогорья (1500–2500 м., летняя температура: 1–3°): *B. baksan* (Большой Кавказ, Месхетский и Триалетский хребты Малого Кавказа), *Filchneria balcarica* (Большой Кавказ), *Rh. forcipulata*.

Сообщества, формирующиеся в водотоках, расположенных еще выше, у кромки ледников, обладают иной структурно-функциональной организацией и представлены, как правило, только личинками двукрылых семейств Simuliidae и Chironomidae (криокреналь).

- Эуритраль.

Предгорья (0–100 м., летняя температура: 15–20°): *B. vardarensis, B. fuscatus, Heptagenia samochai* (изредка – *Rhithrogena decolorata*), *P.pallida, Rh. nubila* и *Hydropsyche pellucidula* (иногда замещается равнинным *H. contubernalis*).

Низкогорья (100–600 м., летняя температура: 10–15°): *B.* cf. *rhodani*, *Rhithrogena laciniosa* и *R. caucasica* (часто совместно), *P. pallida*, *Rh. nubila*, *Hydropsyche* gr. *instabilis*.

Среднегорья (600–1500 м., летняя температура: 6–10°): *B.* cf. *gadeai* или *B. ilex*, *R. expectata* (в Закавказье чаще *R. iridina kownackii*), *Rh. torrentium*.

Высокогорья (1500–2500 м., летняя температура: 3–5°): *B. baksan*, *R. teberdensis*, часто совместно с *R. expectata*, *Filchneria balcarica* (на Большом Кавказе), *Rh. forcipulata*.

Необходимо отметить, что для каждого из реофильных таксонов существуют индивидуальные показатели высотной изменчивости, в данном случае приведенные в усредненном варианте. В целом виды некрупных насекомых, таких как личинки поденок или мелких веснянок (Nemouridae и Leuctridae), с высотой сменяются чаще, то есть более стенотермны. Личинки крупных насекомых, обладающие значительной биомассой (например, почти все ручейники или веснянки *Perla*), как правило, менее зависимы от температурных условий.

- Химароритраль.

Обсуждаемое сообщество строго приурочено к горным регионам, реки предгорий со слабым уклоном русла и относительно спокойным течением не формируют необходимых биотопов. Поэтому в данном случае отчетливо наблюдается лишь три высотно-температурных варианта:

Низкогорья (100–600 м., летняя температура: 10–15°): *Iron magnus*, мошки *Wilhelmia* spp. и *Odagmia* spp. (в наиболее крупных реках чаще *Paragnus* spp.).

Среднегорья (600–1500 м., летняя температура: 5–10°): *Iron alpestris* или *I. caucasicus* (чаще в Закавказье), мошки *Odagmia* spp.

Высокогорья (1500–2500 м., летняя температура: 3–5°): *Iron znojkoi*, мошки *Prosimulium* spp.

Сезонная динамика сообществ. Сообщества ритрали Восточного Причерноморья подвержены значительной сезонной изменчивости, при классификационных построениях нивелирующейся большой всесезонной выборкой. Наиболее типично исчезновение многих таксонов из сообществ макробентоса летом (обычно на 1–3 месяца), связанное с вылетом имаго. Некоторые таксоны бывают массовы лишь 2–3 месяца в году, поэтому при описании сообществ упомянуты в качестве второстепенных видов.

Таким образом, ритральные сообщества Восточного Причерноморья демонстрируют значительное разнообразие: девять типов, встречающихся массово и примерно столько же минорных вариантов. Основные факторы, оказывающие влияние на формирование ритральных сообществ: скорость течения, тип истока, общая минерализация и, в некоторых случаях, химизм воды. Наибольшей встречаемостью в пределах региона обладают сообщества химаро- и эпиритрали; они же обладают наибольшим уровнем изменчивости, субрегиональной и зональной (высотно-температурной). Ритральные сообщества, локализованные в предгорных водотоках более стабильны; их изменчивость проявляется в локальном внедрении таксонов-сверхдоминантов (некоторых моллюсков или ракообразных).

Глава VII. Сообщества фитали

Фитофильными называют бентосные сообщества, ассоциированные со скоплениями живых или отмерших макрофитов (высших водных растений или водорослей с крупным, многоклеточным талломом), а также близких по свойствам объектов. В реках их формирование определяет несколько факторов, влияющих на количественное развитие растений. Это скорость течения, глубина, мутность потока и характер подстилающего грунта (Липин, 1941). Большинство макрофитов не способны к развитию при сильных скоростях течения (0.7-1 м/с), неустойчивы к мощным паводкам, не выживают на значительной глубине и при аномально повышенной мутности из-за недостатка света, не могут прочно укореняться на каменистом и скальном грунте. Все это определяет практически полное отсутствие высших растений в водотоках горного и полугорного типа.

Фитореофильные сообщества в Восточной Европе изучались не слишком активно. Наиболее известна работа Л.Н. Зимбалевской (1981), установившей, в частности, что заселение водной растительности бентическими формами зависит от типа подстилающего грунта и морфологических особенностей конкретных видов макрофитов. Особенно важна густота зарослей, определяющая их способность механического замедления течения во внутреннем пространстве. Изменчивость фитореофильных сообществ связана и со специфичностью некоторых форм беспозвоночных по отношению к конкретным видам макрофитов. Это установлено, например, для плавунчиков (Haliplidae) (Дядичко, 2009).

Помимо типичных форм зарослевых сообществ, с преобладанием гастропод *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), хирономид *Glyptotendipes gripekoveni* (Kieffer, 1913) и прудовиков *Lymnaea* (*Radix*) spp., в работе Зимбалевской были описаны также характерные для нижнего течения Днепра варианты с доминированием мизиды *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882), массовой в густых скоплениях различных рдестов. По всей видимости,

подобная ассоциация характерна для нижнего течения всех крупных рек Понто-Каспийского бассейна.

В водотоках Восточного Причерноморья фитореофильные сообщества практически не изучались, вероятно, в силу их крайней редкости в регионе, основная площадь которого занята горным рельефом. Наиболее подробна сводка о зоофитозах реки Раздан (Бенинг, Попова, 1941) Армянского нагорья. Авторами отмечены следующие варианты фитореофильных сообществ:

1. Наиболее массовое сообщество, развивающееся на зарослях водяного лютика *Ranunculus trichophyllus* Chaix ex Vill. (в оригинале – *Batrachium divaricatum*), произрастающего порой по всей ширине русла, на галечном и каменистом грунте. Включает: личинок стрекоз *Calopteryx splendens*, хирономид *Rheotanytarsus, Eukiefferiell*a, *Thienemaniella*, мошек *Wilhelmia equinum, W. mediterraneum, Simulium tarnogradskii*, жуков *Gyrinus* и Orectochilus и других.

2. Сообщество, ассоциированное с густыми зарослями рдестов *Potamogeton* и роголостника *Ceratophyllum*, при скоплении ряски *Lemna* на поверхности. Локализовано оно исключительно при выходе реки из озера Севан и включает множество лимнофильных видов: моллюсков *Lymnaea stagnalis, L. ovata, Planorbis planorbis, Gyraulus albus, G. gredleri* var. *rossmaessleri*, бокоплавов *Gammarus lacustris*, жуков *Deconectes airumlus, Dytiscus marginatus*, ручейников *Leptocerus* spp., хирономид родов *Tanytarsus, Paratendipes, Corynoneura* и других.

3. Сообщество зарослей нижнего течения Раздана, развивающееся также на крупнолистных мощных макрофитах, испытывающих некоторое заиление. Массовы три группы: различные *Ephemeroptera, Gammarus lacustris erevanensis* и *Calopteryx splendens*. Обычны также *Hydropsyche acuta, Laccophilus hialinus, Platambus lunulatus, Bezzia* sp. и другие.

В нашем понимании авторы описывают характерные типы сообществ зоофитоза: 1. – фиторитраль; 2 и 3– эуфиталь (Чертопруд, 2011).

Таким образом, сведений о фитореофильных сообществах макробентоса, формирующихся в водотоках Восточного Причерноморья, на данный момент немного. Наши сборы также содержат всего 10 весьма однотипных количественных и 50 качественных проб.

6.1. Фаунистический обзор фитофильного макробентоса

Фауну фитали водотоков Восточного Причерноморья составляют, по нашим данным, не менее 120 видов и таксонов более высокого ранга. При этом ряд групп распознаны лишь до уровня рода, так как более подробное определение невозможно в силу отсутствия у изучаемых стадий видовых признаков (некоторые личинки Chironomidae) или недостаточной разработанности системы группы (некоторые прудовики). Многие группы фитореофильных организмов на территории региона ранее подробно не исследовались, для них приводятся полные видовые списки с комментариями по экологии и распространению.

Аннотированный список найденных фитофильных таксонов.

Turbellaria: Tricladida (1).

В фитореофильных сообществах Восточного Причерноморья турбеллярии практически не представлены. Лишь в низовьях реки Кинтриши (Аджария) в зарослях элодеи единично была обнаружена лимнофильная *Planaria torva* (Müller, 1774) (Planariidae).

Oligochaeta (3).

В равнинных водотоках в зоне зарослей часто формируются богатые комплексы совместно обитающих олигохет и полихет (Aelosomatidae), рядом авторов рассматриваемые уже в качестве мейобентосных сообществ. Такие комплексы наблюдались и в равнинных участках Куры, Терека и других рек региона (Малевич, 1930; Чекановская, 1959, 1962). В условиях горных водотоков это явление практически не наблюдается, олигохеты встречаются редко. Нами обнаружены представители двух семейств: *Stylaria lacustris*

(Linnaeus, 1767) и *Nais* spp. (Naididae), образующие массовые скопления на макрофитах (рдестах) в реках Касах и Воротан Армянского нагорья, а также *Pristinia* sp. (Pristinidae), изредка обнаруживаемая в ручьях и малых реках на скоплениях мха *Fontinalis*.

Hirudinea (2).

Пиявки прочно не ассоциированы с растениями, большинство их них эвритопны. Представители наиболее фитофильной их группы, Piscicolidae, в регионе нами обнаружены не были, хотя и были указаны в литературе (Касымов, 1972). Лишь в заиленных, плотных прибрежных зарослях макрофитов в крупных реках Армянского нагорья отмечались *Glossiphonia concolor* (Apathy, 1888) (Glossiphoniidae) и *Erpobdella* sp. (Erpobdellidae).

Mollusca: Gastropoda (27).

Гастроподы – одна из основных фитореофильных групп (Липин, 1941; Зимбалевская, 1981). Многие отмеченные здесь виды по своей природе являются лимнофилами и существуют в водотоках лишь в зоне заливов и прибрежных участков со слабым течением. Особенно велико их разнообразие в реках Армянского нагорья, имеющих озерное питание или происхождение.

Фитореофильных жаберных моллюсков в регионе отмечено немного. В низовьях рек Западного Закавказья скопления элодеи могут населять лунки *Theodoxus subthermalis* (Bourguignat in Issel, 1865).

Только в водоемах Араратской долины, а также в реках Раздан и Касах были обнаружены своеобразные реликтовые гастроподы родов *Shadinia* и *Nikolaia*. Будучи в целом эвритопными, они нередко встречаются и на растительности, в основном на широколиственных макрофитах. В литературе (Акрамовский, 1952) есть сведения об их доминировании на скоплениях водной растительности (*Potamogeton, Nasturtium*) протоки озера Айгер-Лич, ныне пересохшей.

Зарослевые сообщества среднего Раздана и некоторых водотоков Араратской долины также формируются при участии специфической, скорее

всего эндемичной (Peter Glöer, личное сообщение) битинии *Bithynia inflata* sensu Akramowski, 1976 (Bithyniidae). Этот вид обнаружен нами также в стоячих водоемах окрестностей Сухуми. Известные из реки Аракс два вида эндемичных «*Gabbiella*» (вероятно, должны быть отнесены к отдельному роду, так как по современным данным, настоящие *Gabbiella* обитают только в тропической Африке), также населяющие скопления макрофитов, в регионе нами не были обнаружены. Отчасти из-за расположения реки в закрытой для посещения, пограничной зоне.

Несколько более разнообразны (хотя тоже обеднены) легочные моллюски – «Pulmonata». Обнаружено 10 видов Planorbidae, 10 – Limnaeidae и по одному – Physidae, Acroloxidae и Succinidae:

Planorbidae. *Anisus leucostoma* (Millet, 1813). Заболоченные, спокойные ручьи Колхидской низменности; на растительности.

Armiger crista (Linnaeus, 1758). Спокойные, заболоченные ручьи Араратской долины, Армения.

Bathyomphalus contortus (Linnaeus, 1758). Крупные реки Армянского нагорья: Воротан, Касах и др.

Gyraulus (*Gyraulus*) *albus* (O.F. Müller, 1774). Ручьи Бзыбской низменности, Абхазия.

G. (*Torquis*) *laevis* (Alder, 1838). Нижнее течение рек Гудаутской низменности, Абхазия.

Hippeutis euphaea (Bourguignat, 1864). Заболоченные, спокойные ручьи Колхидской низменности; на растительности.

Planorbis carinatus Müller, 1774. Водотоки Севанской котловины, например река Агричи.

P. intermixtus Mousson, 1874. Реки Армянского нагорья: Сисиан, Воротан, Арпа и другие; на растительности, часто массово.

P. planorbis (Linnaeus, 1758). В водотоках Муганской низменности и прикаспийских районов Азербайджана.

Segmentina sp. Спокойные, заболоченные ручьи Араратской долины, Армения.

Acroloxidae. *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758). Взоне зарослей приустьевых участков рек Западного Закавказья, в реках Гудаутской и Бзыбской низменности и Армянского нагорья.

Physidae. *Costatella integra* (Haldeman, 1841). На территории региона распространен повсеместно, в реках равнинного и нагорного Закавказья в зоне зарослей обычен.

Lymnaeidae. *Lymnaea araratensis* Kruglov et Starobogatov, 1985. Массово в реке Агричи и других водотоках Севанской котловины, а также долины Аракса.

Galba schirazensis Küster, 1862. В ручьях и малых реках на скоплениях мхов или водяного лютика; Армянское нагорье.

G. subangulata (Roffiaen, 1868). В ручьях и малых реках по всему региону, на мхах и другой водной и амфибиотической растительности; обычен.

G. truncatula (O.F. Müller, 1774). В ручьях и малых реках приморской полосы Западного Кавказа.

Radix auricularia (Linnaeus, 1758). Обычен в водтоках приморской полосы Западного Закавказья: в водоемах Нового Афона (река Псырцха) и заболоченных ручьях Бзыбской низменности.

R. bakowskiana (Clessin, 1879). Населяет небольшие, часто заизвесткованные реки нагорного Закавказья; на мхах и харовых.

R. blauneri Küster, 1862. Реки Армянского нагорья, массовые скопления в р. Арпа.

R. intermedia (Lamarck, 1822). Реки Армянского нагорья.

R. parapsilia Vinarski et Gloer, 2009. Макрофиты нижнего течения реки Кинтриши, Аджария;

R. spp. Своеобразный вид секции *Peregriana* sensu Kruglov, 2005 с очень стройным и высоким завитком (возможно, вариант изменчивости *Radix*

lagotis (Schrank, 1803). Обычен в заизвесткованных потоках Армянского нагорья на мхах и харовых.

Succinidae. *Oxyloma elegans* (Risso, 1826). В крупных реках Армянского нагорья, на выступающих из воды фрагментах макрофитов, изредка и под водой.

Crustacea (2).

В зарослевых сообществах водотоков Восточного Причерноморья важное значение имеют лишь две группы высших ракообразных – это амфиподы *Gammarus*, а также разнообразные Mysidae. Последние, представленные видом *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), обнаружены нами лишь в приустьевых зонах рек Талыша, где слабо ассоциированы с макрофитами. Однако, имеющиеся литературные данные (Державин, 1939; Зимбалевская, 1981; Чертопруд, Палатов, 2013) сообщают о принципиальной возможности доминирования этой группы в зоне зарослей.

Gammaridae, будучи в общем эврибионтами, населяют скопления макрофитов, экологически замещая отсутствующих облигатных фитофилов. В зоне зарослей нами отмечен 1 вид, *G. lacustris* Sars, 1863, населяющий реки озерного происхождения или питания на Армянском нагорье.

Insecta: Odonata (8).

Личинки стрекоз – одна из наиболее массовых фитофильных групп насекомых, количественно преобладающая на ряде станций. Тем не менее, фаунистически они не слишком разнообразны. Наибольшее значение в сообществах фитали имеют личинки Zygoptera, особенно *Calopteryx*, представленные здесь рядом видов (или, по мнению других авторов – подвидов) из групп *virgo* и *splendens*. Встречаются в регионе в общем повсеместно. Несколько реже обнаруживаются *Platycnemis* spp. и преимущественно лимнофильные *Coenagrion* spp.

Из реофильных Anisoptera изредка в зоне зарослей обнаруживаются лишь *Caliaeschna microstigma* (Schneider, 1845) (Aeshnidae), а также преимущественно лимнофильные личинки Libellulidae. Нами отмечены:

Orthetrum cancellatum (Linnaeus, 1758), *O. albistylum* (Selys, 1848), *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840), *S. fonscolombii* (Selys 1840) и некоторые другие, единично встреченные виды.

Insecta: Ephemeroptera (14).

В фитореофильных ценозах поденки нередко занимают доминирующее положение. Наиболее разнообразны здесь Baetidae, в отличие от литореофильных сообществ, наибольшей биомассы достигают *Baetis* s. str., а не *B.* (*Rhodobaetis*). На территории региона отмечены:

Cloeon gr. *dipterum* (в том числе и *Cl. dipterum* (Linnaeus, 1761) из водоемов Муганской равнины Азербайджана, ассоциированный по imago). В регионе повсеместно, в зоне зарослей при слабом (до 0,1 м/с) течении;

Centroptilum luteolum (Muller, 1776). В водотоках Колхидской низменности и Армянского нагорья.

Baetis (*Baetis*) *buceratus* Eaton, 1870. Вводотоках равнинного и предгорного типа, а также на Армянском нагорье; часто массово.

B. (*B.*) *fuscatus* (Linnaeus 1761). В водотоках равнинного и предгорного типа, а также на Армянском нагорье; относительно редко.

B. (*B.*) *nexus* Navás, 1918. В водотоках равнинного и предгорного типа, а также на Армянском нагорье; часто массово.

B. (*B.*) *vernus* Curtis, 1834. В водотоках приморской полосы Западного Кавказа.

Второй группой поденок, составляющей доминантный комплекс в фитореофильных сообществах оказываются Ephemerellidae. Наиболее массова и повсеместна *Serratella ignita* (Poda, 1761), несколько раз на макрофитах отмечена также *Torleya* cf. *major* (Klapalek, 1905). Неоднократно на скоплениях растительности отмечались также *Caenis macrura* Stephens, 1835 и *Caenis luctuosa* (Burmeister, 1839), единично – некоторые Heptageniidae (например, *Epeorus zaitsevi* Tshernova, 1981, *Ecdyonurus ornatipennis* Tshernova, 1938 и Leptophlebiidae (*Habroleptoides* gr. *confusa* и *Paraleptophlebia werneri* Ulmer, 1920).

Insecta: Plecoptera (1).

Веснянки практически отсутствуют в сообществах, развивающихся на полноценных зарослях макрофитах. Личинки лишь одного вида – *Capnia nigra* (Pictet, 1833) (Capniidae), несколько раз отмечались в зарослях макрофитов (элодеи) нижнего течения реки Псырцха (Абхазия).

Insecta: Heteroptera (5).

Большинство водных клопов – сугубо равнинная группа и в ценозах горных водоемов практически не представлена. Исключение составляют лишь некрупные гребляки Micronectinae и специфичекие реофильные водомерки Veliidae. Лишь в водотоках низменностей и нагорных равнин Закавказья нами обнаружено несколько дополнительных видов этой группы. Повсеместно - *Nepa cinerea* (Linnaeus, 1758) и *Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758) – в водотоках Араратской долины (Nepidae), *Plea minutissima* (Leach, 1817) (Pleidae) – в зарослевых сообществах реки Воротан (нагорная Армения), *Sigara nigrolineata* (Fieber, 1848) – в зарослевых сообществах реки Азат (Армения), *Micronecta mesmini* Poisson,1939 – повсеместно в водотоках Армянского нагорья.

Insecta: Coleoptera (22).

Жуки, так же, как и клопы, составляют основу фитальных сообществ равнинных водотоков. В горных потоках они менее разнообразны и значение их невелико (хотя в стоячих водоемах их фауна весьма богата). Большинство видов обладает спорадической встречаемостью и не достигает значительной численности и биомассы. В реках региона отмечены:

Haliplidae. *Haliplus* (*Neohaliplus*) *lineatocollis* Marsham, 1802. Наиболее реофильный вид семейства из представленных в регионе; повсеместно в фитали и рипали предгорных и низкогорных потоков.

H. (*Haliplus*) *ruficollis* (De Geer, 1774). Водотоки Колхидской низменности.

Gyrinidae. *Gyrinus distinctus* Aubé, 1864. Предгорные и низкогорные водотоки по всему региону; обычен.

G. caspius Ménetries, 1832. Предгорные и низскогорные водотоки Северного и Западного Кавказа, Талыша, а также реки Армянского нагорья.

G. substriatus Stephens, 1829. Водотоки низкогорий Северного Кавказа.

Orectochilus involvens Faldermann, 1836. Водотоки нагорной зоны Армении.

O. villosus (O.F. Mueller, 1776). Водотоки низкогорной зоны Западного Кавказа.

Dytiscidae. Преимущественно лимнофильная группа, в реках (особенно горных) представленная небольшим количеством видов. Из 35 видов, обнаруженных в регионе, в зоне зарослей проточных водоемов найдено семь.

Agabus guttatus (Paykull, 1798) . Реки и ручьи по всему региону; часто в зарослях *Fontinalis*.

A. paludosus (Fabricius, 1801). Река Гнишик, Армянское нагорье;

Hydroporus spp. Несколько неопределенных нами видов в реках Армянского нагорья, Кура-Араксинской и Колхидской низменностей.

Ilybius fuliginosus (Fabricius, 1792). Река Сисиан, Армянское нагорье.

Laccophilus minutus (Linnaeus, 1758). Крупные реки Армянского нагорья;

Platambus lunulatus (Steven, 1829). Реки средне-и высокогорной зоны; Армянское нагорье.

P. maculatus (Linnaeus, 1758). Реки равнинной зоны Западного Закавказья; крупные реки Армянского нагорья.

Hydrophilidae. Также преимущественно лимнофильная группа. Из 23 видов, обнаруженных в регионе, в проточных водоемах на растительности отмечено четыре.

Anacaena limbata (Fabricius, 1792). На ряске и нитчатых водорослях в заливах без существенного течения; повсеместно.

Enochrus fuscipennis (Thomson, 1884). Лимнофильный вид, изредка на прибрежных скоплениях макрофитов в реках Армянского нагорья.

Laccobius bipunctatus (Fabricius, 1775). Лимнофильный вид, изредка на прибрежных скоплениях макрофитов в реках равнинных и нагорных областей.

L. syriacus Guillebeau, 1896. Лимнофильный вид, изредка на прибрежных скоплениях макрофитов в реках Армянского нагорья.

Helophoridae. *Helophorus* sp. – характерен для зоны зарослей рек и ручьев Армянского нагорья; еще 3 общеевропейских вида обнаружены в малых стоячих водоемах Западного Закавказья.

Единично в фитали отмечены также *Elodes* sp. (Elodidae), *Ochthebius* sp. (Hydraenidae) и *Donacia bicolor* Zschach, 1788 (Chrysomelidae) из нижнего течения реки Кинтриши (Грузия, Аджария).

Insecta: Trichoptera (12). Немногие личинки ручейников облигатно связаны с макрофитами. Тем не менее, в сообществах фитали, особенно в горных районах, они представлены значительным числом видов, замещая отсутствующие лимнофильные жизненные формы. Найдено 25 видов:

Limnephiliae. *Chaetopterigini* spp. Несколько неотличимых по личинкам родов и видов (на Западнои Кавказе – *Chaetopterygella abchazica* Martynov,1916); изредка – на скоплениях макрофитов по всему региону.

Glyphotaelius pellucidus (Retzius, 1783). Водотоки приморской равнинной полосы Западного Закавказья.

Halesus digitatus (von Paula Schrank, 1781). Единичная находка личинки на скоплении урути в реке Раздан (Армения).

Limnephilus lunatus Curtis, 1834. Личинки в зоне зарослей на слабом течении; равнины Западного Закавказья и Армянкое нагорье.

Nemotaulius sp. Личинки в водотоках приморской равнинной полосы Малой Азии.

Lepidostomatidae. *Dinarthrum* spp. Несколько близких видов; на растительности и корнях в горных и предгорных водотоках; в регионе повсеместно, кроме Крыма.

Lepidostoma spp. Личинки на растительности и корнях в горных и предгорных водотоках; в регионе повсеместно, кроме Крыма (на Западном Кавказе – *L. batumica* Martynov, 1913).

Calamoceratidae. *Calamoceras illiesi* Malicky et Kumanski, 1974. В общем фитофильный вид; населяет предгорные реки и даже небольшие озера на Западном Кавказе и Черноморском побережье Малой Азии.

Leptoceridae. *Adicella syriaca* Ulmer, 1907. Личинки населяют водотоки Армянского нагорья; тяготеют к корневой рипали, но изредка встречается и на макрофитах.

Leptocerus tineiformis Curtis, 1834. В водотоках приморской равнинной полосы Западного Кавказа и Понтийских гор; редок.

Hydroptilidae.

Hydroptila spp. Несколько видов; в зарослях макрофитов, в регионе повсеместно.

Oxyethira sp. В крупных реках Армянского нагорья, например в р. Воротан; на крупнолистных макрофитах, в том числе на нижней стороне листьев *Nymphaea alba*; облигатный фитофил.

Insecta: Diptera (23).

В фитофильных сообществах водотоков Восточного Причерноморья наибольшее значение имеют представители двух групп амфибиотических двукрылых: Chironomidae (преимущественно Orthocladiinae) и Simuliidae. Остальные группы характеризуются нерегулярной встречаемостью и, как правило, невысокой численностью.

Личинки Chironomidae в силу небольшой биомассы, редко входят в состав доминантов, однако качественный состав их скоплений может служить характерным эдификатором сообщества. Нами отмечено 22 таксона:

Diamesinae. *Potthastia gaedii* (Meigen, 1838). Личинки обычны в малых реках на заиленной прибрежной растительности.

Orthocladiinae. *Acricotopus* sp. В реках Армянского нагорья, в прибрежных зарослях макрофитов на слабом течении.

Cricotopus (*Cricotopus*) spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, на макрофитах обычны.

Metriocnemus sp. Преимущественно лимнофильная группа; встречены на заиленных макрофитах в прибрежной зоне.

Orthocladius (s. str.) spp. Множество неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, на макрофитах обычны.

Paracricotopus sp. Единственное массовое скопление удалось наблюдать в реке Дервес Анатолийского нагорья на заиленных прибрежных макрофитах.

Parametriocnemus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, на макрофитах обычны.

Rheocricotopus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, на макрофитах обычны;

Thienemanniella spp. Реофильная группа; населяют мхи, скопления водяного лютика и другие макрофиты в горных водотоках; в регионе повсеместно;

Trissocladius brevipalpis Kieffer et Thienemann, 1908. Преимущественно лимнофильный вид; встречен на заиленных макрофитах в прибрежной зоне ряда равнинных рек Западного Кавказа.

Chironomini. *Micropsectra* sp. Несколько видов, встречающихся в водотоках повсеместно, обычны на растительности при слабом течении;

Polypedilum spp. Несколько видов, населяют разнообразные субстраты и водотоки, на макрофитах обычны;

Rheotanytarsus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные реофилы; обитают на разных субстратах, в том числе и на растительности при течении;

Tanytarsus sp. Несколько видов, встречающихся в водотоках повсеместно, обычны на растительности при слабом течении.

Tanypodinae. *Conchapelopia* sp. Единичные особи регулярно встречаются в скоплениях макрофитов; повсеместно;

Macropelopia sp. Единичные особи регулярно встречаются в скоплениях макрофитов; повсеместно;

Trissopelopia sp. Единичные особи изредка встречаются в скоплениях макрофитов; повсеместно;

Zavrelimyia sp. Единичные особи регулярно встречаются в скоплениях макрофитов; повсеместно.

Мошки Simuliidae. Представители пяти родов изредка встречаются на растительности:

Cnetha spp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках.

Eusimulium sp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках, на свисающей траве, водяном лютике и другой характерной растительности.

Odagmia spp. Повсеместно, крупные и средние реки лесной зоны.

Simulium sp. Крупные реки предгорий и равнин Закавказья; обнаружен массово в реке Лаба, единично – в некоторых крупных реках Армянского нагорья.

Wilhelmia spp. Наиболее обычные фитофильные мошки крупных и средних, относительно теплых рек; массовы в водотоках Армянского нагорья.

Остальные группы двукрылых не имеют облигатной связи с растительностью, но могут быть обнаружены в заиленной прикорневой зоне или населять особенно плотные заросли. Единично встречены личинки: *Bezzia* sp. и *Palpomyia* sp. (Ceratopogonidae); *Dicranota bimaculata* (Schummel, 1829) (Pediciidae); *Paradelphomyia senilis* (Haliday, 1833) и *Eleophila submarmorata* (Verrall, 1887) (Limoniidae); *Ptychoptera* sp. (Ptychopteridae); *Dixa submaculata* Edwards, 1920 (Dixidae); *Ibisia* sp. (Athericidae); *Tabanus* sp. (Tabanidae); *Limnophora* spp. (Muscidae) и некоторые другие.

Таким образом, фитореофильные сообщества водотоков Восточного Причерноморья организованы на базе разнообразной и специфичной фауны. Наибольшее фаунистическое богатство демонстрируют двукрылые, жуки, моллюски и ручейники, что в общем соответствует классическим схемам организации таких сообществ (Липин, 1941; Жадин, 1961; Чертопруд, 2011). Тем не менее, очевиден невысокий уровень специализации этой фауны: в числе наиболее преуспевших групп здесь присутствуют эвритопрные реофилы, такие как *Gammarus* или *Baetis*. При этом встречаемость многих облигатных фитофилов в водотоках региона крайне низка и носит единичный, случайный характер. Таковы *Bithynia, Acroloxus, Gyraulus, Agabus, Limnephilus, Leptocerus, Oxyethira* и другие.

Представленный список фитореофильной фауны создан исключительно благодаря обширным качественным данным, в среднем же сообщества фитали в каждом из водотоков организуются 11-12 видами.

6.2. Описание и классификация фитофильных сообществ

Все десять отобранных нами проб фитофильного макробентоса достаточно однотипны и не обнаруживают глубокой дивергенции при обработке формальными статистическими методами. Таким образом мы выделяем единственное фитофильное сообщество, характеризующееся преобладанием видов со значительной биомассой – бокоплава *Gammarus lacustris* и легочных моллюксков *Radix* spp. Его количественные характеристики представлены в Таблице 5.

1. Эуфиталь. *Gammarus lacustris* – *Radix* spp. – *Planorbis* spp. Сообщество густых зарослей макрофитов, развивается при медленном течении (0.01-0.2 м/с) в прибрежной зоне или небольших заливах. В регионе обнаруживается в водотоках Армянского нагорья, имеющих озерное происхождение или регуляцию стока. Чаще всего доминирует бокоплав озерного происхождения *Gammarus lacustris*, в регионе не встречающийся в водотоках иного типа, изредка (как в реке Касах) – другие виды *Gammarus.*

Субдоминанты – крупные пресноводные моллюски: прудовики *Radix auricularia, R. parapsilia, R. intermedia*, а также катушки *Planorbis*, реже – *Bathyomphalus contortus* (Linnaeus, 1758). Доминантам сопутствует богатый комплекс амфибиотических насекомых – разнообразные плавающие жесткокрылые (*Agabus, Ilybius, Haliplus*) и поденки (*Baetis* s. str., *Cloeon* gr. *dipterum*), в ряде случаев обильны пиявки *Glossiphonia* и *Erpobdella*.

При дальнейших исследованиях равнинных регионов Закавказья, в первую очередь Кура-Араксинской низменности, количество фитальных сообществ может быть увеличено.

Некоторые ассоциированные с макрофитами своеобразные комплексы беспозвоночных наблюдались нами, но не оценивались количественно. Например, сообщества небольших проточных прудов нижнего течения реки Псырцха. Здесь отмечалось доминирование чашечек *Acroloxus lacustris* и *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863), наличием листоедов *Donacia*, прудовиков *Radix parapsilia*. Увеличение выборки также должно выявить сообщества со сверхдоминированием некоторых видов моллюсков или специфических ракообразных. На эту роль может претендовать интродуцированная *Costatella integra* (Haldeman, 1841), массовые скопления (более 80% суммарного метаболизма сообщества) которых наблюдались на всех растительных биотопах в среднем течении реки Воротан.

Интересно сообщение Акрамовского (1952) о массовых скоплениях своеобразного жаберного моллюска *Shadinia terpoghassiani* (Shadin, 1952) в зарослях макрофитов в протоке озера Айгер-лич (Армения). Наши данные из среднего течения реки Раздан также обнаруживают стремление этого вида к доминированию в совершенно разных биотопах – на камнях, растительности и в рипали. В соответствующей пробе его скопления составляли до 40% суммарного метаболизма сообщества. Возможно, все три вида армянских *Shadinia* действительно достигают сверхдоминирования в небольших, заболоченных ручьях и протоках Араратской долины.

В нижнем течении крупных рек Каспийского бассейна, таких как Кура, вероятно также формируются специфические фитофильные комплексы, состоящие из форм морского происхождения – бокоплавов Pontogammaridae и мизид. По крайней мере, об их высокой численности в указанных биотопах сообщают литературные источники (Державин, 1939; Алиев, 2000).

Таким образом, полноценно представленная в регионе фитореофильная фауна реализует лишь один вариант сообществ, наблюдающийся в большинстве регионов Палеарктики. Причина такой обедненности кроется в невозможности развития стабильных, мощных зарослей макрофитов, и, соответственно, богатых и специфичных сообществ фитореофильного бентоса, в условиях горных рек. Этому препятствуют низкие температуры воды, низкая минерализация, нестабильный сток с периодическими катастрофическими паводками, практически повсеместно сильное течение и другие факторы. Очевидно, никаких зоогеографичеких преград для проникновения в регион фитофильных групп не существует, все они так или иначе присутствуют в составе фауны, однако встречаются спорадично, не образуя устойчивых скоплений.

Глава VIII. Сообщества рипали

Термин «рипаль» введен А.П. Семеновым-Тяньшанским (1938, по: Дедю, 1990) для обозначения прибрежной зоны водотоков, независимо от типа донного субстрата, фактически в противовес медиали. Он достаточно быстро получил широкое распространение в отечественной (но не западной) гидробиологической литературе, регулярно применяясь при описании экологической зональности потоков или экологических предпочтений таксонов. Тем не менее, при необходимости описания прибрежных сообществ, термин практически всегда требовал уточнения, например «пелореофильный, рипальный биоценоз» или «фитальный рипальный биоценоз» (Плигин, 2010; Прокин, Петрухин, 2010 и другие авторы) и т.д. Нами данный термин трактуется исключительно как прибрежная, подмываемая потоком зона с мелкомозаичным, смешанным субстратом на дне, грубодисперсным детритом преимущественно наземной природы: опадом, корнями наземной растительности, мелкими веточками, фрагментами макрофитов (Чертопруд, Палатов, 2013 а, б; Черопруд, 2014). Обособленность этой зоны подтверждается и специфичностью формирующихся здесь сообществ макробентоса, в которых ведущую роль играют грызущие детритофаги (крупные личинки ручейников Limnephilidae и Calamoceratidae, веснянки *Leuctra* и *Capnioneura* и т.д.) и хищники, в основном личинки стрекоз. Дополнительная специфика данного биотопа проявляется в наличии комплекса кренальных форм, проникающих сюда из истоков, чаще всего обладающих таким же мелкомозаичным детритным дном. При этом прибрежные участки с четко оформленным субстратом (макрофитами, камнями или мягким грунтом) несут соответственно организованные, отличающиеся от рипальных сообщества и поэтому определяются в отдельные классы (соответственно: фиталь, ритраль и пелаль).

Рипальные сообщества, являясь ареной взаимодействия ксилофильных, фитофильных, кренальных и специфических детритоядных групп, достигают

большего обилия и встречаемости в водотоках равнинных и предгорных областей. В горах богатство и разнообразие сообществ этого комплекса занижено в силу отсутствия подходящего субстрата: скопления детрита и наземной органики регулярно вымываются вниз по течению мощными потоками. Вероятно, по этой причине столь специфичные сообщества не были замечены ни одним из ранних авторов, работавших в пределах Восточного Причерноморья. Лишь один вариант был указан М.В. Чертопрудом для водотоков Западного Закавказья (2010). Сообщество, формирующееся на подмываемых корнях и некрупных ветках, определялось неустойчивым доминированием личинок поденок *Ephemerella ignita*, ручейников *Chaetopteryx abchasica, Athripsodes fulvicornis, Calamoceras illiesi* и стрекоз *Calopteryx virgo*.

Как было отмечено выше, рипальные сообщества в водоемах преимущественно горного Восточного Причерноморья достаточно редки, в нашем распоряжении имеется лишь 61 количественная и около 150 качественных проб макробентоса, собранных с прибрежных субстратов. Основная масса материала собрана в водотоках предгорий Западного Закавказья (22 пробы) и черноморского побережья Малой Азии (19 проб). Кроме того, 12 проб отобраны в реках Армянского нагорья, по 3 – в Аджарии и Крыму, по одной – на северном Кавказе и в Талышских горах.

7.1. Фаунистический обзор рипального макробентоса

Фауну рипали водотоков Восточного Причерноморья составляют, по нашим данным, не менее 193-х видов и таксонов более высокого ранга. Многие группы организмов, составляющих сообщества рипали, на территории региона ранее подробно не исследовались, для них приводятся полные видовые списки с комментариями по экологии и распространению.

Аннотированный список найденных таксонов

Turbellaria: Tricladida (2).

В рипальных сообществах Восточного Причерноморья турбеллярии регулярно представлены вполне эвритопным родом *Dugesia* (Dugesiidae) со множеством локальных форм. Помимо этого, в водотоках Армянского нагорья и Малой Азии встречаются характерные Planariidae – *Phagocata armeniaca* (Komarek, 1916).

Oligochaeta (2).

Ряд рипальных сообществ равнинных водотоков слагаются при существенном влиянии разнообразных пелофильных олигохет семейств Tubificidae, Naididae и Lumbriculidae. В сообществах горных потоков их роль невелика, лишь в крупных реках Армянского нагорья здесь изредка присутствуют *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767) и *Nais* spp.

Mollusca: Gastropoda (7).

Гастроподы – одна из основных фитореофильных групп, некоторые из них имеют определяющее значение и в сообществах рипали. В основном это легочные моллюски, населяющие корни наземной травянистой растительности. Нами обнаружены:

Planorbidae. *Planorbis intermixtus* Mousson, 1874. Реки Армянского нагорья: Сисиан, Воротан, Арпа и другие; в рипали нередко.

Bathyomphalus contortus (Linnaeus, 1758). Крупные реки Армянского нагорья: Воротан, Касах и др.

Bulininae. *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863). Единичная находка в рипали реки Кинтриши (Грузия, Аджария).

Physidae. *Costatella integra* (Haldeman, 1841). Наиболее обычный в рипали эврибионтный вид; в регионе – инвазивного происхождения (Акрамовский, Алиев, 1961).

Lymnaeidae. *Radix parapsilia* Vinarski et Gloer, 2009. Рипаль нижнего течения реки Кинтриши, Аджария.

Galba subangulata (Roffiaen, 1868). В малых реках по всему региону, на мхах, корнях и амфибиотической растительности; обычен.

G. schirazensis Küster, 1862. В ручьях и малых реках на скоплениях прибрежных мхов и корней; Армянское нагорье.

Жаберные моллюски в сообществах рипали Восточного Причерноморья представлены лишь живородками *Viviparus costae* (Heldreich, 1863) (Viviparidae), образующими массовые скопления на заиленных прибрежных корнях равнинных рек и ручьев Западного Закавказья и черноморского побережья Турции.

Mollusca: Bivalvia (3).

Преимущественно пелофильная группа, лишь некоторые виды населяют заиленную рипаль в реках полугорного типа. Здесь нами обнаружены лишь представители семейства Euglesidae:

Cingulipisidium nitidum (Jenyns, 1832). Рипальная зона крупных рек Армянского нагорья (например, р. Касах) и Колхидской низменности.

Euglesa (*Casertiana*) spp. Несколько близких видов, населяющих рипальную зону горных и полугорных водотоков; в регионе повсеместно.

Tetragonocyclas baudoniana (de Cessac, 1855). Рипальная зона крупных рек Армянского нагорья (например, р. Касах) и Колхидской низменности.

Crustacea (13).

В рипальных сообществах водотоков Восточного Причерноморья важное значение имеют три группы высших ракообразных – изоподы Asellidae, амфиподы *Gammarus* и десятиногие, особенно крабы Potamidae.

Asellidae. *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758). Рипальная зона равнинных водотоков; обычен в водотоках Колхидской низменности и Муганской равнины (Азербайджан).

Asellus monticola Birstein, 1932. Рипальная зона водотоков Армянского нагорья; массов в реке Касах.

Gammaridae, будучи в общем эврибионтами, населяют и прибрежную рипаль; повсеместно в регионе, проникают в реки из родниковых истоков по зоне мелкомозаичного субстрата. Отмечено 8 видов:

Gammarus anatoliensis Schellenberg, 1937. Водотоки черноморского бассейна Малой Азии, наиболее обычен в этом регионе.

G. balcanicus Schaferna, 1922. Крупные реки Армянского и Анатолийского нагорий.

G. cf. *pulex* (Linnaeus, 1758). Реки низкогорий Грузии, Абхазии, северо-восточной Турции.

G. cf. *effultus* Karaman, 1975. Нижнее течение рек Черноморского побережья Кавказа на участке Сочи – Гудаута.

G. chostensis Martynov, 1932. Нижнее течение рек Черноморского побережья Кавказа на участке Сочи – Гудаута.

G. komareki (Schaferna, 1922). В регионе повсеместно; в рипали разнообразных рек с относительно слабым уклоном русла.

G. matienus Derzhavin, 1938. Рипальная зона высокогорных (выше 2.000 м) потоков Кавказа, Закавказья и Малой Азии.

Potamidae. *Potamon* (*Pontipotamon*) *ibericum* (Bieberstein, 1809). Рипальная зона низко– и среднегорных потоков; в регионе повсеместно;

P. (*Orientopotamon*) *magnum* Pretzmann, 1962. Водотоки степной, нагорной зоны Армянского нагорья; реки Азат, Гнишик и Мегри.

P. (*O.*) *persicum* Pretzmann, 1976. Водотоки степной, нагорной зоны Армянского нагорья; реки Азат и Мегри.

Insecta: Odonata (12).

Личинки стрекоз – одна из наиболее массовых рипальных групп насекомых, количественно преобладающая на ряде станций. Тем не менее, фаунистически они не слишком разнообразны. Наибольшее значение в сообществах рипали имеют личинки Zygoptera, особенно *Calopteryx*, представленные здесь рядом видов (или, по мнению других авторов – подвидов) из групп *virgo* и *splendens*. Встречаются в регионе в общем повсеместно. Несколько реже обнаруживаются *Platycnemis* spp., представленные в регионе двумя видами, неотличимыми по личинкам (Скворцов, 2010), а также *Epallage fatime* (Charpentier, 1840) (Epallagidae), в

водотоках Малой Азии и Закавказья (Аджария, Армянское нагорье и Талыш) встречающиеся регулярно.

Реофильные Anisoptera в рипали более разнообразны. Здесь обнаруживаются:

Aeshnidae. *Caliaeschna microstigma* (Schneider, 1845). В регионе повсеместно, кроме Крыма; населяет ручьи и рипальную зону разнообразных рек горного типа.

Cordulegastridae. *Cordulegaster* spp. Несколько неотличимых по личинкам видов, в регионе повсеместно, кроме Крыма.

Gomphidae. *Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758). Низкогорья и предгорья, в регионе повсеместно.

Gomphus schneideri Selys, 1850. Предгорные потоки Аджарии и черноморского побережья Малой Азии.

Также в рипали спорадически обнаруживаются преимущественно лимнофильные личинки Libellulidae: *Orthetrum cancellatum* (Linnaeus, 1758), *O. albistylum* (Selys, 1848), *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840), *S. fonscolombii* (Selys 1840) и некоторые другие, единично встреченные виды.

Insecta: Ephemeroptera (33).

В рипальных ценозах поденки часто занимают доминирующее положение. Наиболее разнообразны здесь Baetidae, особенно Cloeoninae и *Baetis* (*Rhodobaetis*) spp., а показательны – Ephemerellidae и некоторые Leptophlebiidae, нередко являющиеся эдификаторами сообществ. На территории региона отмечены:

Cloeon gr. *dipterum* (в том числе и *Cl. dipterum* (Linnaeus, 1761) из водоемов Муганской равнины Азербайджана, ассоциированный по imago). На территории региона отмечался в равнинных и предгорных водотоках в зоне зарослей и рипали на слабом (до 0,1 м/с) течении.

Centroptilum luteolum (Muller, 1776). В рипали водотоков Колхидской низменности и Армянского нагорья.

Procloeon (*Procloeon*) *bifidum* (Bengtsson, 1912). Рипаль низкогорных потоков; повсеместно.

P. (*P.*) *heterophyllum* (Kluge et Novikova, 1992). Рипаль низкогорных потоков Западного Закавказья.

P. (*Pseudocentroptilum*) *pennulatum* (Eaton, 1870). Рипальная зона крупных водотоков Армянского нагорья.

P. (*Ps.*) *pulchrum* Eaton, 1885. Рипаль низкогорных потоков Западного Закавказья.

P. (*Ps.*) *unguiculatum* (Tshernova, 1941). Рипаль низкогорных потоков Западного Закавказья; Обнаружен в рекке Цхал-Цители (Грузия, Имерети), впервые указывается для региона.

Baetis (*Baetis*) *buceratus* Eaton, 1870. В водотоках равнинного и предгорного типа, а также на Армянском нагорье; часто массово.

B. (*B.*) *nexus* Navás, 1918. В водотоках равнинного и предгорного типа, а также на Армянском нагорье; часто массово.

B. (*B.*) *vernus* Curtis, 1834. Водотоки приморской полосы Западного Кавказа и Предкавказья.

B. (*Rhodobaetis*) *braaschi* Zimmermann, 1980. Массов в тепловодных равнинных, предгорных и нагорных водотоках; Крым, Западный Кавказ, Армянское нагорье.

B. (*Rh.*) cf. *gadeai* Thomas, 1999. Повсеместно на Кавказе и в Турции, вероятно, группа близких видов.

B. (*Rh.*) *ilex* Jacob et Zimmermann, 1978. Среднегорные потоки Аджарии, северного Азербайджана, а также нагорные водотоки Армении.

B. (*Rh.*) cf. *rhodani* (Pictet, 1843). Низкогорные и нагорные реки полугорного типа, чаще всего достаточно крупные. Имеет некоторые отличия от европейских популяций, вероятно – самостоятельный вид.

B. (*Rh.*) sp. Специфические личинки группы *rhodani*, свойственные низкогорным и равнинным водотокам Талыша.

Nigrobaetis digitatus Bengtsson, 1912. Водотоки низкогорий и равнин; обычен на Западном Закавказье и Черноморском побережье Турции.

N. gracilis (Bogoescu et Tabacaru, 1957). Водотоки среднегорий Аджарии и северо-восточной Турции.

N. kars Thomas et Kazanci 1989. Водотокиполугорного типа на территории Армянского нагорья.

N. muticus (Linnaeus, 1758). Повсеместно обычен в горных районах, изредка достигая высокого обилия в сообществах рипали.

Второй группой поденок, составляющей доминантный комплекс рипальных сообществ оказываются Ephemerellidae. Отмечены:

Serratella ignita (Poda, 1761). В регионе повсеместно.

Torleya cf. *major* (Klapalek, 1905). Лесные низко – и среднегорья; в регионе обнаружен на Западном Кавказе, в причерноморской Турции и Талыше.

Eurylophella korneyevi Martynov, Palatov, Godunko, 2015. Рипаль нижнего течения реки Кинтриши (Аджария).

Ряд облигатно рипальных форм демонстрирует и семейство Leptophlebiidae:

Choroterpes (*Euthraulus*) *caucasicus* Kluge 2012. Западный Кавказ; отмечен в водотоках окрестностей Горячего Ключа и нижнем течении реки Хоста (Краснодарский край).

Habrophlebia lauta Eaton, 1884. Средне – и низкогорные потоки на территории всего региона; спорадично.

Habroleptoides caucasicus Tshernova, 1930. Среднегорья Большого и Малого Кавказа.

H. gr. *confusa*. Нагорные области Закавказья и Малой Азии.

H. sp. Неассоциированные личинки высокогорных областей Малой Азии.

H. pontica Kluge, 1994. Водотоки низкогорий Черноморского побережья Кавказа.

Paraleptophlebia werneri Ulmer, 1920. Водотоки равнин и низкогорий Западного Кавказа.

Дополнительно в сообществах рипали отмечены в целом литофильные *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767) (Potamanthidae), обнаруженные в водотоках черноморского побережья Турции, а также разнообразные *Electrogena* и *Ecdyonurus* (Heptageniidae), распространенные в регионе повсеместно и представленные многочисленными эндемичными формами, частью неописанными. Также при сильном заилении сюда проникают *Ephemera romantzovi* Kluge, 1988 (Ephemeridae), обычная на Кавказе и в Турции и *Caenis macrura* Stephens, 1835 (Caenidae), также распространенная по всему региону.

Insecta: Plecoptera (11).

Преимущественно литореофильная группа, лишь несколько видов специализируются на обитании в рипальной зоне на смешанном, мелкомозаичном субстрате. Наиболее существенно присутствие разнообразных Euholognatha. Отмечено 11 видов:

Capniidae. *Capnia nigra* (Pictet, 1833). Равнинные и предгорные водотоки Западного Кавказа; не часто.

Capnioneura caucasica Zhiltzova, 1964. Предгорные и низкогорные потоки Западного Закавказья; массовы в рипальных сообществах весной.

Taeniopterygidae. *Brachyptera transcaucasica* Zhiltzova, 1956. Низко – и среднегорные потоки Кавказа и Закавказья; весной часто массовы.

Nemouridae.

Amphinemura. mirabilis (Martynov, 1928). Нижнее течение водотоков Западного Кавказа.

A. trialetica Zhiltzova, 1957. Водотоки среднегорий Малого и Большого Кавказа.

Nemoura spp. Около пяти видов, неотличимых по личинкам; в реках и ручьях по всему региону.

Protomenura spp. Около тридцати видов, неотличимых по личинкам; в реках и ручьях по всему региону.

Leuctridae. *Leuctra* spp. Около тридцати видов, неотличимых по личинкам; в реках и ручьях по всему региону; по imago для рипали ассоциированы *Leuctra minuta* Zhiltzova, 1960, демонстрирующие массовые скопления в водотоках Пицундо-Мюссерского заповедника.

Perlodidae. *Isoperla* spp. Несколько близких видов, в основном неотличимых по личинкам; литореофилы, изредка в рипали.

Chloroperlidae. *Plesioperla sakartvella* Zhiltzova, 1956. Водотоки среднегорий Западного и Малого Кавказа; эндемик региона.

Pontoperla teberdinica (Balinsky, 1950). Водотоки среднегорий Кавкзаза, Закавказья и Малой Азии.

Insecta: Heteroptera (4).

Большинство водных клопов – сугубо равнинная группа и в ценозах горных водоемов практически не представлена. Исключение составляют некрупные гребляки Micronectinae и специфичекие реофильные водомерки Veliidae. Лишь в водотоках низменностей и нагорных равнин Закавказья нами обнаружено несколько дополнительных видов этой группы. Повсеместно – *Nepa cinerea* (Linnaeus, 1758) и *Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758) – в водотоках Араратской долины (Nepidae), *Sigara nigrolineata* (Fieber, 1848) – в зарослевых и рипальных сообществах реки Азат (Армения), *Micronecta mesmini* Poisson,1939 – повсеместно в водотоках Армянского нагорья.

Insecta: Coleoptera (17).

Жуки, так же, как и клопы, составляют основу фитальных сообществ равнинных водотоков, в рипали массовы немногие формы. Большинство видов обладает спорадической встречаемостью и не достигает значительной численности и биомассы. В реках региона отмечены:

Gyrinidae. *Gyrinus distinctus* Aubé, 1864. Предгорные и низкогорные водотоки по всему региону; обычен.

Orectochilus involvens Faldermann, 1836. Водотоки нагорной зоны Армении.

Dytiscidae. Преимущественно лимнофильная группа, в реках (особенно горных) представленная небольшим количеством видов. Из 35 видов, обнаруженных в регионе, в рипали проточных водоемов найдено семь:

Agabus biguttatus (Olivier, 1795). Реки Западного Кавказа и Крыма.

A. glacialis Hochhuth, 1846. Реки Армянского нагорья, Талыша и южно-азербайджанских равнин; нередко.

A. guttatus (Paykull, 1798). Реки и ручьи по всему региону; часто в зарослях *Fontinalis*.

Laccophilus minutus (Linnaeus, 1758). Крупные реки Армянского нагорья.

Nebrioporus suavis (Sharp, 1882). Реки нагорных областей Западно-Понтийских гор.

Platambus lunulatus (Steven, 1829). Реки средне-и высокогорной зоны; Армянское нагорье.

P. maculatus (Linnaeus, 1758). Реки равнинной зоны Западного Закавказья; крупные реки Армянского нагорья.

Hydrophilidae. Также преимущественно лимнофильная группа. Из 23 видов, обнаруженных в регионе, в рипали проточных водоемов отмечены лишь два:

Anacaena limbata (Fabricius, 1792) – на ряске, нитчатых водорослях и прибрежных корнях, в заливах без существенного течения; повсеместно;

Laccobius simulatrix d'Orchymont, 1932 – лимнофильный вид, изредка на прибрежных скоплениях макрофитов и корнях в реках Армянского нагорья.

Elmidae. Преимущественно литореофильная группа. Изредка встречаются на скоплениях мха *Fontinalis* и некрупных древесных объектах в рипали:

Elmis sp. На территории региона повсеместно; на мхах и корнях в горных потоках; несколько близких видов, частью неописанных.

Grouvellinus caucasicus (Motschulsky, 1839). Ручьи и реки Армянского нагорья и Малой Азии.

Limnius colchicus Delève, 1963. В разнообразных водотоках на западе региона: Западное Закавказье, Аджария, причерноморская Турция; на мхах и корнях в горных потоках.

Oulimnius sp. В регионе редок, отмечен только в реке Ркапши, Западный Кавказ.

Помимо перечисленных форм, в рипали также встречаются преимущественно кренальные личинки *Elodes* sp. (Elodidae), а также достаточно эвритопные реофилы *Hydraena* spp. (Hydraenidae).

Insecta: Neuroptera (1).

В сообществах рипали амфибиотические сетчатокрылые представлены лишь родом *Osmylus* (Osmylidae), личинки которого обитают в ручьях и на перекатах малых рек, на мокрых камнях в зоне заплеска и в рипали. В регионе род представлен тремя видами, неотличимыми на стадии личинки.

Insecta: Trichoptera (36).

Личинки ручейников оказываются эдификаторами многих вариантов рипальных сообществ, нередко доминируя, во всяком случае, по биомассе. Ряд групп встречаются преимущественно в рипали, таковы некоторые Leptoceridae (*Adicella*, *Mystacides*, *Triaenodes*) и Limnephilidae. Всего в организации сообществ данного класса участвуют 40 видов:

Hydropsychidae. *Diplectrona robusta* Martynov, 1934 – тяготеющий к кренали вид; в рипали малых рек Западного Закавказья, изредка.

D. juliarum Grigorenko et Ivanov, 1991. Тяготеющий к кренали вид; в рипали малых рек Западного Закавказья, изредка.

Hydropsyche gr. *instabilis*. Литореофильные формы, в рипали – редко; по всему региону обычны.

H. pellucidula (Curtis, 1834). Преимущественно литореофильный вид; изредка – в рипали предгорных и равнинных водотоков.

Polycentropodidae. *Plectrocnemia* spp. Тяготеющие к кренали виды, неразличимые на стадии личинки; в рипали водотоков Армянского нагорья, реже – Западного Закавказья и других регионов.

Polycentropus mazdacus Schmid, 1959. Преимущественно литореофильный вид; изредка – в рипали водотоков Кавказа и Закавказья.

Limnephiliae. *Chaetopterigini* spp. Несколько неотличимых по личинкам родов и видов (на Западном Кавказе – *Chaetopterygella abchazica* Martynov, 1916); одна из основных рипальных групп региона.

Drusus spp. Несколько видов, неразличимых на стадии личнки; литореофильные формы, в рипали – редко; по всему региону обычны.

Halesus digitatus (von Paula Schrank, 1781). На территории региона спорадичен, отмечен в рипали водотоков Армянского нагорья и реки Ленкорань-чай (Азербайджан).

Limnephilus cf. *decipilus*. Характерные неассоциированные личинки водотоков Западно-Понтийских гор, Турция.

Limnephilus lunatus Curtis, 1834. В целом лимнофиьный вид; в рипали на слабом течении; равнины Западного Закавказья и Армянкое нагорье.

Limnephilus rhombicus Linnaeus, 1758. Широкораспространенный равнинный вид, отмечен в рипали нижнего течения реки Кинтриши (Аджария).

Potamophylax cingulatus (Stephens, 1837). Несколько единичных находок в рипали водотоков Западного Кавказа.

Stenophylax spp. Несколько тяготеющих к кренали видов; в рипали малых рек по всему региону; изредка.

Goeridae. *Lithax incanus* (Hagen, 1859). Тяготеющий к кренали вид, на растительности и в рипали рек – редко; по всему региону обычен.

S. alupkensis Martynov, 1917. Литореофильный вид, в рипали реже; эндемик горного Крыма.

Silo proximus Martynov, 1913. Литореофильный вид, в рипали реже; обычны по всему региону, кроме Крыма.

Lepidostomatidae. *Dinarthrum* spp. Несколько близких видов; на растительности и корнях в горных и предгорных водотоках; в регионе повсеместно, кроме Крыма;

Lepidostoma spp. В рипальной зоне, на растительности, опаде и корнях в горных и предгорных водотоках; в регионе повсеместно, кроме Крыма (на Западном Кавказе – *L. batumica* Martynov, 1913).

Calamoceratidae. *Calamoceras illiesi* Malicky et Kumanski, 1974. В предгорных и низкогорных потоках, на растительности и в рипали; обычен на Западном Кавказе и Черноморском побережье Малой Азии.

Leptoceridae. *Adicella syriaca* Ulmer, 1907. Водотоки Армянского нагорья; тяготеет к корневой рипали, но встречается и на макрофитах.

Athripsodes fulvicornis (Martynov, 1913). Водотоки Западного Кавказа и северной Армении; тяготеет к корневой рипали и гальке, но встречается и на макрофитах.

A. cinereus (Curtis, 1834). Водотоки Западного Кавказа и Понтийских гор; рипаль, изредка встречается на макрофитах.

Leptocerus tineiformis Curtis, 1834. В водотоках приморской равнинной полосы Западного Кавказа и Понтийских гор; на растительности и в рипали, редок.

Mystacides azureus (Linnaeus, 1761). Водотоки приморской полосы Западного Кавказа; в целом рипальный вид, в регионе редок.

Triaenodes (*Ylodes*) sp. Водотоки приморской полосы Западного Закавказья (Пицундо-Мюссерский заповедник); рипальный вид, в регионе редок.

Brachycentridae. *Micrasema anatolicum* Botosaneanu, 1974. Водотоки низко – и среднегорий субтропической зоны Западного Закавказья (начиная от Сочи) и черноморского побережья Малой Азии; в ручьях и малых реках на скоплениях мха *Fontinalis* и корнях наземной растительности.

M. bifoliatum Martynov, 1925. Водотоки низкогорий Западного Закавказья и Армянского нагорья; на скоплениях мха *Fontinalis* и в прибрежных корнях.

Sericostomatidae. *Schizopelex* spp. Несколько неотличимых по личинкам видов; в заиленной корневой рипали, часто (в водотоках Западного Закавказья – *Schizopelex cachetica* Martynov, 1913).

Sericostoma grusiense Martynov, 1913. Нижнее течение реки Кинтриши, Западное Закавказье; на корнях и стеблях крупных широколистных макрофитов.

Beraeidae. *Ernodes* spp. Родниковая группа, представленная в регионе несколькими видами, изредка встречающимися и в рипали горных рек.

Glossosomatidae. *Glossosoma* spp. Литореофильные формы, в рипали – редко; по всему региону обычны.

Rhyacophilidae. *Rhyacophila* (*Hyperrhyacophila*) *torrentium* Pictet, 1834. Средне – и высокогорья Большого и Малого Кавказа; в ручьях и малых реках на скоплениях мха *Fontinalis* и редко – в прибрежной рипали.

Rh. (*Hyporhyacophila*) *abchasica* Martynov, 1934. Нижне – и среднегорья Западного Кавказа; в ручьях и малых реках на скоплениях мха *Fontinalis* и редко – в прибрежной рипали.

Hydroptilidae. *Hydroptila* spp. Несколько видов; в регионе повсеместно.

Oxyethira sp. В крупных реках Армянского нагорья, например в р. Воротан.

Insecta: Diptera (51).

В рипальных сообществах водотоков Восточного Причерноморья наибольшее значение имеют представители двух групп амфибиотических двукрылых: Chironomidae (качественно преобладают Orthocladiinae, количественно - Chironomini) и, в существенно меньшей степени – Simuliidae. Остальные группы характеризуются нерегулярной встречаемостью и, как правило, невысокой численностью.

Личинки Chironomidae в силу небольшой индивидуальной биомассы, редко входят в состав доминантов, однако качественный состав их скоплений может служить эдификатором конкретного типа рипального сообщества. Нами отмечено 33 таксона:

Diamesinae. *Diamesa* spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; разнообразные, преимущественно холодноводные горные потоки; изредка населяют скопления мха *Fontinalis* или встречаются в прибрежной рипали.

Potthastia gaedii (Meigen, 1838). В малых реках на заиленной прибрежной растительности и корнях.

Pseudodiamesa gr. *nivosa*. Несколько неразличимых по личинкам видов; приурочены к кренали, встречаются также в рипали ультрахолодноводных горных рек.

Prodiamesinae. *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818). Обычный и повсеместный в регионе вид; в рипали ручьев и малых рек.

Orthocladiinae. *Brillia flavifrons* (Johannsen, 1905). В регионе повсеместно, населяет разнообразные субстраты.

Brillia modesta (Meigen, 1830). В регионе повсеместно, населяет разнообразные субстраты.

Bryophaenocladius spp. Несколько неидентифицированных видов в ручьях и малых реках низкогорных районов Талыша и Западного Кавказа; на опаде и в корнях.

Chaetocladius spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют скопления грубого детрита и опада в ручьях и малых реках по всему региону.

Corynoneura sp. Реофильная группа; населяют мхи, подмываемые сильным течением корни и другие подобные субстраты; в регионе повсеместно.

Cricotopus (*Cricotopus*) spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, в рипали обычны.

Eukiefferiella spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; преимущественные литореофилы, но могут обитать на растительности и корнях при сильном течении; в регионе повсеместно.

Limnophyes spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют скопления грубого детрита и опада в ручьях и малых реках по всему региону.

O. (*Euorthocladius*) spp. Несколько неразличимых по личинкам видов; разнообразные горные водотоки; в регионе повсеместно.

Orthocladius (s. str.) spp. Множество неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, в рипали обычны.

Paracricotopus sp. Единственное массовое скопление удалось наблюдать в реке Дервес Анатолийского нагорья на заиленных прибрежных макрофитах и в рипали.

Parametriocnemus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, в рипали обычны.

Paratrissocladius excerptus (Walker, 1856). Преимущественно обитатель мягких грунтов и гальки, изредка встречается на заиленной растительности и в рипали.

Rheocricotopus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; населяют разнообразные субстраты и водотоки, обычен в рипали, омываемой течением.

Synorthocladius semivirens (Kieffer, 1909). Преимущественно литореофильный вид; единично отмечен в корневой рипали, подмываемой мощным течением; Месхетский хребет.

Thienemanniella spp. Реофильная группа; населяют мхи, подмываемые сильным течением корни и другие подобные субстраты; в регионе повсеместно.

Chironomini. *Chironomus* spp. Несколько неотличимых по личинкам видов, в целом тяготеющих к стоячим водоемам; в заиленной рипали спокойных рек по всему региону.

Cryptochironomus sp. В целом пелофильный вид, несколько раз встречен в заиленной рипали спокойных рек Армянского нагорья.

Cyphomella sp. В целом пелофильный вид, несколько раз встречен в заиленной рипали предгорных рек северного Кавказа.

Micropsectra sp. Несколько видов, встречающихся в водотоках повсеместно, однако тяготеющих к кренали; на мелкомозаичном прибрежном субстрате в горных водотоках; повсеместно.

Microtendipes cf. *pedellus*. В рипали рек и ручьев, на опаде и мелкомозаичном субстрате; в регионе повсеместно.

Paracladopelma gr. *nais.* В целом пелофильный вид, несколько раз встречен в заиленной рипали нагорных рек Малой Азии, а также в реках Колхидской низменности.

Polypedilum spp. Несколько видов, населяют разнообразные субстраты и водотоки, в рипали рек и ручьев на скоплениях опада и грубого детрита повсеместно встречаются представители групп *pedestre* и *nubeculosus*.

Rheotanytarsus sp. Несколько неразличимых по личинкам видов; выраженные реофилы; обитают на разных субстратах, в том числе и в рипали, подмываемой течением.

Tanytarsus sp. Несколько видов, встречающихся в водотоках повсеместно, обычны на растительности и прибрежных корнях при слабом течении.

Tanypodinae. *Conchapelopia* sp. Единичные особи регулярно встречаются в рипали; повсеместно.

Trissopelopia sp. Единичные особи изредка встречаются на мелкомозаичном субстрате рипали; повсеместно.

Zavrelimyia sp. Единичные особи регулярно встречаются в рипали; повсеместно.

Мошки Simuliidae – вторая важнейшая группа амфибиотичеких двукрылых, изредка достигающая доминирования в сообществах рипали, формирующихся в условиях быстрого течения. Представители четырех родов

регулярно встречаются в сообществах, ассоциированных с корнями растительности на течении:

Cnetha spp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках.

Eusimulium sp. В регионе повсеместно, чаще в небольших ручьях, реже в малых реках, на свисающей траве, корнях, водяном лютике и схожих субстратах.

Montisimulium sp. Некрупные реки Западного Закавказья; обнаружены массово в районе Пицундо-Мюссерского заповедника (Абхазия).

Odagmia spp. Повсеместно, крупные и средние реки лесной зоны.

Остальные группы двукрылых не достигают существенного обилия в сообществах рипали. В регионе отмечены: *Bezzia* sp. и *Palpomyia* sp. (Ceratopogonidae); *Dicranota bimaculata* (Schummel, 1829) и *Pedicia occulta* (Meigen, 1830) (Pediciidae); *Hexatoma fuscipennis* (Curtis, 1836), *Neolimnomyia filata* (Walker, 1856) и *Eleophila submarmorata* (Verrall, 1887) (Limoniidae); *Ptychoptera* sp. (Ptychopteridae); *Dixa submaculata* Edwards, 1920 (Dixidae); *Berdeniella* sp. и *Pericoma* spp. (Psychodidae) *Ibisia* sp. (Athericidae); *Tabanus* sp. (Tabanidae) и *Chelifera* sp. (Empididae).

Таким образом, сообщества рипали Восточного Причерноморья слагаются значительным количеством преимущественно детритоядных видов и форм; несколько меньше альгофагов (все поденки и гастроподы), фильтраторов (мошки и горошинки) и активных хищников (стрекозы, а также некоторые веснянки и ручейники). Наибольшее фаунистическое разнообразие демонстрируют двукрылые, что в целом характерно для всех классов реофильных сообществ, несколько меньше ручейников и поденок. Как и в сообществах фитали, описанная фауна малоспецифична: из 193-х приведенных таксонов только в рипали встречаются лишь девять (все 5 видов *Procloeon*, *Eurylophella korneyevi*, *Choroterpes caucasicus*, *Capnioneura caucasica*, *Mystacides azureus*, *Triaenodes* (*Ylodes*) sp.), еще пять –

преимущественно рипальные (*Calopteryx* gr. *splendens*, *C.* gr. *virgo*, *Platycnemis* spp, *Capnioneura caucasica*, *Adicella syriaca*). Все остальные формы достаточно регулярно обнаруживались в составе фитальных, пелофильных, кренальных или ритральних сообществ.

Представленный список ассоциированной с рипалью фауны во многом основан на обширных качественных данных; в среднем же количественные пробы, отобранные в рипальных биотопах, содержат по 13 видов.

7.2. Описание и классификация сообществ рипали

Формальный анализ полученной дендрограммы сходства проб по относительному метаболизму таксонов (Рисунок 13) позволяет выделить семь крупных группировок, некоторые из которых мы считаем статистическими артефактами. Им соответствуют следующие комплексы доминантов: I–доминирование *Chaetopterygini* spp.; II–доминирование *Seratella ignita*; III – доминирование *Rhodobaetis* spp.; IV – резкое доминирование *Gammarus* spp; V– доминирование комплекса *Onychogomphus* + *Ephemera*; VI–доминирование комплекса *Gammarus* + *Calopteryx*; VII–единичные пробы со слабо выраженным доминированием: *Capnioneura*, *Calamoceras*, *Caenis*, *Eurylophella*, *Adicella* и проч.

Соотнесение формальной классификации с выделением сообществ по методу Браун-Бланке обнаруживает пять крупных, обособленных типов. Количественные характеристики четырех из них приведены в Таблице 6.

1. Эурипаль. *Calopteryx – Baetis – Procloeon – Platycnemis*. Сообщество развивается на скоплениях корней наземной растительности, мелких веточках и фрагментах мхов в береговой зоне горных рек при слабом (до 0.1 м/с) течении. Формально доминируют хищные *Calopteryx*, однако в действительности доминирование нестабильно и от точки к точке демонстрирует существенную изменчивость. В составе комплекса доминантов отмечаются рипальные *Procloeon pennulatum* и *Calamoceras*

illiesi, среди малозначимых в сообществе форм – специфические ручейники *Mystacides, Adicella* и *Triaenodes*.

2. Лимнорипаль. Chaetopterygini gen. spp. – *Dinarthrum* – *Nemoura* – *Habroleptoides*. Сообщество прибрежных омутов и небольших заливов, заполненных на дне опадом и крупных детритом. Развивается при течении от 0 до 0,1 м/с. Доминирующий комплекс составляют крупные грызущие ручейники, такие как *Chaetopteryx*, *Chaetopterygella*, *Lepidostoma*, *Dinarthrum* и т.д. В щелевых пространствах, между листьями опада существует богатый комплекс субдоминантов: веснянки *Nemoura* и *Leuctra*, поденки *Habroleptoides*, разнообразные Chironomidae (чаще *Polypedilum*)

3. Пелорипаль. *Ephemera romantzovi* – *Onychogomphus forcipatus* – *Caenis*. Развивается в рипали, покрытой слоем мягкого грунта, на своеобразной смеси заиленных корней, веток и опада. Доминируют пелофильные по происхождению группы – *Ephemera romantzovi*, *Caenis* spp., *Schizopelex* spp. Формальный анализ также выводит в доминанты крупных хищных стрекоз *Onychogomphus forcipatus* и *Cordulegaster* spp., как правило, обладающих значительной биомассой, но в пробах встречающихся единично.

4. Гаммарорипаль. *Gammarus* spp. Рипальное сообщество со сверхдоминированием бокоплавов семейства Gamaridae или Pontogammaridae. В каждом из субрегионов представлено отдельной вариацией, обусловленной местным, характерным видом *Gammarus, Chaetogammarus* или *Dikerogammarus*. По набору таксонов и структурной организации крайне сходно с сообществом гаммарокренали и происходит из него, при увеличении водорасхода водотока оттесняясь к берегам. В регионе распространено в общем повсеместно.

5. Вивипарорипаль. Сообщество со сверхдоминированием крупных гастропод *Viviparus costae*, характерных для равнинных, заболоченных ручьев Колхидской низменности в окрестностях города Кобулети и Пицунда. Описано по качественным данным. В качестве субдоминантов выступают пелофильные формы: личинки стрекоз *Onychogomphus forcipatus* и поденок

Caenis macrura. Фактически, здесь имеет место наслоение комплекса моллюсков, аккумулирующих ресурсы успешнее насекомых, на сообщество типичной пелорипали.

Сообщества рипали Восточного Причерноморья обнаруживают заметное обеднение, по сравнению, например, с равнинными регионами Восточной Европы (Чертопруд, 2014). Тем не менее, некоторые «недостающие» варианты потенциально могут быть обнаружены в реках предгорий и равнин Закавказья. Таковы палудорипаль, эфемерорипаль и сапрорипаль, легко представляемые в спокойных и часто существенно загрязненных водотоках Колхидской и Кура-Араксинской низменностей.

Описанные же сообщества характеризуются высоким уровнем внутренней изменчивости и неустойчивой структурой доминирования, что в общем характерно для данного класса (Чертопруд, 2014). Ярко просматривается зональная изменчивость, выражающаяся в постепенном таксономическом обеднении сообществ рипали с усилением уклона русла, увеличением высоты и мощности потока. Так, наиболее богаты эурипальные сообщества равнин и предгорий, включающие наибольшее количество специфических групп: *Eurylophella, Choroterpes, Procloeon, Triaenodes* и *Mystacides*. Однако при продвижении к горным истокам эти сообщества постепенно уходят в разряд минорных, в прибрежной зоне повсеместно начинают преобладать сообщества ритрального класса. Лишь в водотоках плоских нагорий сообщества рипали вновь приобретают характерный облик за счет специфических рипобионтов: *Adicella syriaca, Orectochilus involvens, Procloeon* spp. и других форм.

Таким образом, сообщества эурипали представлены в регионе равнинными и нагорным вариантами, различающимися составом специфических видов – эдификаторов, не играющих заметной роли в самом сообществе. На равнинах сообщества также географически неоднородны, в некоторых случаях обогащаются локально распространенными реликтами,

такими как *Eurylophella korneyevi*, выходящими в доминанты. Обобщенная зональная изменчивость доминирующих форм, таких как *Gammarus* spp. или *Baetis* spp., была описана нами ранее (Палатов, 2014), однако она свойственна в общем всем формам, составляющим сообщество. Например, преимущественно рипальные *Habroleptoides*: в предгорьях (до 400 м.) представлены тепловодными *H. pontica*, в среднегорьях (400-800м) – *H. caucasicus*, в нагорных областях Закавказья (1000-2000 м.) – *H.* gr. *confusa*, в альпике Месхетинского и Лазистанского хребта (выше 2.500 м.) – *H.* sp., и так далее.

Рипальные сообщества макробентоса водотоков Восточного Причерноморья организованы минимум 193 видами, преимущественно – амфибиотическими насекомыми. Столь богатая фауна, однако, не приводит к появлению большого числа специализированных сообществ, напротив, их состав обеднен по сравнению с равнинными регионами. Наиболее специфичные сообщества рипали обнаруживаются в водотоках равнин, предгорий и плоских нагорий Закавказья, в большинстве же горных районов рипаль оккупирует комплекс эвритопных реофилов, таких как Baetis s. str и Gammarus spp. Описанные сообщества обладают значительной зональной и географической изменчивостью. По всей видимости, более подробное изучение равнинных районов Закавказья и Предкавказья увеличит набор выделяемых сообществ на несколько пунктов.

Глава IX. Сообщества пелали

Комплексы сообществ макрозообентоса, формирующихся на мягких грунтах водотоков, ранее достаточно подробно исследовали в основном на равнинных территориях (Schelford, 1913; Жадин, Герд, 1961; Nuttal, 1972; Bazzanti, 1991; Phillips, 2003; Чертопруд, 2011 и др.). Долгое время считалось, что в отличие от литореофильных пелофильные сообщества обладают невысокой изменчивостью и слабо реагируют на органическое загрязнение (Goldman et al.,1983; Hawkes, 1979; Watton, Hawkes, 1984). Данная точка зрения сформировалась, по-видимому, благодаря значительной сложности видовой и даже родовой идентификации в большинстве групп беспозвоночных, ассоциированных с мягкими грунтами (личинок Chironomidae, двустворчатых моллюсков Pisidiidae и Unionidae и олигохет). Однако пелофильные сообщества могут существенно трансформироваться под действием органического загрязнения и других факторов среды и характеризоваться высоким разнообразием (Bazzanti, 2000).

Таксономическая бедность и однотипность сообществ мягких грунтов многократно подчеркивалась разными авторами, зачастую воспринимавшими заиление или песчаные наносы как фактор, снижающий биотическое разнообразие водотоков (Chutter, 1969; Nuttall, 1972). Вместе с тем, последние исследования показали значительное таксономическое разнообразие многих групп, составляющих основу таких сообществ. В первую очередь это олигохеты Lumbriculidae и Tubificidae, склонные к узколокальному эндемизму на уровне родов и видов, особенно в горных и карстовых регионах (Martin et al., 2008; Timm, 2009), а также мелкие двустворчатые моллюски. Новые данные указывают на возможно высокое разнообразие типов сообществ мягких грунтов, хотя бы и сложенных небольшим набором семейств и жизненных форм.

Работ, посвященных сообществам макробентоса мягких грунтов водотоков Восточного Причерноморья, относительно немного. А.Л. Бенинг и

А.Н. Попова (1941), исследовавшие гидробиологические особенности р. Раздан (в оригинале – Занга), выделили биотоп галечно-песчаного грунта, населенный олигохетами *Tubifex*, личинками хирономид *Cryptochironomus* и *Polypedilum* и др. Т.Г. Какауридзе (1946) выделил в горной речке Дабахана четыре биотопа, в том числе илистый песок в заводях у берегов и у подножья водопадов, населенный разнообразными Oligochaeta, Chironomidae, остракодами *Heterocypris incongruens* (Ramdohr) и поденками *Baetis rhodani* (Pictet). Д.И. Мурванидзе (1948) выделял биотоп прибрежного мелкозернистого грунта, населенный олигохетами (*Limnodrilus* sp. и *Tubifex* sp.), жесткокрылыми (*Gyrinus colymbus* Erichson и *Hydroporus kozlovskii* Zaitzev) и личинками крупных двукрылых (*Tipula flavipennis* Philippi и *Chrysogaster* sp.). А.А. Садовский (1948, стр. 37) характеризовал донную фауну “илоедов” р. Алазани как “монотонную, но количественно богатую”, указывая личинок *Palingenia* sp., достигающих массового развития, а также олигохет и хирономид. Он также отметил существенные различия фауны илов, песка и гальки. Наконец, М.В. Чертопрудом (2010) для водотоков Западного Закавказья описан единственный тип пелофильного сообщества с доминированием ручейников *Schizopelex cachetica* Martynov. Отдельные синэкологические наблюдения имеются в фаунистических и таксономических работах.

Материалом для данной главы послужили 132 количественных и >700 качественных проб пелофильного макробентоса. 86 количественных проб отобрано в водотоках Западного Закавказья (включая Абхазию и Западную Грузию), 22 – на Армянском нагорье, 27 – на Анатолийском нагорье, 10 – в Талышских горах, отдельные сборы выполнены в Крыму, республиках Северного Кавказа и на территории северного Азербайджана.

8.1. Фаунистический обзор пелофильного макробентоса

Фауна пелофильного макробентоса Восточного Причерноморья включает, по нашим данным, не менее 150 видов и таксонов более высокого ранга. Ряд групп распознаны лишь до уровня рода, так как более подробное

определение невозможно в силу отсутствия у изучаемых стадий видовых признаков (некоторые личинки Chironomidae и Limoniidae), недостаточной разработанности системы группы (Unionidae, Euglesidae) или же необходимости специального оборудования для достоверной идетнификации (Rhyacodrilinae и другие группы олигохет). Многие группы пелофильных организмов на территории региона ранее подробно не исследовались, для них приводятся полные видовые списки с комментариями по экологии и распространению.

Аннотированный список найденных пелофильных таксонов.

Oligochaeta (20). Одна из центральных групп, формирующих пелофильные сообщества пресных водоемов. На территории Восточного Причерноморья изучалась разными авторами, но преимущественно в озерах. В водотоках региона представлены как минимум 20 видами из пяти семейств, но большая часть материала определена лишь до уровня рода.

Семейство Tubificidae – одно из крупнейших семейств пресноводных олигохет, на данный момент на территории Европы представлено 130 видами (Martin et al., 2008). В водотоках Восточного Причерноморья обнаружено не менее 12 видов из 8 родов.

Наиболее обычен *Embolocephalus velutinus* (Grube, 1879), населяющий родниковые водоемы со слабым течением, изредка проникающий в ручьи низкогорий и пещерные водоемы, где ранее неоднократно отмечался (Малевич, 1947; Бирштейн, Боруцкий, 1950). Заиленные и заболоченные родники нередко заселяются экологически близким *Spirosperma ferox* Eisen, 1879, также широко, но спорадично распространенным по всей территории региона.

Важную роль в пелофильных сообществах ручьев играют *Psammoryctides* spp. – не менее трех видов, два из которых обитают по всей территории региона, населяя участки мягких грунтов в тихих ручьях и малых реках. Это *P. albicola* (Michaelsen, 1901) и *P. barbatus* (Grube, 1861), нередко

образующие совместные скопления (обычны в Крыму, Западном Закавказье и Талыше). Кроме того, в пещерах Имеретии (Грузия) обнаружены своеобразные *Psammoryctides* sp., лишенные дорзальных волосных щетинок.

Наиболее реофильные Tubificidae региона принадлежат к роду *Rhyacodrilus* и населяют, как правило, мягкие грунты родниковых ручьев и горных рек. В горных районах Западной Европы известно не менее 17 видов этого рода, многие из которых эндемичны для отдельных горных массивов или пещер. Так, *Rhyacodrilus tauricus* Dembitsky 1975 известен только из водотоков горного Крыма. На остальной территории региона род представлен как минимум тремя видами. *Rhyacodrilus* cf. *coccineus* (Vejdovsky, 1875) обитает в реках и ручьях альпийской зоны Большого Кавказского хребта, а также горной Аджарии. Своеобразные *Rhyacodrilus* spp. населяют мягкий грунт в пещерных ручьях Абхазии (отмечены в Шакуранских пещерах) и карстовые родники близ Нового Афона.

Наибольшего разнообразия трубочники достигают в более крупных реках с относительно слабым уклоном русла – здесь отмечены представители четырех родов. Так, *Ilyodrilus* sp. обычен на илах в реках Армянского и Малоазиатского нагорья. Ранее также отмечался в Турции (Yildiz et al., 2005). Несколько видов *Limnodrilus* spp. достигают массового развития (при совместном обитании) в низовьях рек Черноморского побережья, отмечены также в реках Армянского нагорья и равнинного Азербайджана. Экологически близкие к ним *Potamothrix* sp. обнаружены на скоплениях илов в устье реки Ленкорань-чай (Азербайджан). Преимущественно лимнофильные *Tubifex* spp. обитают лишь в сильно загрязненных водотоках на территории населенных пунктов Армянского нагорья.

Семейство Enchytraeidae представлено в Европе минимум 233 пресноводными и почвенными видами, неразличимыми без применения сложных гистологических методов. В малых (преимущественно, родниковых) водотоках Восточного Причерноморья встречаются представители родов *Fridericia, Marionina, Enchytraeus* и других.

Семейство Haplotaxidae составлено единственным родом *Haplotaxis*, виды в котором также различаются лишь с помощью гистологических методов и повсеместно встречаются в водотоках Восточного Причерноморья. Обычны в родниковых водоемах альпийской зоны Кавказского хребта и Армянского нагорья, отмечены в пещерах Абхазии, Краснодарского края и карстовых родниках Крыма.

Семейство Lumbriculidae также крайне разнообразно – в Европе не менее 76 преимущественно реофильных видов. В водотоках Восточного Причерноморья представлено как минимум пятью видами. В тихих ручьях предгорий Западного Закавказья встречается *Rhynchelmis* sp., на мягких грунтах холодных горных ручьев альпийской зоны Большого Кавказа обитают *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862, в родниках, наземных и подземных ручьях по всему региону обычны еще не менее трех видов *Stylodrilus* (с двузубыми и однозубыми щетинками). В горной Абхазии единично отмечены *Trichodrilus* sp.

Дождевые черви (Lumbricidae) представлены множеством амфибиотических видов, населяющих околородниковые грунты и подробно нами не определенных (в основном это представители рода *Eisenia*). Наиболее водный вид семейства, *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826), регулярно встречается в родниках и ручьях по всему региону.

Gastropoda (3). В пелофильных сообществах региона встречаются спорадично и играют второстепенную роль. Условно пелофильными можно считать представителей рода *Melanopsis* (Melanopsidae), периодически зарывающихся в гальку и илы. Система этой группы разработана слабо, на данный момент известно 6 закавказских и 3 турецких вида. Поверхность илистого дна также могут населять живородки *Viviparus costae* (Heldreich, 1863), обитающие в равнинных водотоках Западного Закавказья и Турции и обнаруженные нами в Аджарии и Абхазии.

Кроме того, галечный грунт рек и ручьев могут населять разнообразные мелкие гидробииды. Так, на галечном грунте реки Малая

Хоста (Краснодарский край) у уреза воды неоднократно обнаруживались скопления живых особей *Belgrandiella caucasica* Starobogatov, 1962, обитающей также в родниковых и пещерных водоемах.

Bivalvia (18). Двустворчатые моллюски – одна из важнейших групп, формирующих пелофильные сообщества на равнинах. В горах их роль снижается, ряд мелких видов двустворок приспособились к обитанию в горных родниках и источниках. В водотоках региона группа представлена четырьмя семействами.

Статус многих таксонов семейства Unionidae, отмеченных на территории Восточного Причерноморья, до сих пор не очевиден. Ряд видов и родов не признаются западными авторами, многие описаны крайне скудно, что затрудняет идентификацию. Нами на данной территории найдено четыре вида наяд, по литературным данным известно не менее 15 видов, 12 из которых считаются эндемиками (Kantor et al., 2010).

Собранные нами наяды относятся к трем (или четырем, в зависимости от таксономического подхода) родам: равнинные и предгорные водотоки Западной Грузии и Абхазии населяют перловицы рода *Eolymnium* (из региона известно 4 близких вида), отмеченные нами в водотоках Гудаутской и Бзыбской низменностей; в реках горного Крыма (река Черная) найдена *Unio «stevenianus»* Krynicki, 1837 (иногда рассматривается как синоним *Crassiana crassa sieversi* (Drouet, 1881), известная также из водоемов Турции и Закавказья; в заболоченных протоках Колхидской низменности, на территории Национального парка «Болото Испани» в Аджарии нами найдены своеобразные *Unio* sp.; там же, а также в низовьях реки Бзыб (Абхазия), были отмечены беззубки *Colletopterum cyreum* (Drouët, 1881), известные ранее из низовьев р. Риони (Жадин, Герд, 1961) и Ленкорани (Касымов, 1972).

Семейство Pisidiidae представлено на территории региона как минимум двумя родами и двумя видами. В малых водотоках Западного Закавказья отмечены специфические популяции *Europisidium tenuilineatum* (Stelfox, 1918), отличающиеся от типичных европейских форм отсутствием

четкой ребристой скульптуры на внешней поверхности створок раковины. Тем не менее, конфигурация зубов замка и анатомическое строение четко соответствуют описанию. Примечательно, что данный вид не обнаружен нами в водотоках Черноморского побережья Малой Азии и в Восточном Закавказье. В прибрежных скоплениях илов реки Касах (Армения) обнаружен также переднеазиатский *Kuiperipisidium sogdianum* (Izzatullaev et Starobogatov, 1986).

Система семейства Euglesidae на видовом уровне разработана слабо, ранее для региона указывалось 12 видов, в современном понимании соответствующих родам. С точки зрения отечественной системы (Корнюшин, 2006), фауна Euglesidae Восточного Причерноморья практически не изучена. Нам удалось идентифицировать 13 видов, относящихся к четырем родам. Наиболее богат видами род *Euglesa*: родники и родниковые ручьи гор и низкогорий (вплоть до высокогорных источников) повсеместно населяют несколько близких видов *Euglesa* s.str, образующие совместные скопления: *E. personata* (Malm, 1855), *E. eichwaldi* Stadnichenko, 1983 и *E. latiumbonata* Korniushin, 1991. В пещерных водотоках Западного Закавказья обнаружены еще несколько эндемичных видов: *E. subterranea* (Shadin, 1932), *E. cavatica* (Shadin, 1952) и *E. ljovushkini* (Starobogatov, 1962). Виды подрода *Casertiana* населяют водотоки, от родниковых ручьев до малых и средних рек, в том числе в высокогорных районах. Это европейские *E. intermedia* (Gassies, 1855), *E. buchtarmensis* Krivosheina, 1978 и *E. obliquata* (Clessin, 1874). Только в родниках Северного Кавказа отмечены южноевропейские *E. casertana* (Poli, 1791).

В равнинных водотоках Западного Закавказья фауна горошинок имеет иной облик. В низовьях рек обычны широко распространенные *Pseudeupera subtruncata* (Malm, 1855), в заболоченных ручьях и каналах Колхидской низменности местами массовы *Cyclocalyx obtusalis* (C. Pfeiffer, 1821) и *Cingulipisidium nitidum* (Jenyns, 1832).

Семейство Corbiculidae на территории региона представлено одним видом *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774), известным из равнинных водотоков Ленкоранской низменности и Нахичевани. Нами данный вид обнаружен в озерах Ленкоранской низменности, а также в реке Лочайни в окрестностях Тбилиси.

Crustacea. Ракообразные не играют существенной роли в пелофильных сообществах региона. Лишь изредка на поверхности мягких грунтов обнаруживаются скопления молоди разных видов Gammaridae и Pontogammaridae.

Insecta. В равнинных пелофильных сообществах насекомые уступают по обилию лишь двустворчатым моллюскам, однако на мягких грунтах горных водотоков обычно доминируют. Пелофильные сообщества Восточного Причерноморья формируются при участии шести отрядов насекомых:

Odonata (5). Личинки двух семейств стрекоз Восточного Причерноморья так или иначе связаны с мягкими грунтами водотоков. В первую очередь это Gomphidae, обладающие роющими и преимущественно реофильными личинками. Семейство представлено в регионе восемью видами, в наших сборах присутствуют четыре: *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785), в предгорных водотоках Черноморского побережья Малой Азии; *Gomphus schneideri* Selys, 1850 в равнинных реках Аджарии и Черноморского побережья Турции; *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758) – в предгорных реках Крыма и *Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758), широко распространенный по всей территории региона, в том числе и в реках нагорных областей.

Важную роль в пелофильных сообществах небольших рек и ручьев играют личинки рода *Cordulegaster* (*Cordulegastridae*). Род представлен на территории региона пятью видами, неразличимыми по личинкам (Скворцов, 2010). Личинки встречены повсеместно, кроме Крыма.

Ephemeroptera (6). Личинки нескольких семейств поденок обитают преимущественно на мягких грунтах, многие из них ведут роющий образ жизни. Отмечено шесть преимущественно пелофильных видов из трех семейств. На песчаных грунтах рек, в том числе и горных, обитают *Ephemera romantzovi* Kluge, 1988 (Ephemeridae), описанные из среднегорной Армении, но найденные нами также на Черноморском побережье Кавказа, Малой Азии и в Талышских горах. Семейство Caenidae с преимущественно пелофильными личинками представлено двумя видами – *Caenis macrura* Stephens, 1835, повсеместно обитающем на заиленном песке и гальке, и *Caenis beskidensis* Sowa, 1973 в реках Армянского нагорья (известен также из Куры). Скопления мягкого грунта под берегом также могут населять длиннокоготные Baetidae: *Procloeon pennulatum* Eaton, 1870, *P. pulchrum* (Eaton 1885), а также *P. bifidum* (Bengtsson, 1912). В сообществах галечного грунта важную роль играют мелкие щелевые личинки Leptophlebiidae, преимущественно рода *Habroleptoides*, на территории региона представленного тремя близкими видами.

Несколько пелофильных поденок известны с территории региона по литературным данным, но отсутствуют в наших сборах. В основном это представители фауны крупных равнинных рек: *Ephoron virgo* (Olivier, 1791), известный из рек Фарс (Адыгея) и Риони (Касымов, 1972); *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) из Куры (Касымов, 1972); *Palingenia fuliginosa* (Georgi 1802) из рек Кура и Агричай (Касымов, 1965); *Ametropus* sp. также отмечен в Куре (Садовский, 1940).

Heteroptera (3). Реофильных водных клопов немного, с мягкими грунтами водотоков ассоциированы только гребляки Micronectinae, нередко образующие массовые скопления на заиленном песке и гальке, в том числе в горных реках. На территории региона обнаружено три вида: *Micronecta pusilla* (Horvath, 1895) и *M. griseola* Horvath, 1899, отмеченные в Западном Закавказье, и *M. mesmini* Poisson, 1939 в реках Армянского и Анатолийского нагорий.

Megaloptera (1). Личинки вислокрылок (Sialidae) развиваются в мягких грунтах водоемов и водотоков, обычно не достигая большого обилия и заметной роли в сообществах. На территории региона личинки *Sialis* spp. были обнаружены на илах ручьев и малых рек Западного Кавказа, откуда известно два эндемичных вида с неописанными личинками (*S. abchasica* Vshivkova, 1985 и *S. zhiltzovae* Vshivkova, 1985).

Trichoptera (8). Пелофильных личинок ручейников немного, наибольшую роль в сообществах играют роющие личинки семейств Odontoceridae и Sericostomatidae. Первое семейство в пределах региона известно из Турции, где представлено тремя видами: *Odontocerum albicorne* Scopoli, 1763, *O. hellenicum* Malicky, 1972 и *O. turcicum* Sipahiler, 2014 (Sipahiler, 2012, 2014). Второе семейство представляет в основном род *Schizopelex*, насчитывающий в Восточном Причерноморье пять видов: *Sch. cachetica* Martynov, 1913 на Кавказе и в Закавказье; *Sch. anatolica* Schmid, 1964, *Sch. yenicensis* Sipahiler et Pauls, 2012 и *Sch. sinopica* Sipahiler, 2012 на Черноморском побережье Турции и *Sch. persica* Schmid, 1964 в Восточном Закавказье (Талыш). Кроме того, на гальке и заиленном песке крупных рек Западного Закавказья встречается *Sericostoma grusiense* Martynov, 1913, а в родниках и ручьях – *Notidobia forsteri* Malicky in Malicky et Kumanski, 1974.

Помимо перечисленных видов, мягкие грунты водотоков могут населять также разные виды *Athripsodes* spp., *Silo* spp. (преимущественно на гальке) и некоторые Limnephilidae (например, *Stenophylax* spp. или *Chaetopterygella abchazica* Martynov,1916).

Diptera (83). Водные личинки двукрылых нередко доминируют в сообществах мягких грунтов, в горных реках иногда формируя их целиком. Наиболее значимы семь семейств: Chironomidae, Ceratopogonidae, Ptychopteridae, Limoniidae, Pediciidae, Tipulidae и Tabanidae. В ряде случаев в составе сообществ также можно обнаружить неидентифицируемых личинок Sciaridae, Dolichopodidae, Syrphidae, Muscidae (род *Lispe*), Rhagionidae (род *Chrysopilus*) и других семейств.

В ходе исследования выявлено 35 родов пелофильных Chironomidae, но лишь представители 16-ти из них достигают высокой численности и могут входить в состав доминантов. Из Diamesinae это *Pseudodiamesa* gr. *branickii* (холодные ручьи) и *Potthastia gaedii* (Meigen, 1838) (песчаные плесы рек). Prodiamesinae представлены ручьевыми *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) и *Odontomesa* sp., обнаруженными на песчаных отмелях нижнего течения реки Кинтриши (Аджария). Личинки Orthocladiinae обитают на песчаном и галечном грунтах, избегая илов. Это: *Paratrissocladius excerptus* (Walker, 1856) (в горах), *Orthocladius* spp. и *Parametriocnemus* spp. (повсеместно). Среди представителей подсемейства Chironomini также немало преимущественных псаммофилов. Это *Harnischia* sp., *Cryptochironomus* spp., *Paracladopelma* gr. *nais*. Заиленный песок ручьев населяют *Microtendipes* spp. и *Polypedilum* spp. На илах небольших рек и ручьев обнаружены *Chironomus* sp., *Paratendipes albimanus* (Meigen, 1818), *Tanytarsus* sp., *Micropsectra* sp., *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830). Единственными более-менее пелофильными Tanypodinae в водотоках региона оказались *Macropelopia* sp., населяющие заиленные субстраты малых рек и ручьев.

Мокрецы Ceratopogonidae представлены тремя родами. Повсеместно отмечены пелофильные *Palpomyia* spp. и *Bezzia* spp., в нижнем течении реки Хоста встречен псаммофильный вид *Macropeza albitarsis* Meigen, 1818.

Представители рода *Ptychoptera* (Ptychopteridae) населяют лимнокрены и бочаги на ручьях по всей территории региона.

Небольшое семейство Pediciidae представлено двумя родами. На илах родников и малых ручьев обитают кренальные *Pedicia occulta* (Meigen, 1830), на песке и гальке малых рек и ручьев регулярно встречаются личинки разных видов *Dicranota*.

Из семейства Limoniidae два рода – *Hexatoma* и *Eleophila,* с несколькими неразличимыми видами, повсеместно населяют песчано-илистые грунты рек и ручьев. Представители еще девяти родов встречаются спорадично, на урезе воды или в ручьях на илах. Это *Orimarga attenuata*

(Walker, 1848), *Molophilus* spp., *Paradelphomyia senilis* (Haliday, 1833), *Pseudolimnophila lucorum* (Meigen, 1818), *Hoplolabis vicina* (Tonnoir, 1920), *Neolimnomyia* spp., *Dicranomyia* spp., *Scleroprocta* spp. и *Gonomyia lucidula* Meijere, 1920. Личинки еще 14 родов встречены единично.

Личинки комаров-долгоножек Tipulidae чаще всего обитают на границе сред, в мокром илу, песке у уреза воды. В фауне Восточного Причерноморья эта группа представлена двумя родами. На территории Черноморского побережья Турции в родниковых водоемах отмечены личинки *Nephrotoma cornicina* (Linnaeus, 1758). Род *Tipula* представлен как минимум 10 видами, относящимися к пяти подродам. Наиболее реофильны холодноводные *Tipula* (*Emodotipula*) *obscuriventris* Strobl, 1900, населяющие бурные, часто высокогорные водотоки Армянского нагорья и Большого Кавказа. Скопления мягких грунтов в родниковых водоемах населяют виды из подрода *Acutipula*: *T. maxima* Poda, 1761, *T. luna* Westhoff, 1879, *T. bosnica* Strobl, 1898, *T. fulvipennis* De Geer, 1776 и другие. На мокром песке и гальке у уреза воды обитают личинки из подродов *Savchenkia* (наиболее обычна *T. obsoleta* Meigen, 1818), *Platytipula* (*T. luteipennis* Meigen, 1830) и *Yamatotipula* (*T. caesia* Schummel, 1833 и *T. pruinosa* Wiedemann, 1817).

Наиболее реофильные личинки семейства Tabanidae относится к роду *Tabanus*. Несколько видов рода населяют гальку и щели между камнями в горных водотоках всего региона. Представители родов *Hybomitra* и *Chrysops* населяют гальку и песок на более спокойных участках водотоков, в бочагах и на мелководьях, а также грунт на урезе воды.

Четко оценить число видов различных групп макробеспозвоночных, населяющих мягкие грунты водотоков Восточного Причерноморья, на данный момент невозможно в силу неполной таксономической изученности фауны. Однако очевидно, что по количеству видов резко преобладают двукрылые (в основном благодаря хирономидам).

8.2. Описание и классификация пелофильных сообществ

Формальный анализ дендрограммы сходства сообществ по интенсивности метаболизма позволяет выделить 19 группировок, часть из которых авторы считают статистическими артефактами (Рисунок 14). Пробы объединялись в группы в соответствии с доминирующими комплексами (далее названы по доминантам): 1 – Sericostomatidae (более 70%); 2 – *Limnodrilus* spp.; 3 – *Psammoryctides* spp. + Euglesidae; 4 – *Ephemera romantzovi*; 5 – *Eolymnium* (*Shadininaia*) sp.; 6 – *Euglesa* spp. + *Pseudodiamesa* gr. *branickii*; 7 – *Stylodrilus* spp. + *Euglesa* s. str.; 8 – *Embolocephalus velutinus* + *Euglesa* s.str.; 9 – *Rhyacodrilus* spp.; 10 – Sericostomatidae (15–40%) + разнообразные субдоминанты; 10 – *Micropsectra* sp.; 11 – *Spirosperma ferox*; 13 – *Polypedilum* spp. + комплекс пелофильных хирономид; 14 – *Euglesa subterranea*; 15 – *Notidobia forsteri*; 16 – Sericostomatidae + *Stenophylax* spp.; 17 – *Caenis macrura*; 18 – *Chrysops* sp. + Dolichopodidae; 19 – Sericostomatidae + различные варианты субдоминантов (в основном Limoniidae).

Итоговая классификация, подразумевающая объединение группировок, близких по качественному составу и развивающихся в сходных условиях, позволила выделить 10 типов пелофильных сообществ. При этом лишь четыре из них встречаются часто и составляют большую часть в сборах авторов, остальные описаны по трем-пяти пробам, главным образом из равнинных или, напротив, высокогорных участков. Основная часть выделенных сообществ четко привязана к определенному набору абиотических факторов, важнейшими из которых следует считать температурные условия (среднегодовую температуру), скорость течения и тип субстрата. Характеристика участков водотоков, а также доминирующие таксоны приведены в Таблице 7.

1. Эупелаль. *Limnodrilus – Tubifex – Polypedilum*. Сообщество на илах в омутах равнинных рек при слабом течении, с доминированием олигохет-тубифицид. На территории региона такие сообщества известны из низовьев рек Западного Закавказья (с преобладанием нескольких видов *Limnodrilus*, нередко образующих совместные скопления), водотоков Армянского и

Анатолийского нагорий (с доминированием *Iliodrilus* sp. и *Limnodrilus* spp., обитающих совместно) и из Талыша (р. Ленкорань) (с доминированием *Potamothrix* sp.). Характерны также хирономиды *Polypedilum* spp., ручейники сем. Sericostomatidae, личинки слепней, в некоторых случаях – беззубки *Colletopterum cyreum*. Сообщество известно для ряда равнинных регионов Палеарктики, где в нем, как правило, более разнообразны и обильны хирономиды, по роли в сообществе нередко превосходящие олигохет.

2. Эпипелаль. *Microtendipes – Psammoryctides – Polypedilum – Euglesa*. Сообщество ила и заиленного песка в малых реках и ручьях, обычно в предгорьях и низкогорьях. Доминируют личинки хирономид *Microtendipes* spp., *Polypedilum* spp. и *Prodiamesa olivacea*, горошинки рода *Euglesa* и специфичные трубочники *Psammoryctides* spp. Распространено почти повсеместно: в горах Крыма, на Западном Кавказе, в низкогорьях Талыша, на Черноморском побережье Турции. В лесных ручьях Западного Закавказья значительную роль в сообществе данного типа играют горошинки *Europisidium tenuilineatum*. Сообщество известно для различных регионов Палеарктики, где сменяют друг друга различные виды хирономид и горошинок.

3. Кренопелаль. *Euglesa* (*Casertiana*) – *Eleophila* / *Hexatoma – Pedicia occulta*. Сообщество родниковых ручьев, а также родников с ярко выраженными участками мягких грунтов. Характерно для горно-лесной зоны. Доминируют горошинки *Euglesa* s.str и *Casertiana* s.str., при участии личинок Limoniidae (*Eleophila* spp., *Hexatoma* spp., *Scleroprocta* spp.) и *Pedicia occulta*. Олигохеты представлены трубочником *Embolocephalus velutinus*. Сообщество описано ранее для центра Европейской России (Чертопруд, 2011), где комплекс доминантов представляют, кроме горошинок и лимониид, поденки *Cloeon luteolum*.

4. Псефопелаль. *Schizopelex* / *Sericostoma – Hexatoma* / *Dicranota – Paratrissocladius excerptus*. Сообщество галечно-гравийного грунта горных и предгорных рек. Доминируют роющие ручейники сем. Sericostomatidae: в

водотоках Западного Кавказа – *Schizopelex cachetica*, в крупных реках Закавказья – *Sericostoma grusiense*, в Турции и Восточном Закавказье – другие виды семейства (личинки не описаны). В качестве субдоминантов выступают хирономиды, чаще всего *Paratrissocladius excerptus*, а также болотницы *Hexatoma* spp. и *Dicranota* spp. В рассматриваемом регионе распространено широко; как отдельный тип описывается впервые, хотя наблюдалось в горно-лесной зоне Балкан.

5. Псаммоэпипелаль. *Ephemera romantzovi – Tabanus – Euglesa* (*Casertiana*). Сообщества, развивающиеся по периферии основного потока рек, преимущественно предгорных и низкогорных, на плесовых скоплениях песка. Доминирует эндемичная роющая поденка *Ephemera romantzovi*. В качестве субдоминантов выступают горошинки *Euglesa* (*Casertiana*) spp., личинки слепней *Tabanus* spp. и ручейники сем. Sericostomatidae (родов *Schizopelex* или *Sericostoma*). Характерны хирономиды *Tanytarsus* spp., *Paracladopelma* gr. *nais*, *Polypedilum* spp. и др. Сообщество распространено в низко- и среднегорьях по всей территории региона, кроме Крыма, в водотоках альпийской зоны сменяется сообществом криопсаммопелали. Описано авторами для нескольких регионов; в Европейской России и Западной Европе в нем доминирует *Ephemera danica*, в Южной Сибири – *E. orientalis*.

6. Криоэпипелаль. *Pseudodiamesa* gr. *nivosa – Stylodrilus heringianus – Euglesa* (*Casertiana*). Холодноводное сообщество илистых грунтов высокогорной зоны, описанное для ручьев Большого Кавказа. Комплекс доминантов: хирономиды *Pseudodiamesa* gr. *branickii*, специфические виды горошинок подрода *Casertiana* и олигохеты *Stylodrilus heringianus*. Близкое сообщество описано ранее (Чертопруд, Палатов, 2013) для горных тундр Кольского полуострова.

7. Криопсаммопелаль. *Rhyacodrilus* sp. – *Eleophila* sp. Сообщества мягких грунтов (преимущественно илов и мелкого песка), формирующиеся в условиях мощных высокогорных потоков со стабильно низкими (2–8°C)

температурами воды, иногда также в родниковых потоках лесной зоны. Описано из Западного Закавказья, в частности из альпийской зоны Месхетинского хребта (Аджария). Доминируют олигохеты *Rhyacodrilus* spp., во многих случаях составляя >90% суммарного метаболизма сообщества. Характерны также двукрылые: болотницы *Eleophila* sp., хирономиды *Paratrissocladius excerptus*, а также олигохеты *Stylodrilus* spp. Ранее аналогичное сообщество наблюдалось в быстрых ручьях тундровой зоны Южного Ямала, где *Rhyacodrilus* sp. также составляли >80% суммарной интенсивности метаболизма сообщества (Палатов, Чертопруд, 2012).

8. Троглопелаль. *Euglesa* cf. *cavatica* – *Embolocephalus velutinus* – *Rhyacodrilus* sp. Сообщество мягких грунтов подземных ручьев и рек. Доминируют пещерные горошинки рода *Euglesa*, из которых наиболее обычна *E. cavatica*. Совместно с ними обитают специфичные олигохеты: *Psammoryctides* sp., *Rhyacodrilus* sp., *Embolocephalus velutinus, Haplotaxis* sp. и *Stylodrilus* spp. Сообщество отличается почти полным отсутствием насекомых. Описано из водотоков пещер Цебельда, Верхняя и Нижняя Шакуранские (Абхазия) и пещер долины Цхал-Цители (Западная Грузия). Описание типа приводится впервые, для других регионов он неизвестен.

9. Аэропелаль. *Tipula* (*Savchenkia*) / *T.* (*Yamatotipula*) – *Chrysops* sp. – *Heterocerus* sp. Сообщество заиленных пляжей чуть выше уреза воды. В равнинных регионах обычно формируется специфическим набором жесткокрылых и диптер (Чертопруд, 2011), в изученном регионе встречается редко и обеднено таксонами. Доминируют крупные личинки двукрылых – *Tipula* (*Savchenkia*) spp., *T.* (*Yamatotipula*) spp. и *Chrysops* sp., а также жуки Heteroceridae.

10. Униопелаль. *Eolymnium* spp. – *Viviparus costae* – *Ophiogomphus cecilia*. Сообщество с доминированием крупных двустворчатых моллюсков (перловиц), достигающих в нем очень высокой плотности и биомассы. Описано из Колхидской низменности, развивается на илах, заиленной рипали равнинных рек и каналов. Доминируют перловицы *Eolymnium* spp.,

характерны гастроподы *Viviparus costae* и *Melanopsis buccinoidea*, поденки *Caenis macrura* и стрекозы *Ophiogomphus cecilia*. Сообщество известно также из равнинных рек Европейской России, где доминируют унионид *Unio* и *Anodonta*.

Наиболее заметная черта пелофильных сообществ в горах – их низкая встречаемость. Во многих водотоках они требуют специального поиска, занимаемые ими площади ничтожны по сравнению с литофильными сообществами ритрали. Это связано, в первую очередь, с малыми объемами и спорадичностью самих илисто-песчаных грунтов. Пелофильные сообщества в этих условиях обычно занимают маленькие островки у береговой линии и, видимо, недолговечны. Лишь в водотоках, протекающих по плоским нагорьям (на территории региона – Анатолийскому и Армянскому), наблюдаются значительные скопления мягких грунтов. Кроме того, стабильные участки илисто-песчаного грунта встречаются в родниках. Слабое развитие пелофильных сообществ сопровождается и их таксономической обедненностью, особенно за счет низкого (по сравнению с равнинными регионами) разнообразия хирономид. При этом явно возрастает роль олигохет и горошинок.

Иная ситуация наблюдается на равнинных участках региона, главным образом в низовьях рек, впадающих в море. Здесь реки некоторое время текут среди собственных отложений, нередко выше уровня окружающей равнины, имеют слабое течение и преобладание илистого дна. В них пелофильные сообщества доминируют по площади и богаты таксономически.

Выявленное разнообразие пелофильных сообществ (10 типов) весьма велико для горного региона (обычно в горах удавалось выделять не более трех типов сообществ пелали). Этот результат связан с большим объемом привлеченных данных, значительным ландшафтным разнообразием региона (включающем также и равнинные участки) и, в общем, подтверждает

гипотезу автора, что потенциально почти в каждом регионе может быть выявлен набор сообществ, близкий к максимальному, вопрос лишь в их встречаемости. В горах, разумеется, пелофильные сообщества встречаются реже, чем на равнинах, не занимают большой площади и нередко обеднены по таксономическому составу бентоса, но их типологическое разнообразие может быть довольно высоким. Большинство выделенных для Причерноморья типов сообществ имеет структурные аналоги (на уровне родов и семейств) в других регионах, в том числе равнинной Европейской России (Чертопруд, 2011). Высокогорные холодноводные сообщества имеют свои аналоги в субарктических регионах – на Кольском полуострове (Чертопруд, Палатов, 2013) и Ямале (Палатов, Чертопруд, 2012), т.е. имеют аркто-альпийское распространение, как и слагающие их таксоны. Наиболее своеобразны пещерные сообщества троглопелали, их аналоги следует искать в других пещерных районах (например, в Южной Европе).

Вероятно, разнообразие пелофильных сообществ водотоков Восточного Причерноморья не исчерпывается приведенным списком. Авторами пока не изучены сообщества таких рек как Кура и Аракс, возможно, несущие еще несколько вариантов, присущих крупным равнинным рекам (в частности, псаммопелали и аргиллопелали). Так, аргиллофильные сообщества с роющими поденками родов *Palingenia* и *Polymitarcys* упомянуты для Кавказа еще В.И. Жадиным.

Интересно, что и пелофильные сообщества встречаются в самых различных высотных поясах и демонстрируют соответствующую высотно-температурную изменчивость. С увеличением высоты над уровнем моря и соответствующем понижении максимальной температуры летнего прогрева воды происходит постепенная смена основных пелофильных таксонов. Из олигохет виды Tubificidae замещаются видами *Stylodrilus* и *Rhyacodrilus* (Lumbriculidae), из хирономид – роды *Polypedilum, Microtendipes* spp. и др. – холодноводными *Pseudodiamesa*. Сменяется и видовой состав горошинок: с высотой исчезают относительно тепловодные *Europisidium* и *Pseudeupera*,

замещаясь соответственно *Kuiperipisidium*, *Euglesa* (s. str.) spp., широко выходящими из родников и источников в реки, и холодноводными видами *E.* (*Casertiana*) spp. (например, массовые в лесной зоне *E.* (*C.*) *intermedia* (Gassies) в альпийской зоне сменяются на *E.* (*C.*) *casertana* (Poli). Таким образом, наблюдается тенденция к формированию параллельных (укомплектованных близкородственными видами) сообществ различных высотно-температурных поясов в пределах одного типа подобно параллельным сообществам различных регионов. Некоторые таксоны постепенно исчезают по мере увеличения высоты над уровнем моря (стрекозы Gomphidae, поденки *Ephemera* и *Caenis*, двустворки Unionidae и др.). Данная закономерность не распространяется на водотоки нагорных степей, обладающие слабым уклоном русла и значительно прогревающиеся в течение лета. Их сообщества аналогичны сообществам предгорий и равнин.

Большинство описанных авторами типов сообществ в пределах Восточного Причерноморья, по-видимому, также обладает географической изменчивостью, в ходе которой часть видов в различных субрегионах замещается близкородственными. Однако слабая изученность многих групп и невозможность определения части таксонов до уровня вида не позволяют описать эту изменчивость для сообществ в целом.

Таким образом, фауна макробеспозвоночных, ассоциированная с мягкими грунтами водотоков Восточного Причерноморья, составлена ≥150 видами и таксонами более высокого ранга. Слабая таксономическая разработанность большинства пелофильных групп позволяет ожидать значительное увеличение этого показателя в будущем. В водотоках Восточного Причерноморья наблюдается высокое (для горного региона) разнообразие пелофильных сообществ – 10 типов. При их формировании определяющее значение имеют гранулометрический состав грунта, скорость течения, максимальная летняя температура прогрева воды, а также ряд специфических факторов (например, существование в условиях пещер). Большинство описанных сообществ имеют структурные аналоги в

других регионах Палеарктики, обладая при этом весьма значительным региональным своеобразием. Каждое из сообществ подвержено определенной географической и высотно-температурной изменчивости, однако полноценно описать эти вариации на данный момент невозможно.

Глава X. Зоогеографические тенденции, наблюдаемые у реофильной фауны региона

Богатство пресноводной фауны Восточного Причерноморья и резкая неравномерность ее таксономической и фаунистической изученности на данный момент исключают возможность построения четкой, математически достоверной биогеографической схемы региона. Поскольку огромное количество недавно описанных видов (преимущественно с территории Малой Азии) известны только из типовых местонахождений, и реальные их ареалы малопредсказуемы (часто в силу реликтовости происхождения), применеие формальных методов даст большое количество небольших по площади выделов, которые вряд ли будут отражать действительность. Например, использование данных о распространении видов в качестве основного критерия биогеографических разграничений, без специального осмысления и определенных фильтров, уже на Западном Закавказье дает не менее 6-7 отдельных зоогеографических провинций, отличающихся многовидовыми (!) комплексами реликтовых эндемичных форм, таких как амфиподы Niphargidae и Typhlogammaridae, а также изоподы Asellidae и моллюски Belgrandiellinae, демонстрирующие узколокальный эндемизм даже на уровне родов (Vinarski, Palatov, Gloer, 2014). Подобное усложнение схемы затрудняет понимание генезиса и расселительного потенциала сложившейся в Восточном Причерноморье пресноводной фауны, но не демонстрирует ничего, кроме подтверждения известного факта о высоком фаунистическом богатстве южных субтропических гор. Поэтому на данном этапе изучения региона мы отказались от использования формальных статистических методов, ограничившись лишь констатацией эмпирических наблюдений о распространении важнейших надвидовых таксонов, а также предложениями предварительного (не подтвержденного статистически) районирования на основе этих данных.

9.1. Краткая история природных ландшафтов Восточного Причерноморья

Понимание причин, по которым современные ареалы видов и более высоких таксонов сформировались в наблюдаемом объеме, невозможно без изучения истории формирования и развития основных рельефных форм региона, а также климатических изменений, сопровождавших этот процесс. На данный момент работы палеогеографов и палеоклиматологов позволяют восстановить историю становления практически любого района Земли в деталях, не стало исключением и Восточное Причерноморье, активно изучаемое представителями советской (Архангельский, 1932; Герасимов, Величко, 1982; Лазуков, 1989) и австрийской (Rögl, 1998) научных школ.

Территория, ныне относимая к Восточному Причерноморью, всегда обладала сложным рельефом. Так, наиболее древние элементы кавказского региона были заложены еще в палеозое. В триасе началось его активное геосинклинальное развитие, однако основные геоморфологические черты были окончательно сформированы в конце миоцена – начале плейстоцена, т.е. около 10 млн. лет назад (Лазуков, 1989). Для понимания генезиса сложившейся к данному моменту фауны важно рассмотреть историю ландшафтных и климатических изменений региона в Кайнозое, когда уже появились все современные реофильные таксоны (одними из последних в мелу произошли мошки, как паразиты млекопитающих) и пресноводные сообщества приняли более или менее привычный нам облик.

Формирование геологии и ландшафтов Восточного Причерноморья теснейшим образом связано с судьбой древнего океана Тетис, изначально разделявшего Гондвану и Лавразию. Основной тренд его развития в Кайнозое заключался в постепенном сужении, вследствии движения Африки и Индостана на север, к Евразии. В эоцене Тетис все еще достаточно широко соединял Индийский океан с Атлантикой, а также, через Западную Сибирь, с Северным океаном. В ту пору суша на территории нынешнего Восточного Причерноморья обнаруживается лишь на отдельных островах,

соответствующих Большому Кавказу, Восточным и Западным Понтийским горам и Эльбурсу (Рисунок 15). Судя по всему, эти острова были покрыты широколиственным мезофильным лесом, который в общем сохранялся до начала Плиоцена.

В олигоцене начинается поднятие равнин Западной Сибири: пролив в Арктику закрывается. Под напором Африканской плиты поднимаются также различные районы нынешнего Средиземноморья, по линии Альпы – Карпаты – Тавр – Кавказ происходит отделение северо-восточной части Тетиса, что приводит к появлению более или менее изолированного водоема – Паратетиса. Это море известно заметными колебаниями солености в течение исторического времени, например, в нижнем миоцене оно стало почти пресным, что породило расцвет пресноводных групп, таких, например, как моллюски Planorbidae, Lymnaeidae и Melanopsidae (Невесская и др., 2009). Появлялись здесь и специфические эндемичные группы, особенно многочисленные среди высших ракообразных (например, семейство Pontogammaridae). Вместе с тем, Паратетис неоднократно вновь соединялся то с Индийским океаном, то с будущим Средиземным морем (Рисунок 15), что угнетало специфическую солоноватоводную фауну и приводило к вселению и господству морских элементов. На протяжении всего времени своего существования Паратетис имел два неизменных острова, соответствующих нынешнем горам Большого Кавказа и Крыма. Долгое время, вплоть до плиоцена, они не соединялись с материком и, видимо, имели весьма своеобразную, изолированную фауну. При образовании океанических проливов в архипелаг превращалось и Закавказье. К концу олигоцена в виде острова обособляется постепенно поднимающийся хребет Малого Кавказа. Малая Азия, имеющая на тот момент более сглаженный рельеф с разобщенным положением Западных и Восточных Понтийских гор, соединяется то с Иранским нагорьем, то с Балканским полуостровом, отделяясь от Азии (Рисунок 15). По всей видимости, значительное количество европейских и балканских групп в фауне современной Турции

можно объяснить не только их хорошей расселительной способностью, но и длительным существованием Малой Азии в качестве полуострова Европы в миоцене. По некоторым данным, в конце олигоцена и начале миоцена Крым также кратковременно соединялся с этой Балкано-Малоазиатской сушей через Добруджанское плато (Архангельский, 1932), обретая вид удлиненного полуострова, однако эта точка зрения оспаривается другими авторами (Rögl, 1998). Общепринятым остается представление об оформлении в верхнем меотисе сухопутного моста между Крымом и Закавказьем, просуществовавшего некоторое время (тут датировки разнятся у разных авторов) в виде низменной равнины (Цееб, 1947). С этим временем связано максимальное сокращение площади моря и его опреснение.

К началу плиоцена суша региона обрела более или менее современные очертания: поднятие Сурамского хребта в начале периода обеспечило окончательное сухопутное соединение Малого и Большого Кавказа. Лишь береговые линии все еще соединявшихся Каспийского и Черного морей постоянно изменялись в результате обоюдных трансгрессий, горные районы постепенно поднимались, равнины же все больше опускались. В среднем плиоцене из моря впервые поднялся степной (северный) Крым, установив связь полуострова с Южной Европой. Первые ледники на Большом Кавказе образовались в верхнем плиоцене, видимо, они покрывали хребет начиная с высоты 2000 м.

Нижний плейстоцен характеризуется несколько более высоким, по сравнению с современным, уровнем Черного моря, покрывающего Колхидскую низменность и соединяющегося с Каспием через Манычский пролив (Рисунок 16). Этот солоноватый водоем со своеобразной фауной имел односторонний сток в Средиземное море. В дальнейшем в течение плейстоцена уровень Каспийско-Черноморского бассейна постоянно менялся и находился в прямой зависимости от размеров ледниковых шапок хребта. Периодически происходили полноценные соединения водоема с Атлантикой, или напротив – обособление нескольких водоемов. При этом в

межледниковые эпохи на суше вновь устанавливался достаточно мягкий, субтропический климат, значительно теплее нынешнего (Герасимов, 1982). Низко лежащие ледники питали водами сухие ныне равнины Восточного Закавказья и даже в Гобустане произрастал разреженный ксерофильный сосновый лес (Верещагин, 1945). Остальные регионы были покрыты вполне мезофильным широколиственным лесом.

Связь Каспия с Черным морем окончательно прервалась во время последнего (безенгийского) оледенения, когда ледники Большого Кавказа спускались до уровня 1100, а в некоторых случаях – до 650 м. Оледеневали и некоторые районы Армянского нагорья, например, следы обширных ледников имеются на хребтах Гегамского нагорья и на горе Арагац. Этот период считается наиболее холодным в истории региона. На склонах Крымских и Кавказских гор, судя по всему, в те времена царил суровый перигляциальный климат, вызвавший окончательное вымирание ряда форм теплолюбивой мезофильной фауны и флоры (Лазуков, 1989). Понижение температуры сыграло положительную роль лишь в обогащении пресноводной фауны пещер, которые стали убежищем для ряда стенотермных видов (Бирштейн, Левушкин, 1967).

В Голоцене сохраняются основные тренды, заданные в течение предыдущего времени: хребет Большого Кавказа, а также Малый Кавказ и Армянское нагорье постепенно поднимаются, равнины Восточного Закавказья опускаются. Характерна общая аридизация климата на востоке Кавказа и Закавказья: превращение Восточного Закавказья в полупустыню, а Армянского нагорья – в степь. На протяжении Голоцена постоянно наблюдаются небольшие поднятия Каспия, их проявления можно отследить и по письменным историческим документам.

9.2. Общие положения пресноводной зоогеографии

Различные группы беспозвоночных, составляющие пресноводную макрофауну, значительно отличаются по своим биогеографическим характеристикам. В большинстве случаев наблюдаемые ареалы объясняются комплексом физиологических, исторических и экологических причин (хотя существуют и более экзотичные варианты). Достаточно очевидно, что формы, способные к активному полету, расселяются значительно лучше слаболетающих и нелетающих форм. Поэтому среди представителей пресноводной макрофауны наиболее широкими ареалами обладают стрекозы, активно летающие жуки (Dytiscidae, Hydrophilidae и некоторые другие), водные клопы и часть ручейников, т.е. преимущественно лимнофильные группы. Несколько хуже расселяются поденки и веснянки, а также некоторые группы ручейников, не склонные или не способные к длительным перелетам (а некоторые из веснянок во взрослом состоянии и вовсе бескрылы). Высшие ракообразные, моллюски, планарии и другие полностью водные организмы расселяются относительно медленно, их ареалы наиболее точно отражают особенности исторического развития региона (Чертопруд, 2011). Считается, что легочные моллюски, способные к перемещению по суше и выдерживанию длительного высыхания, расселяются активнее жаберных (Старобогатов, 1970). Многие очень мелкие и микроскопические животные (низшие ракообразные, нематоды, коловратки, простейшие и т.п.), за счет устойчивых к высыханию покоящихся стадий также способны к широкому расселению, но эти группы мы не рассматриаем.

Среди второй группы причин наиболее важно время происхождения таксона и проникновения его в пресные воды. Группы, развивающиеся в пресных водах на протяжении длительного исторического времени, называются древнепресноводными. В процессе продолжительного

эволюционного развития в пресной воде они широко освоили пространства большинства материков, еще когда те составляли единые массивы суши (хотя во многих регионах могут встречаться спорадично). Основными барьерами в расселении для них оказываются океаны, а крупные биогеографические выделы в основном соответствуют континентам, как и у наземных животных. В северном полушарии подобным типом распространения обладает часть пресноводных планарий Tricladida, первичноводные пресноводные пиявки, двустворчатые моллюски Unionidae, Pisidioidea, гастроподы Bythiniidae, Valvatidae, Viviparidae и другие; ракообразные Asellidae, Crangonictidae (и близкие к ним тропические семейства), Gammaridae, Astacidae; многие группы амфибиотических насекомых.

Другие, также многочисленные таксоны появились в пресной воде по геологическим меркам относительно недавно, проникнув сюда из иной среды. В случае если исходно группа была наземной, она продолжает расселяться сообразно общим для наземных и пресноводных животных принципам, с трудом преодолевая участки моря, и тем более полноценные моря и океаны. Иная ситуация складывается, если исходная группа первоначально обитала в морях. В таком случае ареалы ее современных представителей долгое время никак не согласуются с основными принципами пресноводной зоогеографии, больше отражая береговую линию или общую протяженность исходных (чаще всего, древних) соленых водоемов (Бирштейн, 1985). Особенно ярко этот эффект прослеживается на группах, в силу экологических или физиологических причин не способных к активному расселению, например, на пещерных ракообразных семейств Niphargidae, Typhlogammaridae, родов *Troglocaris*, *Microcharon* и других, обладающих широкими дизъюнктивными ареалами в Средиземноморье. Эти ареалы являются реликтами береговых линий Тетиса, Сарматского моря или более поздних южноевропейских морей Кайнозоя (Бирштейн, Лёвушкин, 1967). Похожая ситуация складывается и с таксонами, сформировавшимися в

условиях солоноватоводного Паратетиса, такими как амфиподы Pontogammaridae, но они расселяются более активно и уже в исторические времена вышли за пределы бассейнов Каспия и Черного моря.

Способность таксонов к расселению очевидным образом связана с их экологией и экологическими преференциями. Так, реофильные виды распространяются вдоль гор или иных форм рельефа, обеспечивающих значительный уклон речных русел и, соответственно, высокие скорости течения и преимущественно твердый субстрат на дне. Для них значительными барьерами в распространении оказываются даже не слишком широкие равнины и низменности, со свойственными для них спокойными заболоченными водотоками, поросшими водной растительностью и устланными мягким дном. Ареалы таких групп часто узки и локальны, привязаны к конкретному горному массиву или отдельному хребту внутри массива. Такой тип распространения в общем свойственен разнообразным литореофильным или родниковым (кренальным) формам, в меньшей степени – пелофильным и рипальным.

Прямо противоположная ситуация наблюдается при рассмотрении ареалов лимнофильных групп. Они легко расселяются по равнинам, богатым стоячими и слаботекучими водоемами, а существенным препятствием для них могут стать горные хребты или засушливые безводные ландшафты. Ареалы лимнофильных видов могут охватывать огромные площади равнин, достигая тысяч километров. Нередко они совпадают с целыми климатическими зонами в пределах континента (Чертопруд, 2011).

Большинство видов реофильных беспозвоночных достаточно стенотермны, поэтому их распространение может быть жестко привязано к определенным климатическим зонам, характеризующимся определенной максимальной (летней) и минимальной (зимней) температурой воды. В горах, отличающихся высоким разнообразием таких зон, каждая из них может иметь своеобразную фауну, порождая высокое видовое разнообразие на относительно небольшой площади. Нужно заметить, что быстрые горные

водотоки даже на небольшой абсолютной высоте заметно холоднее равнинных. На равнинах климатические и температурные пояса достигают нескольких сотен километров в ширину, и смена фауны с севера на юг здесь происходит не столь быстро.

В целом очевидно, что зоогеография региона представляет собой сложную мозаику, сочетающую множество разнонаправленных и наложенных друг на друга факторов. Тем не менее, некоторые общие тенденции вполне выделяемы.

9.3. Распространение отдельных таксонов в пределах региона

Как уже отмечено выше, разные группы пресноводных беспозвоночных расселяются по-разному, имеют разную чувствительность к климату, разный возраст и разную скорость эволюции; поэтому и биогеографии их различны (Мартынов, 1924; Чертопруд, 2011). Кратко рассмотрим основные зоогеографические тенденции, связанные с каждым из макротаксонов, составляющих фауну реофильного макробентоса Восточного Причерноморья.

Планарии. Фауна пресноводных планарий региона в целом имеет южноевропейский, средиземноморский облик, демонстрируя значительный эндемизм на видовом уровне. Наиболее массовые реофильные планарии Восточного Причерноморья – *Dugesia* gr. *gonocephala*, как и ряд других средиземноморских видов, проникла на территорию региона с Балкан через Малую Азию. По всей видимости, на Кавказ эта группа попала в начале плиоцена, когда образовался сухопутный мост в виде Сурамского хребта между Главным хребтом и Малым Кавказом (Шумеев, 2008). Dendrocoelidae Восточного Причерноморья также обнаруживают заметное сходство с южноевропейскими, особенно балканскими формами (Порфирьева, Дыганова, 1987). По-видимому, общими для этих двух современных фаун были предковые формы, отличавшиеся эвригалинностью и обитавшие на

мелководьях древних миоценовых морей южной Европы (Шумеев, 2008). В целом эта группа проникла в пресные водоемы сравнительно недавно. Единственным явно азиатским (по происхождению) элементом в фауне реофильных планарий Восточного Причерноморья является эндемичная *Phagocata armeniaca*, населяющая Армянское и Анатолийское нагорья (Порфирьева, Дыганова, 1987).

На видовом уровне фауна региона обнаруживает существенный эндемизм. Как минимум 53% видов – эндемики, часто узколокальные, обитающие в пещерах или на отдельных родниковых или высокогорных массивах (Шумеев, 2008), например, в холодных ручьях склонов Арагаца (Порфирьева, Дыганова, 1987).

Олигохеты. Фауна олигохет Восточного Причерноморья никогда не изучалась внимательно и подробно. Известны сводки об обнаружении широкораспространенных европейских форм в спокойных водотоках равнин Закавказья (Касымов, 1972), однако с точки зрения зоогеографии это вполне предсказуемая и тривиальная информация. Отдельный центр формообразования олигохет Tubificidae представляет собой Каспийское море, для которого известны несколько эндемиков. Часть из них проникает в низовья рек Восточного Закавказья (например, обнаруженный нами в нижней части Ленкораньчая *Potamothrix* sp.) вместе с другими представителями каспийской фауны, нередко определяемой в отдельную зоогеографическую область (Старобогатов, 1970).

По всей видимости, по аналогии с горными массивами южной Европы, горы Восточного Причерноморья в действительности обладают крайне богатой и своеобразной фауной ручьевых олигохет семейств Tubificidae (преимущественно Rhyacodrillinae) и Lumbriculidae (Timm, 2009). Некоторые локальные эндемики этой фауны уже описаны, например, *Rhyacodrillus tauricus* Dembitsky, 1975, обитающий в холодных водотоках Крымских гор. Явно своеобразные *Psammoryctides* sp. населяют пещерные ручьи Западной Грузии, скорее всего, немалый эндемизм будет наблюдаться

среди реофильных холодноводных *Rhyacodrilus* и *Stylodrilus* во всех горных областях региона (Т. Тимм, личное сообщение).

Все обнаруженные на территории Восточного Причерноморья рода олигохет распространены достаточно широко, достоверное же определение видов в нашей ситуации невозможно в силу недостатка лабораторного оснащения. Поэтому предположить генетические связи фауны олигохет Восточного Причерноморья с каким-либо другим регионом на данный момент мы не в состоянии.

Пиявки. Для пресноводных пиявок Палеарктики в общем не свойственен локальный эндемизм на уровне родов. В целом фауна региона составлена широкораспространенными транспалеарктическими группами, лишь род *Trocheta* имеет относительно небольшой, явно средиземноморский ареал. На видовом уровне в Восточном Причерноморье существует несколько эндемиков: *Dina stschegolewi* (Lukin et Epshtein, 1960), обитающая в Крыму, на Кавказе и в северном Иране и в реальности, видимо, представляющая собой группу близких, локально эндемичных видов (Khomenko et al., 2017); *Dina absoloni ratschaensis* (Kobakhidze, 1958), пещерный эндемик Западного Закавказья, вероятно, все-таки самостоятельный вид (Лукин, 1976) и *Hirudo orientalis* Utevsky et Trontelj, 2005, описанная из Азербайджана и найденная нами в водотоках Араратской долины в Армении. По мнению С.Ю. Утевского (личное сообщение) *Trocheta* sp., характерные для ручьев низкогорий Западного Закавказья от Новороссийска до Батуми и *Erpobdella* cf. *vilnensis* (Liskiewicz, 1925) из холодных ручьев Армянского нагорья также являются самостоятельными, эндемичными для региона видами, нуждающимися в описании. Таким образом, эндемизм фауны пиявок региона на видовом уровне составляет около 30%.

Двустворчатые моллюски. В реофильных сообществах Восточного Причерноморья представлены двумя крупными группами: наядами Unionidae и шаровками и горошинками Pisidioidea. Известная для южного

Азербайджана (Касымов, 1972) и найденная нами в водотоках грузинской Кахетии *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) из тропического в целом семейства Corbiculidae является скорее лимнофилом, тем не менее, ее присутствие также показательно.

Фауна Unionidae Восточного Причерноморья носит ярко выраженный средиземноморский характер, существенным образом отличаясь от фауны европейских равнин. Типично переднеазиатских таксонов (например, представителей рода *Lamellidens*) здесь, напротив, не наблюдается. Из характерных групп можно отметить перловиц рода *Potomida*, распространенного на Армянском и Анатолийском нагорьях, в Передней Азии, Северной Африке, Греции, Пиренейском полуострове. В равнинных областях Западного Закавказья и Араратской долине распространены также представители субэндемичного рода *Eolymnium*, также известного из миоцена и олигоцена Германии (Старобогатов, 1970), по многим признакам близкие к средиземноморскому *Crassiana gontieri* Bourguignat, 1856 (Graf, 2007), известному из Греции и Балкан. Доминирующая на данный момент на постсоветском пространстве система моллюсков Я.И. Старобогатова, предполагающая выявление видов компараторным методом, обнаруживает в регионе значительное количество узколокальных эндемиков, относящихся к этим родам. Общепризнан лишь субэндемизм специфического вида беззубок *Colletopterum cyreum* (Drouët, 1881), распространенного в Закавказье и Передней Азии, где он представлен отдельным подвидом.

Похожие тенденции наблюдаются и в распространении Pisidioidea. Эуглезы (Euglesidae) в целом демонстрируют уменьшение разнообразия к югу и в Восточном Причерноморье образуют несколько обедненную общеевропейскую фауну, как это происходит и в Передней Азии и Средиземноморье. Возможно, этот эффект скорее связан с преобладанием горного рельефа и, соответственно, водотоков с каменистым дном, непригодным для мелких Pisidioidea, чем с климатическими особенностями региона. Наиболее существенной особенностью этой фауны является

наличие комплекса эндемичных пещерных видов Западного Закавказья, близких к *Euglesa* (*Euglesa*) *personata* (Malm, 1855).

Собственно горошинки (Pisidiidae) демонстрируют более специфичную фауну. Так, в Восточном Причерноморье не обнаруживается широко распространенных в средней Европе родов *Pisidium* и *Neopisidium*, зато на Западном Кавказе отмечены горные южноевропейские *Europisidium*, также наиболее обычные в Средиземноморье и не идущие на восток дальше Кавказа, а в нагорных районах Закавказья и Малой Азии – два вида рода *Kuiperipisidium*, с центром разнообразия в Передней Азии, проникающие также по средиземноморским горам до Балкан и юга Испании (Корнюшин, 1996). Таким образом, эта группа совмещает специфические средиземноморские элементы на западе региона и переднеазиатские – в нагорных районах Закавказья. Лишь в Крыму, по-видимому, полностью отсутствуют представители этой группы.

Легочные гастроподы. Это преимущественно лимнофильная группа, участвующая в формировании немногих типов реофильных сообществ, чаще всего фитальных (связанных с макрофитами) и кренальных (связанных с родниками). Лишь представители сем. Ancylidae являются настоящими литореофилами и встречаются в горных потоках по всему региону, кроме Крыма. По современным представлениям здесь обитают несколько близких видов, отличающихся исключительно конхологическими особенностями. Однако детальное сравнение и анатомирование особей из разных, часто весьма удаленных локаций привело к мысли о том, что на данной территории обитает единственный *Ancylus jani* sensu Starobogatov (Нехаев, личное сообщение), не тождественный южноевропейскому *Ancylus jani* (Bourguigant, 1862). В любом случае, эта группа в пределах региона нуждается в более тщательной ревизии, что затрудняет составление ее зоогеографической характеристики.

Распространение прудовиков (Lymnaeidae) и катушек (Planorbidae) региона в целом соответствует ранее изложенным принципам расселения

лимнофильных форм. На равнинах здесь преобладают широкораспространенные и южноевропейские виды, общие со степной зоной Восточной Европы, такие как *Gyraulus* (*Torquis*) *laevis* (Alder, 1838), *Stagnicola berlani* (Bourguignat, 1870) и др. Лишь в водотоках плоских нагорий фауна этой группы обретает некоторую специфику, обогащаясь переднеазиатскими *Lymnaea araratensis* Kruglov et Starobogatov, 1985, средиземноморскими и южноевропейскими *Galba schirazensis* Küster, 1862, *Radix bakowskiana* (Clessin, 1879) и др. Из региона известен пока только один локальный эндемик – кренальная катушка *Gyraulus elenae* Vinarski, Glöer, Palatov, 2013, впервые обнаруженная нами в родниках северных склонов Восточно-Понтийских гор.

Первичноводные «жаберные» гастроподы. Этот в целом ненаучный термин объединяет несколько неродственных таксонов, как древнепресноводных, так и вселившихся в пресные воды (из моря) относительно недавно. Слабая фаунистическая изученность некоторых реофильных семейств также препятствует составлению их биогеографической характеристики. В первую очередь это относится к роду *Theodoxus* (Neritidae), представители которого спорадически встречаются по всему региону, но многие находки не идентифицируются до вида. Достоверно известно лишь существование ряда популяций *Theodoxus subthermalis* (Bourguignat in Issel, 1865) в Западном Закавказье. Обитание каспийского *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924 (указан Н.Н. Акрамовским, 1976) в водоемах Араратской долины сомнительно, но возможно, если предположить наличие на этой территории реликтового участка ареала, соответствующего миоценовому заливу Сарматского моря. Истинная видовая принадлежность *Theodoxus*, указанных из водотоков крайнего севера и юга Азербайджана, остается под вопросом.

Не менее запутанная ситуация и с другим важным реофильным таксоном ценогастропод Восточного Причерноморья – родом *Melanopsis* (Melanopsidae). Установлено, что эта группа имеет европейское

происхождение, и в доледниковое время была распространена в Европе значительно шире, продвинувшись в Переднюю Азию в миоцене (Иззатулаев, Старобогатов, 1984). В Восточном Причерноморье (спорадично в теплых предгорьях, кроме Северного Кавказа и Крыма) отмечено несколько видов эндемичного подрода *Mingreliciana*, однако валидность некоторых из них (как и самого подрода) с точки зрения ряда авторов сомнительна (Kantor et al, 2010).

Весьма пеструю картину расселения демонстрируют мелкие пресноводные Hydrobiidae. Наибольшее их разнообразие наблюдается в пещерных и родниковых водоемах Западного Закавказья, откуда известно несколько эндемичных родов, таких как *Pontohoratia* и *Motsametia*. Исходя из новых, на данный момент неопубликованных данных, основанных на анатомическом строении, можно утверждать, что часть «*Paladilhiopsis* spp.» и «*Geyeria* spp.», ранее указанные для этого региона, в действительности принадлежат к иным, эндемичным родам, не связанным близким родством с конхологически сходными европейскими формами. Для этой группы на Западном Кавказе действительно существует крупный очаг эндемизма. Наиболее широкораспространенным таксоном Hydrobiidae в пресных водах Средиземноморья, видимо, является род *Belgrandiella*, представленный также минимум 3-мя эндемиками на Западном Кавказе, 1-м – в Крыму и на Черноморском побережье Малой Азии.

Отдельно стоит отметить наличие в фауне региона амниколиды *Bythinella adsharica* Lindholm, 1913 (Amnicolidae), обитающей только в низкогорьях Месхетского и Лазистанского хребтов (Грузия). По-видимому, этот ареал имеет реликтовый характер, отражающий некогда более широкое распространение битинелл, ныне населяющих преимущественно горные районы европейского Средиземноморья.

Нагорные области Закавказья также обладают специфической малакофауной. Особенно здесь выделяется Араратская долина и река Аракс, в фауне которых обнаруживаются эндемичные *Shadinia* – возможные

реликты миоценового Ширакского озера или Сарматского бассейна, а также своеобразные битинии «*Gabbiella*».

Таким образом, в целом фауна моллюсков Восточного Причерноморья тяготеет к европейскому Средиземноморью, хотя имеет и свои центры видообразования. Переднеазиатских элементов в ней относительно немного.

Высшие ракообразные: Равноногие (Isopoda). Равноногие в реофильной фауне Восточного Причерноморья представлены древнепресноводным семейством Asellidae с двумя родами – стигобионтным *Proasellus* и достаточно эврибионтным *Asellus*, населяющим преимущественно поверхностные воды. Первый род в общем имеет средиземноморский ареал, встречаясь в горных областях южной Европы и образует в Западном Закавказье несколько узколокальных эндемиков. Второй распространен по всей Палеарктике, а в регионе также представлен несколькими эндемичными видами, некоторые из которых стигобионтны и встречаются только в Западном Закавказье. Важную роль в сообществах кренали играют также амфибиотические мокрицы семейства Ligiidae с центром разнообразия также в европейском Средиземноморье. На территории региона эта группа представлена, помимо прочего, четырьмя эндемичными родами: *Stygoligidium*, *Caucasoligidium* (Западное Закавказье), *Typhloligidium* и *Tauroligidium* (Крым), обитающими вблизи пещерных водотоков (Боруцкий, 1950).

Высшие ракообразные: Бокоплавы (Amphipoda). Различные группы пресноводных реофильных бокоплавов Восточного Причерноморья имеют, как уже отмечалось выше, различное происхождение. Древнепресноводные Crangonictidae и Gammaridae широко распространены в регионе, повсеместно образуя эндемичные формы, в том числе и на уровне родов (эндемичный род *Lyurella* известен из Западного Закавказья, Талыша и Эльбурса в пределах Ирана; *Anopogammarus* – эндемик Западного Закавказья и т.д.). Около десяти эндемичных видов наблюдается на Западном Кавказе,

однако известны эндемики и Армянского нагорья и Восточного Закавказья. Часть широко распространенных в регионе видов имеет средиземноморское или балканское происхождение, но в целом фауны Средиземноморья и Передней Азии здесь достаточно близки, и существенных зоогеографических разграничений (на уровне групп видов) между ними нет, несмотря на повсеместное обилие эндемиков.

Ареалы бокоплавов Pontogammaridae связаны с исторической береговой линией солоноватоводного Паратетиса и отражают его былые границы. Это эндемики специфического понто-каспийского комплекса, акватория обитания которого нередко выделяется в ранг зоогеографической области (Старобогатов, 1970). Ареалы Niphargidae и Typhlogammaridae также связаны с исторической границей миоценовых морей европейского Средиземноморья, фауны Восточного Причерноморья и Средиземноморья здесь также образуют значительное сходство (Бирштейн, Левушкин, 1962).

Высшие ракообразные: Десятиногие (Decapoda). Различные группы реофильных десятиногих раков Восточного Причерноморья также имеют разный генезис. Среди Astacidae наблюдается один эндемичный вид (помимо широко расселившегося и во многих местах искусственно ассимилированного *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Это *Pontastacus pylzovi* (Skorikov, 1911), известный для Армянского нагорья и связанный своим происхождением с долиной Аракса и морскими заливами Сарматского бассейна, существовавшими на ее территории (Бирштейн, Виноградов, 1934).

Пресноводные крабы проникли на территорию Восточного Причерноморья из Передней и Центральной Азии (Старобогатов, Василенко, 1979). Их фауна богата и разнообразна в нагорной зоне Иранского, Армянского и Анатолийского нагорий, где существует множество локальных видов подрода *Orientopotamon* (по нашим данным, на территории Армении – 3 вида). Низинные, приморские участки населяет лишь один вид – *Potamon*

(*Pontipotamon*) *ibericum* (Bieberstein, 1809), расселившийся на запад, в Средиземноморье, по линии морских побережий.

Ареал пещерных креветок *Troglocaris* (Atyidae), охватывающий Западное Закавказье и Балканский полуостров, своей дизъюнкцией также обязан относительно недавнему морскому происхождению этой группы от специфических видов, населявших мелководные миоценовые моря Средиземноморья (Бирштейн, 1985).

Таким образом, из декапод явно азиатское происхождение имеют только крабы *Potamon*. *Pontastacus pylzovi* (Skorikov, 1911) произошел, вероятно, от каспийских популяций раков, креветки *Troglocaris* обладают в целом средиземноморским ареалом.

Насекомые: Стрекозы (Odonata). Распространение стрекоз тесно связано с природной ландшафтно-климатической зональностью. В субтропиках Палеарктики от Западного Средиземноморья до среднеазиатских хребтов Таджикистана и Киргизии существует во многом сходный фаунистический комплекс, отдельные элементы которого специфичны на уровне видов (Бартенев, 1939). Среди одонатофауны Восточного Причерноморья групп с реофильными личинками не слишком много. Стрекозы региона в общем не обнаруживают эндемизма на уровне родов, единственный субэндемик – *Caliaeschna* с единственным видом – *C. microstigma* (Schneider, 1845), распространен еще и на Балканах.

В составе явно средиземноморских элементов этой фауны можно обнаружить своеобразных дедок Gomphidae, таких, как, например, *Gomphus schneiderii* Selys, 1850 и нескольких характерных *Ophiogomphus*. Отчетливо азиатское происхождение имеет лишь *Epallage fatime* (Charpentier, 1840) (Epallagidae), в пределах региона обитающая как в предгорных, так и в нагорных областях Закавказья и Турции и распространяющаяся на запад до Балкан. По-видимому, характерные для субтропиков Cordulegastridae также произошли от азиатских групп, центр их разнообразия смещен к востоку и находится скорее в Передней Азии. Ныне на территории Восточного

Причерноморья обнаруживаются как минимум пять видов их, три из которых распространены в Средиземноморье достаточно широко, а два – эндемики. Ранее Бартенев (1930) описал значительно большее число кавказских эндемиков рода *Cordulegaster*, впоследствии они были сведены в синонимы без изучения типов и в действительности могут оказаться реальными таксонами (А. Медведев, личное сообщение). Значительный эндемизм на видовом или подвидовом уровне свойственен также роду *Calopteryx* и в меньшей степени – *Platycnemis*. Таким образом, в субтропиках Палеарктики у стрекоз, видимо, весьма интенсивно идет процесс видообразования, существует множество таксонов с неясным статусом (вид/подвид), что особенно характерно для реофильных групп, таких как *Cordulegaster* или *Calopteryx*. Подобные явления наблюдаются и в Северной Африке, и в Передней и Средней Азии (например, в горах Гиссарской системы).

Насекомые: Поденки (Ephemeroptera). Уровень эндемизма и типы ареалов поденок находятся в четкой зависимости от экологии конкретных рассматриваемых групп. Виды, приуроченные к равнинным рекам Западного и Восточного Закавказья, как правило, широко распространены по всей Европе или даже всей Палеарктике. В Восточном Причерноморье это *Baetis* (*Baetis*) *fuscatus* (Linnaeus, 1761), *Baetis* (*Baetis*) *buceratus* Eaton, 1870, *Baetis* (*Baetis*) *vernus* Curtis, 1834, *Procloeon* (*Procloeon*) *bifidum* (Bengtsson, 1912), *Paraleptophlebia werneri* Ulmer, 1920, *Habrophlebia lauta* Eaton, 1884 и многие другие типичные формы. Некоторое исключение составляют обитающие в предгорьях *Baetis* gr. *lutheri*, общие с южной, центральной и западной Европой, но дающие здесь специфические подвидовые варианты.

Для горных групп, напротив, характерен выраженный локальный эндемизм, во многих таксонах на данный момент еще не полностью оцененный. Особенно ярко он проявляется в родах *Baetis* (*Rhodobaetis*), *Electrogena*, *Rhithrogena*, *Iron* и *Habroleptoides*. Европейские группы, не распространяющиеся дальше на восток, в фауне региона по-видимому вовсе отсутствуют. Лишь род *Eurylophella* (Ephemerellidae) ранее не был известен

из Азии, однако кавказский вид имеет скорее реликтовое, нежели собственно европейское происхождение, особенно если учесть, что центр разнообразия этой группы находится в Северной Америке.

Несколько таксонов поденок проникли в Восточное Причерноморье из Передней Азии или через нее. Это род *Iron* со специфическим эндемичным подродом *Caucasiron*, распространенный по всему региону и полностью отсутствующий в Европе, и род *Thalerosphyrus*, имеющий и вовсе ориентальное происхождение, но обнаруженный в северной Турции (Kazanci, Türkmen, 2012). При этом наиболее массовые рода Heptageniidae региона – *Electrogena* и *Ecdyonurus*, явно имеют европейское происхождение, замещаясь в Центральной Азии другими, близкими таксонами. Напротив, центр разнообразия и происхождения также массового в Восточном Причерноморье подрода *Baetis* (*Rhodobaetis*), видимо, находится за пределами Европы: здесь подрод представлен всего несколькими группами видов и часто замещается в горах группой *Baetis* gr. *alpinus* – эндемиками европейских гор. Происхождение фауны рода *Rhithrogena* в регионе смешанное, часть видов имеет явное переднеазиатское происхождение, часть – европейско-средиземноморское.

Насекомые: Веснянки (Plecoptera). Веснянкам также свойственен значительный локальный эндемизм в горных районах по всему Восточному Причерноморью. В водотоках равнинных регионов они чаще всего отсутствуют. Наиболее разнообразны рода *Leuctra* и *Protonemura* (по 30-40 эндемичных видов в каждом), остальные группы обычно представлены небольшим количеством также эндемичных видов. Из европейских по происхождению групп стоит отметить род *Capnopsis* со специфическим подвидом *schilleri archaica* Zwick, 1984, распространенным в Турции и на Малом Кавказе, род *Capnioneura* с центром разнообразия на Балканах, представленный в Восточном Причерноморье одним видом *Capnioneura caucasica* Zhiltzova, 1964, хлороперлид родов *Chloroperla* и *Xanthoperla*, а также род *Rhabdiopteryx* (Taeniopterygidae), отмеченный нами по личинкам в

Турции и Закавказье. Азиатских по происхождению групп в фауне региона несколько меньше. Это представители родов *Agnetina* (известные и из Крыма и Южной Европы), *Paragnetina, Filchneria* и *Plesioperla.* Веснянки Восточного Причерноморья демонстрирует и некоторый эндемизм на уровне родов. Для горных областей Кавказа и Закавказья эндемичны Chloroperlidae рода *Pontoperla*, субэндемичен для региона род *Bulgaroperla*, известный также с Балкан и *Plesioperla,* найденная в Гималаях.

Насекомые: Водные Клопы (Heteroptera). Реофильных водных клопов в фауне Восточного Причерноморья крайне мало. Фактически, в водотоках региона они представлены двумя группами – литореофильными Aphelocheiridae и рипально-пелофильными Corixidae (Micronectinae). Первое семейство обнаруживает здесь лишь два вида – общеевропейского *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794), обычного на равнинах Западного Закавказья и эндемичного для лесной зоны Восточного Закавказья *Aphelocheirus kolenatii* Kiritshenko, 1925. Вторая группа демонстрирует большее разнообразие – известно не менее пяти видов из разных подродов, но только один из них – *Micronecta griseola* Horvath, 1899, распространен широко, в том числе и по всей Европе. Остальные виды общие с Передней и Средней Азией, и в Европе не отмечены, хотя, возможно, это следствие недоизученности группы (Канюкова, 2006).

Насекомые: Водные Жуки (Coleoptera). Многие группы жесткокрылых способны к длительному полету и преодолению значительных расстояний, поэтому имеет широкие ареалы. Эта особенность свойственна и большинству видов амфибиотических жуков семейств Dytiscidae и Hydrophilidae. Некоторый уровень эндемизма в этих группах, как правило, связан с изолированными высокогорными территориями (например, специфичекие виды рода *Hydroporus* существуют на Памире и в Гималаях), но более ярко наблюдается в стоячих водоемах (Зайцев, 1953). Большинство видов реофильных плавунцов, обнаруженных в Восточном Причерноморье, имеют транспалеарктические ареалы. Выделяются несколько субэндемичных

видов, наиболее обычны из которых *Platambus lunulatus* (Steven, 1829), обитающий повсеместно в горных районах региона, и *Agabus* (*Gaurodytes*) *caraboides* Sharp, 1882, населяющий холодные реокрены Армянского нагорья, общие с горными районами европейского Средиземноморья и Передней Азии, но отсутствующие уже в средней Европе (в том числе и горной). Известны также персидско-кавказские виды, такие как *Gyrinus caspius* Ménetries, 1832, не продвигающиеся западнее Малой Азии. Имеется и как минимум один эндемичный для региона реофильный плавунец – *Deronectes doriae* Sharp, 1882, обитающий в горных ручьях Армении и северной Анатолии. В Передней Азии и Южной Анатолии фауна этих жуков значительно богаче и специфичнее. Из Hydrophilidae характерным видом Переднеазиатского комплекса, с крайней западной границей в Анатолии, следует считать, например, *Coelostoma transcaspicum* Reitter, 1906.

Некрупные реофильные Polyphaga, видимо, не способны к столь длительным перелетам и повсеместно образуют эндемичные комплексы видов. Возможно, это явление прямо связано не только с экологией, но и с малыми размерами тела животных. Фауна основной реофильной группы разноядных жуков – Elmidae имеет Средиземноморско-Переднеазиатский облик с характерными родами *Stenelmis, Riolus* (Elmidae), *Odeles* (Elodidae), лишь единичные виды которых могут обнаруживаться в Альпах. Род *Grouvellinus* практически не проникает в Европу (*Grouvellinus caucasicus* (Motschulsky, 1839) известен с нескольких греческих островов у берегов Малой Азии) и является переднеазиатским элементом в фауне региона. В целом на видовом уровне эндемизм этих групп превышает 50%.

Насекомые: Ручейники (Trichoptera). Ручейники – вторая по количеству видов (после двукрылых) группа, составляющая реофильные сообщества региона. На данный момент из Восточного Причерноморья известно более четырехсот видов (Корноухова, 1999; Sipahiler, 2008), и описания новых видов (преимущественно, из Турции) публикуются ежегодно. Большинство ручейников хорошо летают и должны бы неплохо

расселяться, однако широкими ареалами в этом случае обладают только рода или лимнофильные равнинные виды. В горных районах Восточного Причерноморья, напротив, наблюдается очень высокий уровень локального эндемизма на уровне видов. Эндемичных родов в регионе 4 или 5, в зависимости от таксономического подхода: личинки *Kelgena* spp. и *Badukiella* spp. (Limnephilidae) обитают в водотоках Большого Кавказа, в Закавказья и Турции, *Chaetopterygella abchazica* Martynov,1916, нередко рассматриваемая в составе рода *Chaetopteryx* – в лесных ручьях низкогорий на западе региона, *Martynomyia tripartita* (Martynov, 1913) (Lepidostomatidae) – в родниках низкогорий Западного Закавказья, Аджарии и Лазистанского хребта, *Philocrena trialetica* Lepneva, 1956 (Rhyacophilidae) – в родниках низко- и среднегорий Лазистанского, Месхетского и Триалетского хребтов.

Значительно большее количество родов (11) общие и с европейским Средиземноморьем, и с субтропическим регионам палеарктической Азии (в основном Передней, хотя некоторые группы доходят по линии субтропиков до Приморья, например, *Stactobia*), не проникая при этом в северную и среднюю Европу и Сибирь (максимум – проникают в южные Альпы 1-2 видами): *Diplectrona* (относительно широко распространена в горах Западной Европы), *Synagapetus, Lithax, Thremma, Adicella, Schizopelex, Ernodes, Stactobia, Ptilocolepus, Helicopsyche, Calamoceras.* Переднеазиатских родов, не продвинувшихся западнее Восточного Причерноморья, нам не известно, однако явно азиатское происхождение имеют, например, *Helicopsyche*. Из средиземноморско-восточнопричерноморских форм дальше в Передней Азии совсем редкими становятся *Ptilocolepus*, лишь недавно впервые обнаруженные в Иране (*Ptilocolepus colchicus* Martynov, 1913 – Sipahiler, 2014), остальные группы проникают на восток достаточно широко.

Переднеазиатских по происхождению ручейников в регионе достаточно много, например, *Adicella syriaca* Ulmer, 1907, *Cheumatopsyche persica* Mey, 2004 и другие, не менее десятка, многие из которых пока неидентифицируемы на стадии личинок. Европейских реофильных видов, не

идущих дальше на восток, в фауне региона значительно меньше. Этот фаунистический комплекс ограничен следующими таксонами: *Lype phaeopa* (Stephens, 1836), обитающий на Западном Кавказе, *Potamophylax cingulatus* (Stephens, 1837) и *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834), также встреченные в низкогорьях Кавказа, и *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763), найденный в водотоках Западных Понтийских гор.

Насекомые: Двукрылые (Diptera). Двукрылые – крупнейший отряд пресноводных амфибиотических насекомых, его представители нередко имеют определяющее значение в бентосных сообществах, как реофильных, так и лимнофильных. По-видимому, это самая богатая пресноводная группа и Восточного Причерноморья, однако доказать это конкретными списками пока нельзя: таксономическая изученность двукрылых региона особенно низка. Многие семейства с реофильными личинками, например, Athericidae или Thaumaleidae, здесь не изучались вообще никогда. Дополнительную сложность составляет и тот факт, что таксономия и распространение основных групп амфибиотических двукрылых в принципе мало где изучались. Относительно полная информация имеется лишь для Европы, Приморья и Северной Америки, но восстановить характер ареалов некоторых таксонов даже надвидового ранга бывает непросто.

Данные, которыми располагаем мы, позволяют утверждать отсутствие в регионе эндемичных родов, но (судя по таксономической литературе, особенно последнего времени) наличие огромного количества узколокальных эндемиков на уровне видов, характерного для большинства семейств. Из относительно хорошо изученных таксонов такая ситуация обнаруживается у мошек (Simuliidae), обладающих видовым эндемизмом более 50%, а также одним субэндемичным родом *Paragnus* (Тертерян, 1968; Янковский, 2002), болотниц (Limoniidae) и Blepharoceridae. Надо сказать, что все эти группы имеют явные средиземноморские связи, в меньшей степени – переднеазиатские.

Долгоножки (Tipulidae), силами Е.Н. Савченко оказавшиеся самой изученной группой двукрылых в регионе, также в целом склонны к локальному эндемизму, хотя и в меньших масштабах, чем, например, мошки. Так, в пределах Кавказа известно 52 эндемичных вида этого семейства, для Крыма – один (*Tipula pontica* Savchenko, 1964) и 3 – крымско-кавказских, для Малой Азии – не менее 12. В целом эндемизм региона на уровне видов составляет 45% (Савченко, 1983). Кроме того, на территории региона обнаруживаются два характерных субэндемичных вида (*Tipula* (*Acutipula*) *bosnica* Strobl, 1898 и *Nephrotoma eugeniae* (Savchenko, 1957), общих с Балканами, занимающие в соответствующих родах настолько изолированное положение, что их родственные связи не могут быть установлены. Что говорит об их значительной древности. Своеобразие региону придает и переднеазиатский вид *Tipula kosswigi* Mannheims, 1953, не проникающий далее на запад, а многие эндемики (особенно Армянского нагорья) имеют ярко выраженные переднеазиатские связи (Савченко, 1983), хотя в целом фауна демонстрирует типичный средиземноморский облик.

Фауна и распространение хирономид на территории региона изучены слабо. Более или менее четкая информация имеется лишь о представителях подсем. Diamesinae (Макарченко, 1998). Так, для региона указано 17 видов этой группы, из которых лишь пять – эндемики, остальные либо распространены широко в пределах Палеарктики, либо свойственны южно-европейским горным массивам – Балканам, Альпам, Пиренеям и т.д. Таким образом, эндемизм фауны составляет менее 30%.

Суммирование перечисленных фактов дает нам следующие выводы:

1. Восточное Причерноморье с точки зрения зоогеографии пресноводных беспозвоночных должно считаться частью крупной подобласти, расположенной в субтропической зоне Палеарктики на территориях от Балкан и Альп до горного Крыма, Малой Азии, Кавказа и Передней Азии (хребта Загрос в Иране). Большинство родов, обнаруженных

в фауне региона, а также некоторые виды стрекоз и жуков, имеют именно такой ареал. К подобным выводам ранее приходили многие авторы (Мартынов, 1929, 1934; Цееб, 1947 и другие), называя эту подобласть в широком смысле Средиземноморской.

Из общей схемы несколько выделяются равнинные территории Закавказья, несущие фауну, достаточно близкую к южно- и даже среднеевропейской. Кроме того, нижние участки крупных рек (например – Куры), населенные в массе своей понто-каспийскими формами, очевидно должны быть отнесены к отдельной, Понто-Каспийской подобласти.

2. В целом южноевропейское влияние на пресноводную фауну Восточного Причерноморья проявляется сильнее, чем переднеазиатское, в основном за счет комплексов амфипод, Hydrobiidae, планарий, двукрылых, имеющих явственные средиземноморские корни. При этом другие таксоны демонстрируют отчасти переднеазиатскую по происхождению фауну, например, поденки или крабы. Границы провинций в данном случае очень сильно зависят от конкретного таксона. В одних случаях они больше соответствуют крупнейшим бассейнам региона (Черноморскому и Каспийскому), в других – макроландшафтам или высотно-климатическим зонам.

3. Влияние переднеазиатских центров формообразования максимально в нагорных областях Закавказья, средиземноморских – в Крыму, на Западном Кавказе и Западной Турции, независимо от рассматриваемого таксона.

4. Восточное Причерноморье имеет несколько собственных центров формообразования: на Большом Кавказе, в Крыму, Анатолийском и Армянском нагорьях, на Малом Кавказе, характеризующихся эндемизмом на уровне родов или групп видов (что будет дополнительно обсуждено ниже) и соответствующих уровням зоогеографических районов. Эти центры выражены слабее, чем в соседнем Средиземноморье (особенно на Балканах) и в Персии, и испытывают их влияние.

9.4. Зоогеографическое районирование региона

Предлагаемый ниже вариант зоогеографического районирования реофильной фауны Восточного Причерноморья основан преимущественно на данных о распространении родов и видов первичноводных животных, чьи ареалы отражают процессы исторического развития региона. Выход на видовой уровень у амфибиотических насекомых и некоторых других групп (например, стигобионтных раков и моллюсков) существенно усложнит схему, увеличив количество выделов, а недостаточная таксономическая изученность региона не позволит интерпретировать их адекватно. Далее следует список выделенных нами районов с краткой ландшафтной и фаунистической характеристикой.

I. Крымский район. Соответствует горному Крыму с его умеренно быстрыми лесными ручьями и малыми реками. Реофильная фауна бедна, отсутствуют многие характерные горные группы, такие как *Cordulegaster*, *Iron*, *Rhithrogena*, *Perla*, Blepharoceridae и многие другие. Эндемизм наблюдается лишь на уровне видов. Среди эндемиков: *Rhyacodrillus tauricus* Dembitsky, 1975, «*Paladilhiopsis»* sp., *Belgrandiella* sp., три вида *Niphargus,* , *Calopteryx taurica* Selys, 1853, *Electrogena braaschi* (Sowa, 1984), *Ecdyonurus solus* Kjonowska-Olejnik, Prokopov et Godunko, 2007, *Baetis rhodani tauricus* Godunko, Prokopov, 2003, *Isoperla prokopovi* Zhiltzova et Zwick, 2012, *Leuctra crimeana* Zhiltzova, 1967, *Agapetus ajpetriensis* Martynov, 1916, *Apatania irinae* Grigorenko, 1991, мошки *Cnetha taurica* (Rubtsov, 1956) и *Obuchovia karasuae* Panchenko, 1998. По набору родов фауна напоминает обедненный вариант Западного Закавказья. Эндемичные надвидовые таксоны известны только для околоводных пещерных мокриц.

II. Кавказский район. Объединяет горные области северных и юго-восточных склонов Главного Кавказского хребта, характеризующиеся быстрыми и холодными реками и ручьями с преобладанием каменистых грунтов и значительным уклоном русла. Отличается существенным

эндемизмом на уровне видов, характерным в том числе и для разных участков хребта. Например, наиболее массовые в западной части (окр. Майкопа) ручьевые Heptageniidae – *Electrogena gibededе* Sroka et Godunko, 2012 не встречаются на востоке, где обитают локально эндемичные *Electrogena azerbajdshanica* (Braasch, 1978). В целом похоже, что эта особенность свойственна многим таксонам, хотя отследить ее четко пока нельзя (в силу таксономической недоизученности). Немалые отличия имеются и в фауне среднегорных зон хребта относительно высокогорных, проявляются они также на уровне видов.

Наиболее существенное влияние на фауну района оказало покровное плейстоценовое оледенение, лишившее его современную фауну реликтовых элементов: специфических моллюсков и ракообразных. Эта характеристика и позволяет нам выделять здесь отдельный район, отличая его от соседних. При исключении из рассмотрения «третичных» реликтов, и руководствуясь лишь ареалами насекомых, регион обнаруживает большую фаунистическую общность с Малым Кавказом и другими лесными районами Закавказья.

III. Западно-закавказский район. Участок карстовых низкогорий южных склонов Кавказа, от Туапсе до западных склонов Сурамского хребта. Характеризуется наличием богатой реликтовой кренальной и стигобионтной фауны. На уровне родов эндемичны *Motsametia*, *Pontohoratia* (и, вероятно, «*Geyeria*» и часть «*Paladilhiopsis*»), *Anopogammarus*, *Zenkevitchia*, субэндемичен род *Lyurella* (известен также из Талыша и Эльбурса). Только здесь на территории Восточного Причерноморья можно обнаружить пресноводных креветок *Troglocaris* (Atyidae) и стигобионтных древнепресноводных изопод *Microcharon* (Microparasellidae), распространенных как на Балканах, так и в Средней Азии (Turbanov et al., 2016); род *Proasellus*, помимо рассматриваемого региона, обнаруживается в Западно-Понтийских горах Малой Азии, где карстовые ландшафты также широко распространены.

На уровне видов немало эндемиков известно среди амфибиотических насекомых (несколько веснянок родов *Nemoura* и *Leuctra*, *Baetis* gr. *lutheri*, *Isonychia* sp.) и бокоплавов (например, *Gammarus crispus* Martynov, 1932, *Gammarus chostensis* Martynov, 1932), однако в целом внепещерная реофильная фауна района сходна с общекавказской горно-лесной, отличаясь несколькими реликтами: *Calamoceras illiesi* Malicky et Kumanski, 1974, *Thremma anomalum* McLachlan, 1876, *Micrasema anatolicum* Botosaneanu, 1974 и *Martynomyia tripartita* (Martynov, 1913), встречающихся и в водотоках Лазистанского хребта и в некоторых мезофильных ущельях Малого Кавказа.

IV. Колхидский район. Колхидская низменность в исторических и географических границах с характерными заболоченными протоками и каналами. Район долгое время существовал в качестве морского залива (см. главу 8.1), поэтому фауна его молода, почти не содержит реликтов и обнаруживает много общего со столь же молодой постгляциальной фауной Восточной Европы. Наиболее массовые виды, встречающиеся здесь в водотоках, обнаруживаются, например, в Московской области. Это *Cingulipisidium nitidum* (Jenyns, 1832), *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Synurella ambulans* (Müller 1846), *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767), *Baetis fuscatus* (Linnaeus 1761), *B. vernus* Curtis, 1834, *B. digitatus* Bengtsson, 1912, *Hydropsyche contubernalis* MacLachlan, 1865, *H. pellucidula* (Curtis, 1834), *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781) и многие другие. Определенную специфику региону придают лишь своеобразные средиземноморские группы моллюсков, на уровне родов общие с Армянским нагорьем или Западным Закавказьем и, вероятно, пришедшие оттуда. Это *«Eolymnium»* spp. (4 вида, возможно синонимичные общеевропейскому *Unio crassus* Philipsson, 1788), *Theodoxus subthermalis* (Bourguignat in Issel, 1865) и *Melanopsis buccinoidea* (Olivier, 1801), обитающие в низкогорьях Западного Закавказья, *Viviparus costae* (Heldreich, 1863), известный для окрестностей Эрзурума.

Существенный общеевропейский элемент в фауне равнин Закавказья (и Западного, и Восточного) заставляет задуматься об их глобальном

зоогеографическом положении. Возможно, эти территории стоит рассматривать в качестве особых переходных зон между Средиземноморской и Евро-Сибирской подобластями. Похожая ситуация наблюдается и в Крыму, где граница подобластей проходит по линии предгорий, при этом на равнине обнаруживается типичная восточно-европейская южная фауна, так что принадлежность этой территории к классической Евро-Сибирской подобласти Палеарктики в общем сомнений не вызывает (Цееб, 1947).

V. Восточно-закавказский район. Территория полупустынь Кура-Араксинской низменности, а также нагорных участков Араратской долины. Характерны спокойные водотоки равнинного типа, часто заиленные и поросшие макрофитами. Фауна также отличается молодостью и составлена хорошо расселяющимися, общеевропейскими элементами, как и в случае с равнинами Западного Закавказья. Дополнительно она обогащена рядом потамальных видов, обитающих на территории региона только в Куре (и, возможно, в равнинном Аксе): *Ametropus fragilis* Albarda, 1878, *Prosopistoma foliaceum* (Fourcroy, 1785), *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791).

Характерной чертой района мы считаем наличие богатого комплекса понто-каспийских по происхождению таксонов. Это ряд видов сем. Pontogammaridae (особенно обычны *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), специфические *Theodoxus pallasi* sensu Akramowsky, 1976, а также *Hydrobiidae* (род *Shadinia*), демонстрирующие местный эндемизм на уровне рода. Из древнепресноводных групп только для этой территории известен род *Gabbiella* (сем. Bithyniidae), представленный здесь двумя эндемиками: *Gabbiella araxena* Akramowski, 1970 из бассейна среднего Аракса и Араратской долины и *Gabbiella cyrea* Starobogatov in Starobogatov et Zatrawkin, 1987 из рек равнинного Азербайджана.

У ракообразных эндемизм на уровне видов проявляется в географически изолированной Араратской долине. Оттуда известны *Turcogammarus setosus* (Schaferna, 1914) и *Dikerogammarus aralychensis*

(Birstein, 1932), населяющие как среднее течение реки Аракс, так и ее крупные притоки: Севджур и Нахичевань-чай.

Отдельные реликты Понто-Каспийского бассейна известны и из Ахалцихской котловины, по всей видимости также существовавшей какое-то время в виде морского залива и, затем, опресняющегося и усыхающего озера. Это, например, *Turcogammarus turcatum* (Stock, 1974), считающийся эндемиком верхней Куры (Barnard, Barnard, 1983). Разные авторы по-разному понимают зоогеографические связи фауны этой местности, Сатунин (1912) счел ее особенно специфичной, выделив в верховьях Куры у Ахалцихе отдельный район.

В целом же район фаунистически близок к бассейнам Нижней и Средней Волги и, возможно, должен составлять если не единый, то весьма близкий зоогеографический выдел.

VI. Малокавказский район. Полностью или частично облесенные краевые хребты Армянского нагорья, от среднегорий Триалетского хребта до Зангезура, Карабаха и Талыша, а также восточный край Сурамского хребта и низкогорья долины Алазани. Водотоки преимущественно горного типа, быстрые и каменистые, со значительным уклоном русла. Фауна в целом близка к Кавказскому району, однако отличается наличием специфических форм ракообразных, относящихся к родам *Potamon* (*Potamon bilobatum* Brandis, Storch et Türkay, 2000), *Niphargus* (виды *N. lori* Derzhavin, 1945, *N. talikadzei* Ljovuschkin in Giljarov et al., 1974, *N. kurdus* Derzhavin, 1945, *Niphargus galenae* Derzhavin, 1939 и др.), *Lyurella* (*L. hyrcana* Derzhavin, 1939) и *Diasynurella* (*Diasynurella wachuschtii* Behning, 1940; *D.* sp.), обитающих как в предгорьях, так и в альпике. Последний род признается не всеми авторами, тем не менее группа *wachuschtii* в любом случае стоит несколько особняком в роду *Synurella*, демонстрируя надвидовой уровень эндемизма в регионе (Бенинг, 1940).

Среди амфибиотических насекомых некоторый эндемизм обнаруживается лишь на уровне видов. Известны, например, *Serratella elissa*

Jacobus, Zhou et McCafferty, 2009 (Талыш), *Protonemura brachystyla* Zhiltzova, 1988 (окр. Бакуриани), *Protonemura eumontana* Zhiltzova, 1957 (перевал Цхра-Цхаро, Джавакх и нагорья Месхетинского хребта), *Leuctra sanainica* Zhiltzova, 1960 (Триалетский хребет), *Leuctra aspoeckorum* Theischinger, 1976 (Триалетский хребет), *Aphelocheirus kolenatii* Kiritshenko, 1925 (Зангезур и Карабах) и другие.

С некоторым вопросом к данному выделу можно отнести и фауну южных склонов Восточного Кавказа, как это делали и другие авторы (Сатунин, 1912). Мы располагаем единичными собственными сборами из западных окраин этого района (Лагодехский заповедник), а литературные данные по нему крайне скудны. По отрезку Загаталы – Шамаха нет практически никаких фаунистических сведений. Тем не менее, нам удалось установить наличие в фауне региона некоторого количества эндемичных реликтовых форм ракообразных (*Niphargus* sp. nov., *Potamon albanicum* Starobogatov et Vassilenko, 1979) и пиявок (*Dina* cf. *stschegolewi*). По литературным данным в пределах региона известны также эндемичные *Synurella apscheronia* (Derzhavin, 1945), *Melanopsis variabilis* (Philippi, 1847) и *Theodoxus* sp. (Касымов, 1972). Наличие древнепресноводных эндемиков объединяет фауну этой территории с Малокавказским районом.

VII. Нагорный район. Армянское нагорье без долины Аракса и, возможно, Ахалцихской котловины. В представлении Н.Н Акрамовского (1948) район имеет западную фаунистическую границу примерно на уровне Гюмри, однако, практически не имея данных с Анатолийского нагорья, мы оставляем эту границу, как и сам Нагорно-Анатолийский выдел, под вопросом. Водотоки Армянского нагорья отличаются относительно спокойным обликом, не всегда совершенно равнинным, но и не явно горным. Долины рек характеризуются чаще всего небольшим уклоном, однако водотоки могут спадать отвесными водопадами по краям нагорий и отдельных плато. Преобладает заиленный каменистый грунт, часто

наблюдается массовое развитие макрофитов (например, для известняковых районов характерно массовое развитие в водотоках харовых рода *Chara*).

Фауна района, имея все тот же «общекавказский» костяк, характеризуется, с одной стороны, наличием большого количества широкораспространенных равнинных видов, общих, например, с Восточной Европой (это *Ametropus fragilis* Albarda, 1878, *Baetis fuscatus* (Linnaeus 1761), *B. nexus* Navás, 1918, *Hydropsyche contubernalis* MacLachlan, 1865, *H. pellucidula* (Curtis, 1834), *H. angustipennis* (Curtis, 1834) и другие) а с другой – комплексом специфических выходцев из Передней Азии, таких как крабы *Orientopotamon*, поденки *Quatica, Epeorus*, или, на уровне вида – ручейники *Adicella syriaca* Ulmer, 1907, причем первые два таксона встречаются и в Центральной Анатолии. Заметно выражен и эндемизм на уровне видов у амфибиотических насекомых. Только здесь обнаружены *Baetis* (*Nigrobaetis*) *kars* Thomas et Kazanci, 1989, *Epeorus zaitzevi* Tshernova, 1981, *Oligoneuriella zanga* Soldan et Landa, 1977 *Rhithrogena zhiltzovae* Sinitshenkova, 1979 и еще несколько видов, в ряде случаев еще неописанных. Кроме того, из турецкой части Армянского нагорья, также включаемой нами в этот район, известно 19 эндемичных видов ручейников (Sipahiler, 2006). На территории собственно Армении эта группа изучена слабо. Массового развития в водотоках достигает *Grouvellinus caucasicus* (Motschulsky, 1839), изредка также встречающийся и на Малом Кавказе.

VII. Лазистанский район. Включает северные лесные склоны Лазистанского и Месхетского хребтов на территории Турции и Аджарии. По-видимому, это наиболее влажный район не только на территории Восточного Причерноморья, но и всего Средиземноморья – дожди и туманы наблюдаются здесь почти постоянно, велико обилие родников, небольших ручьев и речек классического горного типа. Уникальные климатические условия, определяемые специфическим микроклиматом, позволили сохраниться здесь целому ряду древних таксонов, на данный момент эндемичных для этой местности.

Известен один родовой эндемик – ручейник *Philocrena trialetica* Lepneva, 1956, обитающий в холодных лесных родниках низко- и среднегорий. Кроме того, несколько родов с более широкими ареалами на территории Восточного Причерноморья встречаются только здесь. Это *Bythinella* (вид *B.adsharica* Lindholm, 1913), *Eurylophella*, *Synagapetus* и *Helicopsyche* (могут быть также обнаружены и в Западных Понтийских горах). На уровне видов эндемичны реликтовые *Gyraulus elenae* Vinarski, Glöer, Palatov, 2013, *Synurella osellai* Ruffo, 1974, *Niphargus* spp. Немало эндемиков известно и среди амфибиотических насекомых, изученных здесь крайне слабо. Так, в литературе приводится не менее 35 видов ручейников, специфичных для Лазистана (Sipahiler, 2006), среди них, например, *Diplectrona yazata* Schmid, 1959. Только здесь обнаружены поденки *Baetis* (*Rhodobaetis*) *vadimi* Godunko, Palatov et Martynov, 2016, *Ecdyonurus adjaricus* Kluge , Godunko et Apanaskevich 2013, *Iron bicolliculatus* Hrivniak, 2017, *Nigrobaetis katerynae* Martynov, 2017, *Centroptylum* sp. nov. (готовится описание).

VIII. Западно-Понтийский район. Западно-Понтийские горы, к западу от Синопа, демонстрируют разнообразные варианты макроландшафта – от плоских степных или лесных (пихтовых) карстовых нагорий до мезофильных широколиственных лесов побережья. Водотоки в целом горного типа, быстрые и бурные. Фаунистически несколько напоминает Западный Кавказ – здесь также обнаруживаются пещерные группы, связанные с карстовыми полостями, естественным образом демонстрирующие видовой эндемизм: *Belgrandiella cavernica* Boettger,1957, *Niphargus tauri* Schellenberg, 1933, *Proasellus* spp.

Только здесь в Восточном Причерноморье можно наблюдать представителей рода *Odontocerum*, для которого здесь указано два вида: общеевропейский *O. albicorne* (Scopoli, 1763) и эндемичный *Odontocerum hellenicum* Malicky, 1972. По-видимому, определенным уровнем видового эндемизма здесь обладает большая часть групп амфибиотических насекомых.

На данный момент этот эндемизм еще недостаточно оценен, но только для ручейников указано 28 эндемиков (Sipahiler, 2008).

Выявленные зоогеографические тенденции демонстрируют богатство и разнообразие пресноводной фауны Восточного Причерноморья, сложившейся при влиянии различных центров формообразования, часто – на отдельных, разобщенных участках суши. Предложенная схема обнаруживает значительное сходство с построениями ранних авторов, например, К.А. Сатунина (1912): отличия заключаются в отсутствии отдельных Ахалцихского района и района лесного Талыша, большем дроблении Западного Закавказья (Сатунин объединял Колхидскую низменность, низкогорья Западного Закавказья и Аджарии в единый выдел). Сатунин в качестве отдельного района выделяет степные нагорья Талыша, мы же не обладаем для этого достаточным количеством данных. Единичные сборы из этого района показали его фаунистическую близость к Армянскому нагорью.

Большинство авторов, рассматривающих зоогеографию Кавказа, уделяли особое внимание и территориям равнинного Предкавказья. Практически все авторы (Сатунин, 1912, Берг, 1940, Naseka, 2010) выделяют здесь два зоогеографических района, разделенных Ставропольской возвышенностью и соответствующих на западе бассейну Кубани, а на востоке – бассейну Терека. Мы не сочли возможным подробно рассматривать пресноводную фауну этих территорий в силу недостаточности собственных данных, однако некоторые зоогеографические тенденции наблюдаются и на немногих пробах, оказавшихся в нашем распоряжении. Так, территория Западного Предкавказья безусловно соответствует отдельному зоогеографическому выделу – южноевропейская широкораспространенная фауна встречается здесь с весьма бедным, но все же заметным комплексом эндемичных и реликтовых видов, таких как стигобионтные *Niphargus cubanicus* Birstein, 1954 (родники у Горячего Ключа), речные *N. potamophilus* Birstein, 1954 (реки Дон и Кубань), родниковые *Orchestia bottae* Milne-

Edwards, 1840 (по всему региону, известна также из окр. Абрау), ручьевые *Choroterpes* (*Euthraulus*) *caucasicus* Kluge, 2012 (малые водотоки у Горячего Ключа). Такое обилие эндемиков, видимо, должно свидетельствовать о существовании в этих районах древней неоледеневавшей суши, что подтверждается по некоторым построениями палеогеографов. Здесь стоит отметить, что ряд возвышенностей юга Восточной Европы (например, Приволжская возвышенность или Донецкий кряж) также обнаруживают локальный эндемизм среди пресноводных форм (Martynov, Godunko, 2013). Достоверных данных по равнинной части бассейна Терека мы не имеем, однако если учесть, что эта территория долгое время находилась на дне Каспийского моря, логично предположить существование здесь молодой, восточноевропейской фауны без какой-либо специфики.

Заключение

В водотоках Восточного Причерноморья (Кавказ, Закавказье, север Малой Азии) сформировалась богатая, во многом эндемичная реофильная фауна. В 1690 пробах макрозообентоса, отобранных на территории региона, было распознано 1025 таксонов, преимущественно надвидовых. Из них амфибиотических насекомых – 869 (76%), моллюсков – 85 (10%) ракообразных – 71 (9%). Видовой уровень достигнут в основном при определении поденок, моллюсков и ракообразных. Наиболее богатые видами группы – двукрылые (особенно хирономиды подсем. Orthocladiinae), ручейники, жесткокрылые (особенно Hydraenidae и Elmidae, нами не определяемые до уровня вида). Учет видов, известных с территории региона по литературным данным (по imago) увеличивает общее число обитающих здесь реофильных видов примерно до 1700. Очевидно, что и эта цифра не окончательна, потому что наиболее богатые видами группы в Восточном Причерноморье все еще слабо исследованы.

Часть видов и иных таксонов, известных с территории региона, была описана при участии автора. Выполненные сборы содержат еще несколько десятков новых видов (преимущественно гастропод, бокоплавов и амфибиотических насекомых), описания которых находятся на стадии подготовки. В целом интенсивность таксономических и фаунистических исследований в реигоне за последние 10 лет существенно повысилась.

Вся совокупность сообществ, создаваемых бентосными беспозвоночными в водотоках региона, вслед за другими исследователями (Чертопруд, 2011, 2014) подразделяется нами на пять больших классов, в соответствии с базовым набором жизненных форм.

Сообщества класса кренали сформированы при участии не менее чем 260 видов и таксонов более высокого ранга, 60% из которых – амфибиотические насекомые. На территории региона эти сообщества демонстрируют достаточно высокое разнообразие – выделено 10 типов и 3 дополнительных вариации. При их формировании определяющее значение

имеют тип водоема (реокрен, лимнокрен, гелокрен), общий водорасход, в ряде случаев – особенности геологического строения окружающих макроландшафтов, в первую очередь – наличие или отсутствие карста (и, соответственно, гипогейных вод). Часть сообществ определяется внедрением сверхдоминирующей группы, обычно из числа стигоморфных ракообразных. Относительно слабую роль играют тип донного субстрата (чаще всего он мелкомозаичный) и температура, в большинстве случаев стабильно низкая (8-10°С). Значительное отклонение от этих показателей приводит к образованию новых типов сообществ. Сообщества кренали отличаются высоким региональным своеобразием, в основном за счет локально эндемичных, реликтовых форм, обычно раков и моллюсков.

Сообщества ритрали Восточного Причерноморья слагаются при участии как минимум 285 видов и таксонов более высокого порядка. Доля амфибиотических насекомых в них наиболее высока и составляет 87%. Ритральные сообщества региона демонстрируют значительное разнообразие: девять типов, встречающихся массово и примерно столько же минорных вариантов. Основные факторы, оказывающие влияние на формирование ритральных сообществ: скорость течения, тип истока, общая минерализация и, в некоторых случаях, химизм воды. Наибольшей встречаемостью в пределах региона обладают сообщества химаро- и эпиритрали; они же обладают наибольшим уровнем изменчивости, субрегиональной и зональной.

Небогато представленные в фауне региона фитофильные бентосные организмы (120 видов, из них 70% насекомых) реализуют лишь один вариант сообществ, наблюдающийся в большинстве регионов Палеарктики. Причина такой обедненности кроется в невозможности развития стабильных, мощных зарослей макрофитов, и, соответственно, богатых и специфичных сообществ фитореофильного бентоса в условиях горных рек, преобладающих на территории региона.

Макробеспозвоночные, ассоциированные с прибрежными мелкомозаичными субстратами, в водотоках Восточного Причерноморья

насчитывают 192 вида и таксона более высокого ранга, из которых 86% – насекомые. Этот комплекс преимущественно эвритопных животных не формирует большого числа специализированных сообществ, их состав обеднен по сравнению с равнинными регионами. Наиболее специфичные сообщества рипали обнаруживаются в водотоках равнин, предгорий и плоских нагорий Закавказья. В большинстве горных районов рипаль оккупирует комплекс малоспециализированных к субстрату реофилов, таких как *Baetis* spp. или *Gammarus* spp. Нами выделено пять типов рипальных сообществ, из которых два определяются сверхдоминирующими ракообразными и моллюсками, а три остальных – скоростью течения и связанным с этим уровнем заиления.

Макробеспозвоночные, ассоциированные с мягкими грунтами, в водотоках Восточного Примерноморья представлены не менее чем 150 видами и таксонами более высокого ранга, 72% которых – амфибиотические насекомые. Нами зарегистрировано относительно высокое разнообразие пелофильных сообществ – 10 типов. В горных районах они часто формируются на небольших участках дна, скоплениях грунта под камнями и в целом скрыты от наблюдения. При их формировании определяющее значение имеют гранулометрический состав грунта, скорость течения, максимальная летняя температура прогрева воды, а также ряд специфических факторов (например, существование в условиях пещер).

Каждому из описанных реофильных сообществ (кроме некоторых кренальных) свойственна географическая (связанная с конкретным субрегионом) и зональная изменчивость. Последняя в целом действует подобно географической, вызывая на сходных биотопах смену близкородственных видов и приводя к формированию серий параллельных сообществ (за исключением экстремально низких, близких к 0 и, возможно, экстремально высоких летних температур). В горных водотоках Восточного Причерноморья на протяжении от подножья к альпийскому поясу гор реофильные сообщества бентоса демонстрируют серию параллельных

высотных вариантов, характеризующихся единством структурно-функциональной организации, но различным видовым составом. Смена этих вариантов прямо связана с летней температурой воды и происходит при ее изменении примерно на 5–6°. Поэтому каждый конкретный вариант сообществ развит на относительно небольшой площади, а каждый из типов сообществ обладает не только горизонтальной (географической), но и вертикальной (высотной) фаунистической изменчивостью. Перестройки самой структуры сообществ, видимо, связаны с комплексным изменением экологических факторов: водорасхода потока, скорости течения и других.

Однако, между средней летней температурой воды и высотой расположения водотоков над уровнем моря далеко не всегда существует четкая зависимость. На территории Закавказья она нарушается на высокогорных безлесных плато. Наиболее обширные плато региона входят в состав Армянского нагорья и характеризуются значительной высотой (от 2000 м) и почти равнинным рельефом, с небольшим уклоном долин рек и ручьев. В результате замедленное течение водотоков в сочетании с открытым степным ландшафтом обеспечивает значительное их прогревание в летний сезон (обычно до 12-15, иногда до 20°C). Это приводит к формированию здесь реофильных сообществ, характерных для низкогорий и даже предгорий, а также сообществ равнинного типа. Этот эффект еще раз подтверждает мнение о том, что при высотной трансформации сообществ ключевым фактором является именно температура воды, а не иные экологические характеристики, также меняющиеся с высотой (Illies, Botosaneanu 1963; Леванидов, 1981).

Реофильная фауна региона характеризуется значительным (не менее 50%) эндемизмом, преимущественно на уровне видов. В целом такая ситуация характерна для субтропических горных систем Палеарктики. На данный момент для региона известно 14 эндемичных родов пресноводных макробеспозвоночных: пять родов амфипод (в основном стигобионтных), по

четыре эндемичных рода ручейников и гастропод и один род – веснянок. Рода *Shadinia* и *Nikolaia* (Hydrobiidae) объединяются в эндемичное подсемейство Shadiniinae, своим происхождением вероятно связанное с реликтовыми миоценовыми бассейнами Армянского нагорья (Ширакское озеро). Относительно небольшое количество эндемиков надвидового уровня не позволяет рассматривать Восточное Причерноморье в качестве самостоятельной зоогеографической единицы высокого ранга.

Большая часть эпигейных реофильных групп региона имеет очевидные филогенетические связи с фаунами европейских горных систем (это прослеживается по хирономидам *Diamesa*, поденкам *Ecdyonurus* s.str, *Helvetoraeticus*, *Electrogena*, *Eurylophella*, веснянкам *Bulgaroperla*, *Capnioneura*, ряду родов Chloroperlidae и т.д.). Многие группы, экологически связанные с подземными водами или родниками (включая и кренобионтных *Belgrandiella, Proasellus* и др.) не проникают восточнее Лихского хребта и имеют европейское (балканское?) происхождение. Тем не менее, регион имеет и значительные фаунистические связи с Передней Азией, что проявляется на уровне отдельных видов и надвидовых групп (например, подрода *Caucasiron,* не проникающего в Европу, родов *Paragnetina*, *Filchneria* и некоторых других). С точки зрения распространения реофильных беспозвоночных в целом Восточное Причерноморье может рассматриваться как регион перехода от европейской альпийско-балканской к переднеазиатской фауне.

Основываясь на наличии специфических таксонов родового уровня, или богатого комплекса эндемичных видов, на территории региона нами выделено девять зоогеографических районов: Крымский, Большой Кавказ, Западное Закавказье, Колхида, Восточное Закавказье, Нагорный район, Малый Кавказ, Лазистан и Западно-Понтийский район.

Таким образом, нами получены новые данные о биологическом разнообразии пресноводных экосистем Восточного Причерноморья. Проведена первая за длительный период времени инвентаризация фауны,

сопровождающаяся описанием новых видов. Изучено разнообразие природных реофильных сообществ региона. Показано, что им свойственен высокий уровень структурного разнообразия, а также закономерная и ярко выраженная географическая и зональная изменчивость.

Вместе с тем, многие аспекты существования пресноводной фауны региона не были рассмотрены. Таксономическая изученность фауны остается крайне скудной, что затрудняет и зоогеографические исследования. Новые ревизии актуальны практически для всех реофильных групп региона.

С точки зрения водной экологии все еще слабо изучены равнинные водотоки региона (особенно на территории Восточного Закавказья), сообщества которых за последнее время подверглись антропогенной трансформации или полной деградации в результате загрязнения и/или массового вселения инородных видов. Наблюдения подобных явлений произведены нами уже на финальной стадии подготовки диссертации и в основной текст не вошли. Несколько примеров мы приведем здесь. Так, в равнинном течении реки Алазани донные биотопы массово оккупируют крупные креветки *Macrobrachium*, практически полностью выедающие автохтонную фауну (т.е. демонстрирующие сверхдоминирование). Ряд малых рек Кахетинской равнины настолько загрязнены бытовыми отходами, что в них даже на каменистых грунтах формируются характерные комплексы видов-полисапробов с преобладанием *Tubifex tubifex, Physella acuta* и *Helobdella stagnalis*. Однако с этой точки зрения своеобразный рекорд принадлежит нижнему течению реки Раздан (Армения). Все донные субстраты населены здесь личинками единственного вида неопределенной нами мухи сем. Syrphidae.

Несмотря на все старания, нам не удалось охватить географию региона полностью. Новых интересных наблюдений и определенной специфики стоит ожидать от неизученных территорий северо-восточного Кавказа (Ингушетия, Чечня, Дагестан), Карабахского нагорья и центральной части малоазиатского побережья (окр. г. Самсун).

Выводы

1. Фауна макробеспозвоночных, составляющих реофильный зообентос Восточного Причерноморья, достаточно разнообразна. Современный уровень таксономической изученности позволяет нам распознать 1025 видов и 428 родов. Около 70% распознанных таксонов – насекомые, идентифицированные по личинкам.

2. В водотоках региона выделено 35 типов реофильных сообществ, относящихся к пяти классам: креналь (10 типов), ритраль (9 типов), фиталь (1 тип), рипаль (5 типов) и пелаль (10 типов). Основные дифференцирующие факторы: тип субстрата и гидродинамические условия. Температурные и гидрохимические факторы оказываются определяющими лишь в случае аномальных (для изучаемого региона) проявлений.

3. Большинству выделенных сообществ свойственна высотно-температурная (зональная) изменчивость. Она проявляется в последовательном изменении видового состава (но не набора жизненных форм) сообщества с абсолютной высотой и приводит к формированию серий параллельных высотных вариантов.

4. Все описанные сообщества разделяются на две группы:

- сложенные комплексами амфибиотических насекомых, с изменчивой структурой доминирования и низким общим обилием;

- слагаемые при участии первичноводных ракообразных и моллюсков, с однородной структурой, четко выраженным доминированием и высоким обилием.

5. Сообщества реофильного макрозообентоса Восточного Причерноморья несут значительную географическую изменчивость, связанную с замещением видов одного рода. Фаунистически различные, но структурно однотипные сообщества формируются в Понтийских горах, на Армянском нагорье, в горах Малого и Большого Кавказа и горном Крыму.

6. Реофильная фауна Восточного Причерноморья характеризуется высоким уровнем эндемизма на видовом уровне (не менее 50%) и относительно низким (3.7%) эндемизмом на уровне родов. В фауне региона преобладают широко распространенные рода, отмечено всего 3% европейских и 1.6% переднеазиатских родов. В целом пресноводная фауна региона может рассматриваться как переходная от европейской альпийско-балканской к переднеазиатской.

Список литературы

1. Акопян, Ш. Заметка о некоторых личинках стрекоз окрестностей Еревана / Ш. Акопян // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. – 1939. – № 9. – С. 55–56.

2. Акрамовский, Н. Н. Стрекозы Нахичеванской республики / Н. Н. Акрамовский // Нахичеванские тр. Ереван. гос. ун-та. – 1939. – № 9. – С. 47–53.

3. Акрамовский, Н. Н. Фауна стрекоз Советской Армении / Н. Н. Акрамовский // Зоол. сб. АН Арм. ССР. – Ереван, 1948. – Вып. 5. – С. 117–188.

4. Акрамовский, Н. Н. Новые и редкие моллюски из Армении (Gastropoda – Stylommatophora) / Н. Н. Акрамовский // Доклады АН Армянской ССР. – 1955. – № 20(4). – С. 149–153.

5. Акрамовский, Н. Н. Личинка стрекозы *Onychogomphus flexuosus* (Schneider) (Ins. Odonata Gomphidae) / Н. Н. Акрамовский // Изв. АН Арм. ССР. – 1958. – Т. 11. – № 5. – С. 87–90.

6. Акрамовский, Н. Н. Систематический обзор животных Кавказского перешейка. 9. Стрекозы Ododnata / Н. Н. Акрамовский // Животный мир СССР. Горные области Европейской части СССР. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1958. – Т. 5. – С. 457–463.

7. Акрамовский, Н. Н. Моллюски рода горошинка (*Pisidium* C.Pfeiffer, 1921) в Армянской ССР / Н. Н. Акрамовский // Известия Академии наук Армянской ССР. – Серия биол. – 1960. – XIII, № 7. – С. 75–83.

8. Акрамовский, Н. Н. Дополнения к фауне стрекоз Восточного Закавказья / Н. Н. Акрамовский // Изв. АН Арм. ССР. – 1964. – Т. 17. – № 10. – С. 99–101.

9. Акрамовский, Н. Н. Новый современный вид водных моллюсков из Армении *Gabiella araxena* Akramowski, sp. n. (Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) / Н. Н. Акрамовский // Доклады АН Армянской ССР. – 1970. – № 51. – С. 255–256.

10. Акрамовский, Н. Н. Краткий каталог современной фауны моллюсков Советской Армении / Н. Н. Акрамовский // Биологический журнал Армении. – 1971. – № 24(6). – С. 3–12.

11. Акрамовский, Н. Н. Моллюски (Mollusca) / Н. Н. Акрамовский // Фауна Армянской ССР. – Ереван, 1976. – 268 с.

12. Алиев, Р. А. Фауна бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) пресных водоемов Азербайджана / Р. А. Алиев. – Баку : Элм, 2000. – 516 с.

13. Ализадзе, А. Н. Распространение *Limnaea truncatula* Muller в Азербайджане / А. Н. Ализадзе // Изв. Азерб. Филиала АН СССР. – 1944. – № 4. – С. 51–54.

14. Ализаде, А. Н. Фауна пресноводных моллюсков в Азербайджане / А. Н. Ализадзе // Известия АН Азерб. ССР. – Баку, 1945. – № 6. – С. 93–107.

15. Алимов, А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных / А. Ф. Алимов // Общие основы изучения водных экосистем. – Л. : Наука, 1979. – С. 5–20.

16. Артоболевский, Г. В. Стрекозы Дагестана / Г. В. Артоболевский // Рус. энтомол. обозрение. – 1929. – Т. 23. – № 3/4. – С. 225–240.

17. Артоболевский Г. В. К экологии стрекоз Теберды / Г. В. Артоболевский // Раб. Сев.-Кавк. гидробиол. – 1930. – Ст. III (1–3). – С. 33–43.

18. Архангельский, А. Д. Геологическое строение СССР. Европейская и Средне-Азиатская части / А. Д. Архангельский. – Л. : Георазведиздат, 1932. – 425 с.

19. Бартенев, А. Н. К фауне Odonata Кубанской области / А. Н. Бартенев // Русск. энтомол. обозр. – Спб., 1910. – Т. 10. – Вып. 1–2. – С. 27–38.

20. Бартенев, А. Н. О коллекции стрекоз Кавказского музея / А. Н. Бартенев // Изв. Кавказ. музея. – 1912. – Т. 7. – Вып. 1. – С. 107–116.

21. Бартенев, А. Н. Заметка о стрекозах окрестностей Сигнаха Тифлисской губернии / А. Н. Бартенев // Русск. энтом. обозр. – 1916. – Т. 16. – № 3–4. – С. 343–345.

22. Бартенев, А. Н. К фауне стрекоз Северной Персии / А. Н. Бартенев // Русск. энтом. обозр. – 1916. – Т. 16. – № 1–2. – С. 38–45.

23. Бартенев, А. Н. Стрекозы Нальчика Терской области / А. Н. Бартенев // Изв. Кавказ. музея. – 1918. – Т. 11. – Вып. 3–4. – С. 228–244.

24. Бартенев, А. Н. Заметки о стрекозах Кавказа / А. Н. Бартенев // Работы Сев.-Кавказской гидробиол. станции при Горском сельскохоз. ин-те. – 1928. – Т. 2. – Вып. 2–3. – С. 124–125.

25. Бартенев, А. Н. Odonata окрестностей города Тифлиса и других мест Грузии / А. Н. Бартенев // Бюлл. Гос. музея Грузии. – 1929. – Т. 5. – С. 65–86.

26. Бартенев, А. Н. О палеарктических видах подрода *Cordulegaster* Leach (Odonata) / А. Н. Бартенев // Работы Сев.-Кавказ. гидробиол. станции при Горском сельскохоз. ин-те. – 1930. – Т. 3. – Вып. 1–3. – С. 1–32.

27. Бартенев, А. Н. Материалы к познанию Западного Кавказа в одонатологическом отношении / А. Н. Бартенев // Труды Сев.-Кавказ. ассоциации н.-и. ин-тов. – Ростов н/Д., 1930. – № 72. – С. 1–138.

28. Беклемишев, В. Н. Организм и сообщество / В. Н. Беклемишев // Биологические основы сравнительной паразитологии. – М., 1970. – С. 26–42.

29. Белышев, Б. Ф. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства / Б. Ф. Белышев, А. Ю. Харитонов. – Новосибирск : Наука, 1981. – 279 с.

30. Бенинг, А. Л. Материалы по гидробиологии реки Занги, от истока до города Еревана / А. Л. Бенинг, А. Н. Попова // Тр. Севанской гидробиол. станции. – М.–Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1941. – С. 5–75.

31. Берг, Л. С. Разделение Палеарктики на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб / Л. С. Берг // Тр. 1-го Всесоюз. геогр. съезда. – 1934. – Вып. 3. – С. 3–10.

32. Берг, Л. С. Зоогеография пресноводных рыб Передней Азии / Л. С. Берг // Ученые записки Ленингр. гос. ун-та. – Серия геогр. наук. – 1940. – Т. 3. – С. 3–31.

33. Берг, Л. С. Пресноводные рыбы СССР и сопредельных стран Ч. 3. / Л. С. Берг.– М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1949. – С. 929–1382.

34. Бианки, В. Л. Ручейники // Жизнь пресных вод / Под ред. Ламперта. – 1900. – С. 203–224.

35. Бирштейн, Я. А. Malacostraca Армении / Я. А. Бирштейн // Труды Севанской озерной станции. – 1932. – № 4 (1–2). – С. 139–166.

36. Бирштейн, Я. А. О пещерных креветках Абхазии / Я. А. Бирштейн // Зоол. журнал. – 1939. – Т. 18. – Вып. 6. – С. 960–975.

37. Бирштейн, Я. А. К фауне пещерных Amphipoda Абхазии / Я. А. Бирштейн // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 1940. – Т. 49. – Вып. 3–4. – С. 47–54.

38. Бирштейн, Я. А. Жизнь в пещерах / Я. А. Бирштейн // Успехи совр. биологии. – 1940. – Т. 13. – Вып. 13. – С. 385–402.

39. Бирштейн, Я. А. Пещерная фауна Западного Закавказья / Я. А. Бирштейн // Зоол. журн. – 1950. – Т. 29. – Вып. 4. – С. 354–336.

40. Бирштейн, Я. А. Подземные бокоплавы района Хоста-Гудаута (Западное Закавказье) / Я. А. Бирштейн // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 1952. – Т. 57. – Вып. 1. – С. 26–39.

41. Бирштейн, Я. А. Подземные бокоплавы Крыма / Я. А. Бирштейн // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 1961. – Т. 66. – Вып. 6. – С. 126–143.

42. Бирштейн, Я. А. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун / Я. А. Бирштейн. – М. : Наука, 1985. – 248 с.

43. Бирштейн, Я. А. Изучение подземных вод / Я. А. Бирштейн, Е. Б. Боруцкий // Жизнь пресных вод СССР. – М. : Изд-во АН СССР, 1950. – С. 701–711.

44. Бирштейн, Я. А. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение / Я. А. Бирштейн, Л. Г. Виноградов // Зоологический журнал. – 1934. – Т. 13. – № 1. – С. 39–70.

45. Бирштейн, Я. А. Некоторые итоги и задачи изучения подземной фауны СССР / Я. А. Бирштейн, С. И. Лёвушкин // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46. – Вып. 10. – С. 1509–1535.

46. Богачев, А. В. Стрекозы, собранные в Кахском районе Аз. ССР / А. В. Богачев // Тр. Аз. филиала АН СССР. – Сер. Зоол. – 1937. – Т. 20. – С. 33–44.

47. Боруцкий, Е. В. Наземные Isopoda пещер Кавказа и Крыма. 1. Сем. Ligiidae / Е. В. Боруцкий // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1950.Т. 55. Вып. 5. С. 69-81.

48. Бродский, К. А. Горный поток Тянь-Шаня. Эколого-фаунистический очерк / К. А. Бродский. – Л. : Наука, 1976.– 244 с.

49. Бурковский, И. В. Морская биоценология. Организация сообществ и экосистем / И. В. Бурковский. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2006. – 285 с.

50. Вейсиг, С. Я. Фауна шолларских родников / С. Я. Вейсиг // Известия Азербайдж. гос. ун-та, отделение естеств. и мед. наук. – 1930. – Т. 9. – С. 173–185.

51. Верещагин, Н. К. Плейстоценовые реликты Кабристана и Апшеронского полуострова / Н. К. Верещагин // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. – 1949. – LIV (4). – С. 3–14.

52. Виленкина, М. Н. О возможности функционального подхода к количественной оценке степени дифференциации и интеграции организма / М. Н. Виленкина, Б. Я. Виленкин // Журнал общей биологии. – 1969. – Т. 30. – № 2. – С. 132–139.

53. Герасимов, И. П. Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет (атлас-монография) / И. П. Герасимов, А. А. Величко (ред). – М. : Наука, 1982. – 155 с.

54. Григоренко, В. Н. Состав фауны ручейников Крыма / В. Н. Григоренко // Latvijas Entomologs. – 1987. – Т. 30. – С. 76–89.

55. Григоренко, В. Н. Некоторые аспекты экологии ручейников Крыма и Западного Кавказа / В. Н. Григоренко // Вопросы экологии ручейников СССР. – Орджоникидзе, 1987. – С. 21–23.

56. Григоренко, В. Н. Новый вид ручейников рода *Diplectrona* (Trichoptera, Hydropsychidae) с Западного Кавказа / В. Н. Григоренко, В. Д. Иванов // Вестник ЛГУ. – Л., 1991. – Вып. 1(3). – С. 111–113.

57. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. – Кишинев : Гл. ред. МСЭ, 1990. – 408 с.

58. Державин, А. Н. Бокоплавы Нахичеванской АССР / А. Н. Державин // Труды Института зоологии АН СССР, Азерб. филиал. – Баку, 1938. – Т. 42, вып. 8. – С. 163–184.

59. Державин, А. Н. Пресноводные перкариды Талыша / А. Н. Державин // Труды Института зоологии АН СССР, Азерб. филиал. – Баку, 1939. – Т. 10. – С. 43–58.

60. Державин, А. Н. Подземные бокоплавы Закавказья / А. Н. Державин // Изв. АН Азерб. ССР. – 1945. – Вып. 8. – С. 27–43.

61. Державин, А. Н. Пресноводные Peracarida черноморского побережья Кавказа / А. Н. Державин // Русский гидробиологич. журнал. – 1924. – Т. 3. – № 67. – С. 113–129.

62. Джафаров, Ш. М. Мошки (сем. Simuliidae). Двукрылые насекомые. Фауна Азербайджана / Ш. М. Джафаров. – Том V, вып. I. – Баку : Изд. АН АзССР, 1960. – 156 с.

63. Дядичко, В. Г. Водные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Северо-Западного Причерноморья / В. Г. Дядичко. – Одесса : Астропринт, 2009. – 204 с.

64. Жадин В. И. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора / В. И. Жадин, С. В. Герд. – М. : Учпедгиз, 1961. – 599 с.

65. Жильцова, Л. А. Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognata / Л. А. Жильцова // Фауна России непредельных стран. – СПб. : Наука, 2003. – 538 с.

66. Забусова-Жданова, З. И. Заметки о турбеллариях Крыма / З. И. Забусова-Жданова // Труды общ-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. – 1945. – Т. 57, вып. 1–2. – С. 81–88.

67. Забусова-Жданова З. И. К фауне планарий Армянской ССР / З. И. Забусова-Жданова // Известия АН Армянской ССР. – 1963. – Т. 16. – № 4. – С. 98–106.

68. Зайцев, Ф. А. Плавунцы Кавказа / Ф. А. Зайцев // Работы Северо-кавказской гидробиологической станции. – Владикавказ, 1927. – № 2. – С. 1–42.

69. Зайцев, Ф. А. Обзор вертячек Кавказа (Coleoptera, Gyrinidae) / Ф. А. Зайцев // Работы Северо-кавк. гидробиол. станции. – Владикавказ, 1928. – Т. II, вып. 2–3. – С. 43–48.

70. Зайцев, Ф. А. К фауне плавунцов Закавказья (Coleoptera, Dytiscidae) / Ф. А. Зайцев // Доклады АН Арм. ССР. – 1945. – Т. 4. – № 3. – С. 87–91.

71. Зайцев, Ф. А. Представители семейства Haliplidae в фауне Закавказья и сопредельных стран / Ф. А. Зайцев // Труды Института зоологии. – Тбилиси, 1946. – Т. 6. – С. 285–290.

72. Зайцев, Ф. А. Плавунцовые и вертячки / Ф. А. Зайцев // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 4. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – 378 с.

73. Зимбалевская, Л. Н. Сообщества беспозвоночных в зарослях высшей водной растительности среднего Днепра / Л. Н. Зимбалевская // Гидробиологический журнал. – 1965. – № 3. – С. 38–49.

74. Зимбалевская, Л. Н. Некоторые черты структуры сообществ пресноводных фитофильных беспозвоночных / Л. Н. Зимбалевская // Гидробиологический журнал. – 1974. – № 6. – С. 38–46.

75. Зимбалевская, Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ / Л. Н. Зимбалевская. – Киев : Наукова думка, 1981. – 216 с.

76. Зосидзе, И. Ш. О вертикальном распределении зообентоса рек Аджарской АССР / И. Ш. Зосидзе // Труды АН Груз. ССР. – 1972. – Т. 68. – № 2. – С. 461–463.

77. Иззатулаев, З. И. Род *Melanopsis* (Gastropoda Pectinibranchia) и его распространение в водоемах СССР / З. И. Иззатулаев, Я. И. Старобогатов // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63. – Вып. 10. – С. 1471–148.

78. Казанников, В. А. Пресноводные моллюски северных склонов Центрального Кавказа и Восточного Предкавказья (бассейн реки Терек) : автореф. дис. … канд. биол. наук / В. А. Казанников. – Л., 1973. – 20 с.

79. Какауридзе, Т. Г. Распределение бентической фауны в горной речке Дабахана / Т. Г. Какауридзе // Труды Зоологич. института АН Грузинской ССР. – 1946. – Т. VI. – С. 112–116.

80. Канюкова, Е. В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) фауны России и сопредельных стран / Е. В. Канюкова. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 297 с.

81. Касымов, А. Г. Гидрофауна Нижней Куры Мингечаурского водохранилища / А. Г. Касымов. – Баку : Изд. АН Азерб. ССР, 1965. – 372 с.

82. Касымов, А. Г. Пресноводная фауна Кавказа / А. Г. Касымов. – Баку : Элм, 1972. – 286 с.

83. Касымов, Г. А. К изучению гидрофауны р. Союхбулаг / Г. А. Касымов, Н. Ф. Лиходеева // Доклады АН Азерб. ССР. – 1962. – Т. 18. – № 8. – С. 53–56.

84. Кетенчиев, Х. А. Влияние факторов среды на распространение и разнообразие стрекоз Кавказа / Х. А. Кетенчиев // Биологическое разнообразие Кавказа. Материалы 2-й междунар. конф. – Махачкала, 2000. – С. 93–95.

85. Кетенчиев, Х. А. К экологии и биологии личинок стрекоз степной зоны Кабардино-Балкарии / Х. А. Кетенчиев, С. Г. Козьминов // Актуальные проблемы химии, биологии и экологии в Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) : Тез. докл. науч.-практ. конф. – Нальчик, 1997. – С. 99–101.

86. Кетенчиев, Х. А. Определитель стрекоз Кавказа : уч. пособие для студ. ун-тов / Х. А. Кетенчиев, А. Ю. Харитонов. – Нальчик : Кабардино-Балк. гос. ун-т, 1998. – 119 с.

87. Кириченко, А. Н. К фауне Hemiptera – Heteroptera Крыма / А. Н. Кириченко // Русское энтомологическое обозрение. – 1911. – Т. 10, вып. 4. – С. 311–315.

88. Кириченко, А. Н. Фауна Черноморского побережья Кавказа. VII. Класс Насекомые. Insecta / А. Н. Кириченко // Тр. общества изучения Черноморского побережья. – 1913. – Т. 2. – С. 191–214.

89. Кириченко, А. Н. Полужесткокрылые (Hemiptera-Heteroptera) Кавказского края, I / А. Н. Кириченко // Записки Кавказского музея. – Серия А. – 1918. – № 6. – С. 1–177.

90. Кириченко, А. Н. К фауне Hemiptera – Heteroptera Крыма, VI / А. Н. Кириченко // Русское энтомологическое обозрение. – 1925. – Т. 19, вып. 1. – С. 171–175.

91. Кириченко, А. Н. Новые виды рода Aphelochirus Westw (Hemiptera, Naucoridae) / А. Н. Кириченко // Русский гидробиол. журнал. – 1925. – Т. 4. – № 1/2. – С. 35–41.

92. Кириченко, А. Н. К фауне Hemiptera – Heteroptera Крыма, VII / А. Н. Кириченко // Русское энтомологическое обозрение. – 1928. – Т. 22, вып. ½. – С. 129–132.

93. Кириченко, А. Н. Водные полужесткокрылые (Hemiptera: Hydrobiotica и Sandaliorhyncha), собранные Д. А. Тарноградским в с-з. Персии и на Кавказе / А. Н. Кириченко // Работы Северо-Кавказской гидробиол. станции при Горском с-х. институте. – Владикавказ, 1930. – Т. 3, вып. 1. – С. 45–62.

94. Клюге, Н. Ю. Новый вид поденок рода *Ephemera* (Ephemeroptera, Ephemeridae) из Армении / Н. Ю. Клюге // Вестник зоологии. – 1988. – № 3. – С. 76–78.

95. Кобахидзе, Д. Н. Материалы к инфентаризации гирудофауны Грузии / Д. Н. Кобахидзе // Труды Института АН Груз. ССР. – 1946. – Т. III, вып. 9. – С. 294–297.

96. Кобахидзе, Д. Н. Новый подвид пещерной пиявки из Грузинской ССР (Hirudinea, Herpobdellidae) / Д. Н. Кобахидзе // Сообщения АН Груз. ССР. – Т. 21. – 1958. – № 5. – С. 591–592.

97. Корноухова, И. И. Описание личинки *Rhyacophila aliena* Mart. (Trichoptera, Rhyacophilidae) района северных склонов Центрального Кавказа / И. И. Корноухова // Сб. зоол. работ. – Орджоникидзе, 1973. – С. 91–93.

98. Корноухова, И. И. Зональное распространение ручейников бассейна р. Терек / И. И. Корноухова // Сб. зоол. работ. – Орджоникидзе, 1973. – С. 95–100.

99. Корноухова, И. И. Описание личинки ручейника *Chaetopteryx kelensis* Mart. (Trichoptera, Limnephiltdae) / И. И. Корноухова // В сб.: Экология животных северных склонов Центрального Кавказа. – 1978. – С. 6–9.

100. Корноухова, И. И. Описание личинки и куколки ручейника *Micropterna terekensis* Mart. (Trichoptera, Limnephilidae) / И. И. Корноухова // В сб.: Экология животных северных склонов Центрального Кавказа. – Орджоникидзе, 1980. – С. 25–27.

101. Корноухова, И. И. Новые данные по экологии и фенологии *Silo proximus* Mart. (Trichoptera, Goeridae) с описанием куколки / И. И. Корноухова // В сб.: Фауна и экология животных Центрального Кавказа. – Орджоникидзе, 1986. – С. 34.

102. Корноухова, И. И. Описание личинки ручейника *Ptilocolepus dilatatus* Mart., 1913 (Trichoptera, Hydroptilidae) с Кавказа / И. И. Корноухова // В сб.: Вопросы изучения беспозвоночных животных Кавказа. – Владикавказ, 1991. – С. 35.

103. Корноухова, И. И. Описание личинки ручейника *Diplectrona robusta* Mart., 1934 (Trichoptera, Hydroptilidae) с Кавказа / И. И. Корноухова // Вопросы изучения беспозвоночных животных Кавказа : сб. научн. тр. – Владикавказ : Изд-во СОГУ, 1992. – С. 3–6.

104. Корноухова, И. И. Новые виды ручейников (Trichoptera) бассейна р. Терек / И. И. Корноухова // Вестник Северо-Осетинского отдела Русского геогр. общ-ва. – Владикавказ : Изд-во СОГУ, 1997. – С. 39–43.

105. Корноухова, И. И. Ручейники (Trichoptera) Большого Кавказа: состав, распространение, происхождение / И. И. Корноухова. – СПб. : Изд-во Зоол. ин-та, 1999. – 61 с.

106. Корнюшин, А. В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidiodea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения / А. В. Корнюшин. – Киев : Изд-во ин-та Зоологии НАН Украины, 1996. – 175 с.

107. Круглов, Н. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии / Н. Круглов. – Смоленск : Изд-во СГПУ, 2005. – 507 с.

108. Кучерук, Н. В. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района североперуанского апвеллинга / Н. В. Кучерук, Т. А. Савилова // Бюлл. МОИП. – Отд. биол. – 1985. – Т. 89. – Вып. 4. – С. 59–70.

109. Лазуков, Г. И. Плейстоцен территории СССР / Г. И. Лазуков. – М., Высшая школа, 1989. – 320 с.

110. Ламперт, К. Жизнь пресных вод / К. Ламперт. – С.-Петербург : изд. А. Ф. Девриена, 1900. – 879 с.

111. Леванидов, В. Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока / В. Я. Леванидов // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 3–21.

112. Леванидова, И. М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР / И. М. Леванидова // Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. – Л. : Наука, 1982. – 215 с.

113. Лепнева, С. Г. Личинки ручейников из пещер Закавказья / С. Г. Лепнева // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 1940. – Т. 49. – Вып. 3–4. – С. 79–85.

114. Лепнева, С. Г. К вопросу об экологической классификации ручейников текучих вод / С. Г. Лепнева // Энтомологич. обозрение. – 1949. – Т. 30. – № 3–4. – С. 253–265.

115. Лепнева, С. Г. Новая личинка ручейника (Trichoptera, Rhyacophilidae) из высокогорий Закавказья / С. Г. Лепнева // Энтомологич. обозрение. – 1956. – Т. 35. – № 4. – С. 899–911.

116. Лепнева, С. Г. Ручейник *Plectrocnemia latissima* на Кавказе и в сопредельных странах / С. Г. Лепнева // Энтомологич. обозрение. – 1973. – № 2. – С. 391–395.

117. Лепнева, С. Г. Ручейник *Rhyacophilla subovata* Mart. на Кавказе (Trichoptera, Rhyacophilidae) / С. Г. Лепнева // Энтомологич. обозрение. – 1959. – Т. 38. – № 3. – С. 655–661.

118. Ливанов, Н. А. Планарии Копет-Дага и близкие виды Крыма, Кавказа и Закавказья / Н. А. Ливанов // Труды Мургабской гидробиологич. станции. – Ашхабад, 1951. – Вып. 1. – С. 103–114.

119. Липин, А. Н. Пресные воды и их жизнь / А. Н. Липин. – М. : Учпедгиз, 1941. – 408 с.

120. Лукин, Е. И. К фауне пиявок Северного Кавказа / Е. И. Лукин // Труды зоологического института АН СССР. – 1959. – Т. 26. – С. 354–359.

121. Лукин, Е. И. О географическом распространении двух южных палеарктических видов пиявок – *Batracobdella algira* (Mog.-Tand.) и *Herpobdella srschegolewi* Lukin et Epstein / Е. И. Лукин, В. М. Эпштейн // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 43, вып. 4. – С. 607–609.

122. Лукин, Е. И. Новые сведения о фауне пиявок пресноводных вод Крыма / Е. И. Лукин, В. М. Эпштейн // Зоологический журнал. – 1960. – Т. 39. – № 9. – С. 1429–1432.

123. Макарченко Е. А. Хирономиды подсемейства Diamesinae (Diptera, Chironomidae) Северного полушария : дис. … д-ра биол. наук. – Владивосток, 1998. – 422 с.

124. Малевич, И. И. К фауне пресноводных Oligochaeta Кавказа / И. И. Малевич // Работы Северо-Кавказской гидробиол. станции при Горском с/х институте. – 1930. – III, 1–3. – С. 45–62.

125. Малевич, И. И. Олигохеты пещер Кавказа / И. И. Малевич // Бюллетень МОИП. – Вып. 1947. – 52. – № 4. – С. 11–24.

126. Мартынов, А. В. К познанию фауны Trichoptera Кавказа / А. В. Мартынов // Труды Русского энтомологического общества. – 1913. – 4.2. – Т. 40. – № 7. – С. 1–30.

127. Мартынов, А. В. Заметка о коллекции Trichoptera Кавказского музея / А. В. Мартынов // Известия Кавказского музея. – 1913. – Т. 7. – С. 1–7.

128. Мартынов, А. В. Дополнительные данные о фауне Trichoptera Кавказа / А. В. Мартынов // Русское энтомологическое обозрение. – 1927. – Т. 2. – С. 119–127.

129. Мартынов, А. В. К познанию веснянок Кавказа 1. Nemouridae и Leuctridae Центрального Кавказа / А. В. Мартынов // Труды Сев.-Кав. гидробиол. станции. – Владикавказ, 1928. – Т. 2. – Вып. 2–3. – С. 18–42.

130. Мартынов, А. В. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентонических животных / А. В. Мартынов // Русский зоологический журнал. – 1929. – Вып. 9. – № 3. – С. 3–35.

131. Мартынов, А. В. О ручейниках (Trichoptera) Нахичеванской АССР и сопредельных стран / А. В. Мартынов // Труды Зоол. ин-та Азерб. ССР. – Т. 8/42. – 1938. – С. 65–73.

132. Мартынов, А. В. Заметка о фауне Trichoptera Крыма / А. В. Мартынов // Ежегодник Зоол. музея Академии наук. – 1916. – Т. 21. – С. 165–199.

133. Мартынов, А. В. К познанию пресноводной фауны черноморского побережья Кавказа. Часть I / А. В. Мартынов // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1932. – С. 73–98.

134. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2001. – 263 с.

135. Мурванидзе, Д. И. Материалы к гидробиологии р. Бакурианки / Д. И. Мурванидзе // Труды Зоологического института АН Грузинской ССР. – 1948. – Т. VIII. – С. 51–75.

136. Надашвили, Н. Л. К изучению фауны бокоплавов (сем. Gammaridae) небольших водоемов Лагодехского района / Н. Л. Надашвили // Сообщения АН ГССР. – 1966. – Т. 42. – № 2. – С. 457–463.

137. Надашвили, Н. Л. К вопросу о фауне *Gammaridae* (Amphipoda) в водоемах западной Грузии / Н. Л. Надашвили // Сообщения АН ГССР. – 1969. – Т. 55. – № 2. – С. 449–452.

138. Насимович, А. И. Экология обитателей холодных источников и их охрана / А. И. Насимович. – Минск : БелНИИНТИ, 1990. – 28 с.

139. Невесская Л. А. Эволюционные преобразования малакофауны в неогеновых бассейнах Паратетиса как пример развития экосистем островного типа / Л. А. Невесская, И. А. Гончарова, Л. Б. Ильина, С. В. Попов // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70. – № 5. – С. 396–414.

140. Новикова, Е. А. Поденки семейства Baetidae (Ephemeroptera) фауны СССР : дис. … канд. биол. наук / Е. А. Новикова. – ЛГУ, 1987. – 215 с.

141. Новикова, Е. А. Поденки подрода *Nigrobaetis* (Ephemeroptera, Baetidae, Baetis) / Е. А. Новикова, Н. Ю. Клюге // Энтомологическое обозрение. – 1994. – № 73(3). – С. 623–644.

142. Олеарий, А. Описание путешествия в Московию и через Московию в Персию и обратно / А. Олеарий. – СПб. : Изд. А. С. Суворина, 1906. – XXVIII. – 582 с.

143. Павловский Е. Н. (ред.) Животный мир СССР. Том 5. Горные области Европейской части СССР / Ред. Е. Н. Павловский. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1958. – 656 с.

144. Палатов, Д. М. Высотная изменчивость реофильных сообществ макробентоса Кавказа и Закавказья / Д. М. Палатов // Материалы II Всероссийской школы-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. – Борок. – 2014 – С. 314–317.

145. Палатов, Д. М. Экология и распространение бокоплава *Gammarus crispus* Mart. в водотоках Западного Кавказа / Д. М. Палатов, А. М. Соколова // Материалы II международной научно-практической конференции

«Биоразнообразие, Биоконсервация, Биомониторинг». – Майкоп : Изд-во АГУ, 2015. – С. 63–66.

146. Палатов, Д. М. Реофильная фауна и сообщества беспозвоночных тундровой зоны на примере Южного Ямала / Д. М. Палатов, М. В. Чертопруд // Биология внутр. вод. – 2012. – № 1. – С. 23–32.

147. Палатов, Д. М. Фауна и типы сообществ макрозообентоса мягких грунтов водотоков горных районов Восточного Причерноморья / Д. М. Палатов, М. В. Чертопруд, А. А. Фролов // Биология внутренних вод. – 2016. – 2. – С. 45–55.

148. Палатов, Д. М. Экология и распространение гастропод подсемейства Belgrandiellinae (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) на территории Западного Закавказья / Д. М. Палатов, М. В. Винарский // Материалы молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Кострома : Костромской печатный дом, 2015 – С. 49–54.

149. Палатов, Д. М. Стигобионтные моллюски пещер Западной Грузии (Кавказ). / Д. М. Палатов, А. М. Соколова // Материалы II Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Кострома : Костромской печатный дом, 2016 – С. 87–91.

150. Панченко, А. А. О мошках (Diptera, Simuliidae) Крыма / А. А. Панченко // Материалы VIII науч. конф. паразитол. УССР. «Проблемы паразитологии». – Киев : Наукова думка, 1975. – С. 93–94.

151. Панченко А. А. Новый вид мошек *Chetha chodakovi* sp. n. (Diptera, Simuliidae) из Крыма / А. А. Панченко // Изв. ХЭО. – 1998. – Том 6. – Вып. 2. – С. 31–36.

152. Панченко А. А. Новый вид мошки рода *Obuchovia* (Diptera, Simuliidae) из Крыма / А. А. Панченко // Праці V з'їзду УЕТ. – Харьків, 1998. – С. 131–135.

153. Панченко А. А. О биоразнообразии сем. Simullidae (Diptera) на Южном макросклоне Крымских гор / А. А. Панченко // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – Харьков, 2000. – Т. 9. – В. 2. – С. 46–49.

154. Паньков, Н. Н. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы) / Н. Н. Паньков. – Пермь : Изд-во ПГНИУ, 2004. – 162 с.

155. Плигин, Ю. В. Понто-каспийские беспозвоночные в ценотической структуре макрозообентоса Киевского водохранилища (р. Днепр) / Ю. В. Плигин // Экология водных беспозвоночных : сб. матер. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. – Борок, 30 окт. – 2 ноября 2010. – Ярославль. – С. 224–227.

156. Попова, А. Н. Odonata собранные Северо-Кавказской гидробиологической станцией в 1921–1923 и 1925 гг. / А. Н. Попова // Работы Сев.-Кавк. гидробиол. станции. – 1928. – Т. 2. – Вып. 2–3. – С. 120–123.

157. Порфирьева, Н. А. Планарии Кавказа / Н. А. Порфирьева // Учёные записки Казанского ун-та. – Т. 120, кн. 6: Тр. Об-ва естествоисп. при Казан. ун-те. – Казань, 1958. – Т. 62. – С. 39–89.

158. Порфирьева, Н. А. К зоогеографии планарий СССР / Н. А. Порфирьева // Зоологический журнал. – Б. XL, вып. 3. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – С. 454–457.

159. Порфирьева, Н. А. Планарии Европейской части СССР. Морфология, систематика, распространение / Н. А. Порфирьева, Р. Я. Дыганова. – Казань : Изд-во КГУ, 1987. – 193 с.

160. Прокин, А. А. Макрозообентос малых и средних рек Окско-Донской равнины в пределах Воронежской области (по данным 2008 г.) / А. А. Прокин, Ю. К. Петрухин // Экология водных беспозвоночных : сб. матер. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – Борок, 30 окт. – 2 ноября 2010. – Ярославль, 2010. – С. 249–255.

161. Прокин А. А. Водные полужесткокрылые и водомерки (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) Северо-Западного Кавказа: обзор фауны и ее зоогеографические / А. А. Прокин, М. И. Шаповалов, М. А. Сапрыкин // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008. – № 4(3). – С. 261–272.

162. Прокопов, Г. А. Эндемичные насекомые в экосистемах рек южного макросклона Крымских гор / Г. А. Прокопов // Записки Общества геоэкологов. – Симферополь, 2000. – Вып. 4. – С. 28–34.

163. Прокопов, Г. А. К познанию распределения гидрофауны реки Альма в пределах Крымского природного заповедника / Г. А. Прокопов // Ученые записки Таврич. нац. ун-та. – Серия: Биология. – 2003. – Т. 16. – № 3. – С. 177–186.

164. Прокопов, Г. А. Особенности распределения пресноводной фауны Крыма в свете истории ее формирования / Г. А. Прокопов // Наукови записки Тернопольського национального педагогичного университету им. В. Гнатюка. – Сер. Биология. – 2005. – Т. 26. – № 3. – С. 363–365.

165. Рубцов, И. А. Simuliidae Севана и Предкавказья / И. А. Рубцов // Тр. Севанск. гидробиол. станции. – 1940. – № 6. – С 79–85.

166. Савченко, Е. Н. Семейство Tipulidae, Limoniidae / Е. Н. Савченко // Определитель насекомых Европейской части СССР / Под ред. Г. Я. Бей-Биенко. – Т. V. – Л. : Наука, 1959. – С. 59–112.

167. Садовский, А. А. Материалы по гидробиологии бассейна средней и верхней Куры / А. А. Садовский // Труды Зоологич. ин-та Груз. ССР. – 1940. – Т. 1. – Вып. 3. – С. 203–210.

168. Садовский, А. А. О некоторых малоизвестных личинках Ephemeroptera из бассейна средней и верхней Куры / А. А. Садовский // Труды Зоологич. ин-та Груз. ССР. – 1946. – Т. 6. – С. 221–242.

169. Садовский, А. А. Об интегральной гипсометрической закономерности распределения зообентоса в р. Алазани и других горных реках Куринского бассейна / А. А. Садовский // Труды Зоологич. ин-та Груз. ССР. – 1948. – Т. 7. – С. 21–50.

170. Сатунин, К. А. О зоогеографических округах Кавказского края / К. А. Сатунин // Известия Кавказского музея. – 1913. – Т. 7. – С. 7–129.

171. Синиченкова, Н. Д. Поденки рода *Iron* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) / Н. Д. Синиченкова // Энтомологическое обозрение. – 1976. – Т. 55. – Вып. 4. – С. 820–853.

172. Синиченкова, Н. Д. Переописание личиночной и имагинальной стадий *Iron aesculus* (Imanishi), 1934 с обсуждением эволюции жаберного аппарата личинок рода *Iron* Eaton, 1881 (Ephemeroptera, Heptageniidae) / Н. Д. Синиченкова // Бюллетень Московского Общества испытателей природы (отделение биологии). – 1978. – № 83(5). – С. 49–56.

173. Синиченкова, Н. Д. *Rhithrogena excisa* sp.n. новый вид поденок фауны Кавказа (Ephemeroptera, Heptageniidae) / Н. Д. Синиченкова // Труды Всесоюзного энтомологического общ-ва. – 1979. – Т. 61. – С. 7–8.

174. Синиченкова, Н. Д. Поденки рода *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) фауны Кавказа / Н. Д. Синиченкова // Энтомологическое обозрение. – 1979. – № 58(4). – С. 811–820.

175. Синиченкова, Н. Д. Поденки рода Iron Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) / Н. Д. Синиченкова // Энтомологическое обозрение. – 1979. – Т. 58. – Вып. 4. – С. 811–820.

176. Синиченкова, Н. Д. К познанию рода *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) / Н. Д. Синиченкова // Вестник МГУ. – Вып. 3. – 1973. – С. 16–22.

177. Скворцов, В. Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа : атлас-определитель / В. Э. Скворцов. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2010. – 622 с.

178. Скориков, А. С. Новый вид речного рака с Кавказа / В. Э. Скворцов // Известия Кавказскаго музея. – 1911. – Т. 5. – Вып. 4. – С. 341–350.

179. Старобогатов, Я. И. К познанию моллюсков подземных вод Кавказа / Я. И. Старобогатов // Бюлл. Московского об-ва испытателей природы. – Отд. биолог. – 1962. – Т. 67. – С. 42–54.

180. Старобогатов, Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара / Я. И. Старобогатов. – Л. : Наука, 1970. – 372 с.

181. Старобогатов, Я. И. К систематике пресноводных крабов семейства Potamidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) Средиземноморья и Передней Азии / Я. И. Старобогатов, С. В. Василенко // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58. – № 12. – С. 1790– 1801.

182. Тертерян, А. Е. Мошки (Simuliidae). Фауна Армянской ССР / А. Е. Тертерян. – Ереван, 1968. – 272 с.

183. Турбанов, И. С. Современное состояние биоспелеологии в России и странах бывшего Советского Союза: обзор пещерной (эндогейной) фауны беспозвоночных. 1. Введение – Crustacea / И. С. Турбанов, Д. М. Палатов, С. И. Головач // Зоологический журнал. – 2016. – № 95 (10). – С. 1136–1159.

184. Ульянин, В. Список сетчатокрылых и прямокрылых насекомых губерний Московского учебного округа / В. Ульянин // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, состоящего при Императорском Московском университете. – 1869. – Т. 6. – Вып. 2. – С. 1–220.

185. Утєвський, С. Ю. Роль екологічних і історичних факторів та міжвидової конкуренції в формуванні ареалів п’явок (Hirudinida) / С. Ю. Утєвський, М. В. Владимирська, Д. М. Палатов // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. – Серія: біологія. – 2015. – 25. – С. 239–247.

186. Хицова, Л. Н., Будаева И. А. Мошки (Diptera, Simuliidae) Северо-Западного Кавказа / Л. Н. Хицова, И. А. Будаева. – Воронеж : Издательский дом ВГУ, 2014. – 184 с.

187. Цееб, Я. Я. Зоогеографический очерк и история Крымской гидрофауны / Я. Я. Цееб // Ученые записки Орловского гос. пед. ин-та. – Серия естествознания и химии. – 1947. – Вып. 2 – С. 67–112.

188. Чекановская, О. В. К фауне малощетинковых червей Северного Кавказа / О. В. Чекановская // Тр. зоол. ин-та АН СССР. – 1959. – XXVI. – С. 347–354.

189. Чекановская, О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР / О. В. Чекановская. – Л. : АН СССР, 1962. – 411 с.

190. Чернова, О. А. К познанию поденок Восточного Закавказья / О. А. Чернова // Труды Азербайджанского филиала АН СССР. – 1938. – № 7(42). – С. 55–64.

191. Чернышев, В. Б. 1996. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. – Москва : Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.

192. Чертопруд, М. В. Родниковые сообщества макробентоса Московской области / М. В. Чертопруд // Журн. общ. биологии. – 2006. – Т. 67. – № 5. – С. 376–384.

193. Чертопруд, М. В. Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71. – № 2. – С. 144–162.

194. Чертопруд, М. В. Реофильные сообщества макробентоса Северо-Западного Закавказья. Материалы IV Всерос. симпозиума по амфибиотич. и водным насекомым и X Трихоптерологич. Симпозиума / М. В. Чертопруд. – Владикавказ : Изд-во СОГУ, 2010. – С. 131–135.

195. Чертопруд, М. В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72. – № 1. – С. 51–73.

196. Чертопруд, М. В. Разнообразие реофильных сообществ макробентоса / М. В. Чертопруд // Материалы лекций II Всерос. школы-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 18–22 ноября 2014). – Том 1. – Ярославль : Филигрань, 2014. – С. 112–124.

197. Чертопруд, М. В. Изменения сообщества макробентоса вдоль течения реки Малая Хоста (Северный Кавказ). Тезисы сессии стендовых сообщений «Водные экосистемы и организмы – 4» (Москва, МГУ,

19.06.2002) / М. В. Чертопруд, И. Б. Азаров. – М. : МАКС Пресс, 2003. – С. 127.

198. Чертопруд, М. В. Реофильные сообщества макробентоса юго-запада Кольского полуострова / М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов // Биология внутренних вод. – 2013. – № 4. – С. 34–42.

199. Чертопруд, М. В. Фауна и сообщества реофильного макробентоса восточной части Новосибирской области: эффекты крупномасштабного экотона / М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов // Вестник МГУ. – Сер. 16. Биология. – 2013. – № 3. – С. 33–38.

200. Чертопруд, М. В. Разнообразие сообществ макробентоса водотоков Северного Кавказа: влияние района изучения и размера водотока. Тезисы сессии стендовых сообщений «Водные экосистемы и организмы – 2» (Москва, МГУ, 23–24.06.2000) / М. В. Чертопруд, К. В. Песков. – М. : МАКС Пресс, 2000. – С. 88.

201. Чертопруд, М. В. Изменения литореофильного сообщества макробентоса вдоль течения р. Чухукт (Северный Кавказ). Тезисы сессии стендовых сообщений «Водные экосистемы и организмы – 3» (Москва, МГУ, 20–21.06.2001) / М. В. Чертопруд, К. В. Песков. – М. : МАКС Пресс, 2001. – С. 113.

202. Черчесова, С. К. Амфибиотические насекомые (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) рек Северной Осетии / С. К. Черчесова – М. : Изд-во МСХА, 2004. – 238 с.

203. Черчесова, С. К. Бентос реки Малка / С. К. Черчесова, Л. А. Хазеева и др. // Вестник МАНЭБ. – СПб., 2007. – Т. 13. – № 3. – С. 84–86.

204. Черчесова, С. К. Влияние температуры на распространение амфибиотических насекомых в бассейне реки Терек / С. К. Черчесова, Л. А. Хазеева и др. // Вестник МАНЭБ. – Т. 14. – № 3. – СПб., 2008. – С. 66–67.

205. Шарова, И. Х. Жизненные формы и значение конвергенции и параллелизмов в их классификации / И. Х. Шарова // Журнал общей биологии – 1973. – Т. 34. – № 4. – С. 563-570.

206. Шенгелия, Е. С. Стрекозы (Odonata) в фауне высокогорья Большого Кавказа в Грузии / Е. С. Шенгелия // Фауна высокогорья Большого Кавказа в пределах Грузии. – Тбилиси, 1964. – С. 15–19.

207. Шенгелия, Е. С. Стрекозы (Odonata) Грузии / Е. С. Шенгелия // Тр. Ин-та зоологии АН ГССР. – 1953. – Т. 11. – С. 147–165.

208. Шубина, В. Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана / В. Н. Шубина. – СПб. : Наука, 2006. – 401 с.

209. Шумеев, А. Н. К фауне дендроцелид (Turbellaria: Tricladida: Dendrocoelidae) Северо-Западного Кавказа / А. Н. Шумеев // IV междунар. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа» (Тезисы докладов). – Махачкала, 2002. – С. 35–36.

210. Шумеев, А. Н. 2008. Пресноводные и наземные планарии Северо-Западного Кавказа : дис. … канд. биол. наук : 03.00.08 / А. Н. Шумеев. – СПб. – 144 с.

211. Шумеев, А. Н. К фауне пресноводных планарий (Plathelminthes, Turbellaria, Paludicola) Адыгеи / А. Н. Шумеев, Г. Б. Бахтадзе // Тезисы докладов междунар. научно-практич. конф. «Биосфера и Человек». – Майкоп, 1999. – С. 165–166.

212. Юзбашьян, С. М. Некоторые итоги изучения кутаисской пещерной креветки / С. М. Юзбашьян // Труды Зоологического сектора Зак. ФАН СССР. – 1934. – № 1. – С. 175–193.

213. Юзбашьян, С. М. О шакуранской пещерной креветке / С. М. Юзбашьян // Труды биологических станций Наркомпроса Груз. ССР. – 1940. – Т. I. – С. 73–86.

214. Юзбашьян, С. М. О пещерных Atyidae / С. М. Юзбашьян // Труды зоологического сектора / Грузинский филиал Академии наук СССР. – Тбилиси, 1941. – Т. 3. – С. 153– 172.

215. Юзбашьян, С. М. К изучению фауны *Niphargus* в Грузии / С. М. Юзбашьян // Сообщения Академии наук Грузинской ССР. – Тбилиси, 1942. – Т. 3 (10). – С. 1077–1084.

216. Янковский, А. В. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР) / А. В. Янковский. – В серии: Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН. – Вып. 170. – СПб. : ЗИН РАН, 2003. – 570 с.

217. Alvarez-Cabria, M. Macroinvertebrate community dynamics in a temperate European Atlantic river. Do they conform to general ecological theory? / M. Alvarez-Cabria, J. Barquin, J. A. Juanes // Hydrobiologia. – 2011. – V. 658. – P. 277–291.

218. Argano, R. A cirolanid from subterranean waters of Turkey (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) / R. Argano, G. L. Pesce // Rev. Suisse Zool. – 1980. – V. 87(2). – P. 439–444.

219. Argano, R. Asellidae di Turchia (Crustacea, Isopoda) / R. Argano, G. L. Pesce // *Subordoni, V., Vigna-Taglianti, A.* Fauna ipogea di Turchia. Quaderni di Speleologia, Circolo Speleologico Romano. – 1978. – V. 3. – P. 15–25.

220. Balinsky, B. I. On the Plecoptera of the Caucasus / B. I. Balinsky // Trans. Roy. entomol. Soc. – London, 1950. – Vol. 101. – P. 59–87.

221. Bănărescu, P. Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süsswasserfischfauna der europäisch-mediterranen Unterregion / P. Bănărescu // Archive für Hydrobiologie. – 1960. – V. 57 (1/2). – S. 16–134.

222. Bănărescu, P. Zoogeography of fresh waters. Volume 2: distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia / P. Bănărescu // Zoogeography of fresh waters. Volume 2: distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. – 1991. – P. 519–1091.

223. Barjadze, S. Annotated list of invertebrates of the Georgian karst caves / S. Barjadze, M. Murvanidze, T. Arabuli, L. Mumladze, V. Pkhakadze, R. Djanashvili, M. Salakaia – Tbilisi : Georgian Academic Book, 2015. – 120 p.

224. Barnard, J. L. Freshwater Amphipoda of the World. Vol. 1, 2. Hayfield Associates / J. L. Barnard, C. M. Barnard – Mt. Vernon, Virginia, 1983. – 830 pp.

225. Barquín, J. Spatial patterns of macroinvertebrate diversity in New Zealand springbrooks and rhithral streams / J. Barquín, R. G. Death // Journal of the North American Benthological Society. – 2006. – T. 25. – № 4. – P. 768–786.

226. Bazzanti, M. Sandy bottom macroinvertebrates in two moderately polluted stations of the River Treia (Central Italy): structural and functional organization / M. Bazzanti // Ann. Limnol. – 1991. – V. 27. – P. 287–298.

227. Bazzanti, M. Ecological requirements of Chironomids Diptera: Chironomidae on the soft bottom of the River Arrone, Central Italy / M. Bazzanti // J. Freshwater Ecol. – 2000. – V. 15. – № 3. – P. 397–409.

228. Beutler, H. Odonaten aus dem Kaukasus und Transkaukasien (Georgische SSR, UdSSR) / H. Beutler // Notulae Odonatologicae. – 1987. – V. 2. – S. 137–139.

229. Birstein, J. A. Eine neue Art der Genus Asellus Geoffroy aus Transkaukasien / J. A. Birstein // Zool. Anz. – 1932. – Bd 98, H. 9/10. – S. 251–255.

230. Birstein, J. A. Malacostraca der Kutais-Höhlen am Rion (Transcaucasus, Georgien) / J. A. Birstein // Zoologischer Anzeiger. – 1933. – 104 (5-6). – S. 143–156.

231. Bischoff, W. G. Blepharoceridae aus dem Kaukasus / W. G. Bischoff // Arch. Hydrobiol. – 1935. – 28. – S. 462–491.

232. Boettger, O. Kaukasische Mollusken, gesammelt von Herrn Hans Leder in Paskau / O. Boettger // Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – 1879. – V. 6. – S. 1–42.

233. Boettger, O. Armenische und transkaukasische Mollusken / O. Boettger // Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – 1880. – V. 7. – S. 109–161.

234. Boettger, O. Kaukasische Mollusken gesammelt von Herrn Hans Leder, z. Zt. in Tiflis / O. Boettger // Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – Frankfurt am Main, 1880. – V. 7. – S. 109–150.

235. Boettger, O. Sechstes Verzeichnis transkaukasischer, armenischer und nordpersischer Mollusken / O. Boettger // Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – Frankfurt am Main, 1881. – V. 8. – S. 167–261.

236. Boettger, O. Die Binnenmollusken des Talysch-Gebietes / O. Boettger // In: *Radde G.* : Die Fauna und Flora des südwestlichen Caspi-Gebietes. Wissenschaftliche Beiträge zu den Reisen an der persisch-russischen Grenze. – Brockhaus, Leipzig, 1886. – VIII. – S. 257–350.

237. Braasch, D. *Epeorus znojkoi* Tshern. und *Iron magnus* n.sp. (Heptageniidae, Ephemeroptera) aus dem Kaukasus II / D. Braasch // Entomol. Nachr. – 1978. – Bd 22. – № 5. – S. 65–70.

238. Braasch, D. Neue Ecdyonurus-Arten (Heptageniidae, Ephemeroptera) aus dem Kaukasus und Transkaukasien (Sowjetunion). II / D. Braasch // Entomol. Nachr. – 1980. – Bd 24. – S. 23–28.

239. Braasch, D. *Leuctra meyi* n. sp. (Plecoptera, Leuctridae) aus dem West-Kaukasus (UdSSR) / D. Braasch, W. Joost // Entomologische Nachrichten. – 1981. – Bd 6. – S. 85–88.

240. Braasch, D. Neue Ecdycmurus-Arten (Ephemeroptera, Heptageniidae) aus dem Kaukasus und aus Transkaukasien (Sowjetunion). 1 / D. Braasch // Entomol. Nachr. – 1978 – Bd 23 – № 10. – S. 145–160.

241. Braasch, D. *Ecdyonurus armeniacus* n.sp. aus der Armenischen SSR (UdSSR) (Ephemeroptera, Heptageniidae) / D. Braasch // Reichenbachia Mus. Tierk. – Dresden, 1983. – Bd 21. – № 13. – S. 87–90.

242. Brandt, A. Von den armenischen Alpenseen / A. Brandt // Zoologischer Anzeiger. If. Jahrgang. – 1879. – S. 522–527.

243. Brittain, J. E. The macroinvertebrate communities of two contrasting Norwegian glacial rivers in relation to environmental variables / J. E. Brittain, S. J. Saltveit, E. Castella, J. Bogen, T. E. Bénsnes, I. Blakar, T. Bremnes, I. Haug, G. Velle // Freshwater Biology. – 2001. – V. 46. – P. 1723–1736.

244. Çakin, F. Eine neue Hydropyche aus der Türkei (Trichoptera, Hydropsychidae) / F. Çakin // Entomologische Zeitschrift. – 1982. – V. 92 (24). – S. 351–352.

245. Çakin, F. Eine neue Beraeidae aus der Türkei: *Ernodes abanticus* n.sp. (Trichoptera) / F. Çakin // Entomologische Zeitschrift. – 1983. – V. 93 (7). – S. 94–96.

246. Çakin, F. Some new species and records of Trichoptera in Turkey / F. Çakin // Aquatic Insects. – 1983. – V. 5(4). – P. 233–249.

247. Çakin, F. Neue Köcherfliegen (Trichoptera) aus der Türkei und von der Balkanhalbinsel / F. Çakin, H. Malicky // Entomologische Zeitschrift. – 1983. – V. 93(19). – S. 281–284.

248. Çakin, F. Neue Köcherfliegen (Trichoptera) aus der Türkei und von der Balkanhalbinsel / F. Çakin, H. Malicky // Entomologische Zeitschrift. – 1983. – V. 93(18). – S. 267–270.

249. Chutter, F. M. The effects of silt and sand on the invertebrate fauna of streams and rivers / M. F. Chutter // Hydrobiologia. – 1969. – V. 34. – P. 57–76.

250. Coifmann, I. 1938. Nota sul Potamon edule dell'Anatolia / I. Coifmann // Boll. Zool. d. Union Zool. Ital. – 1938. – 17/5. – P. 223–225.

251. Darlington, P. J. Zoogeography / P. J. Darlington – Wiley, New York, 1957. – 657 p.

252. de Sélys-Longchamps, E. Note sur les névroptères odonates recueillis en Mingrélie en 1868 par M. Théophile Deyrolle / E. de Sélys-Longchamps // Annales de la Société Entomologique de Belgique. – 1868. – V. 12. – P. 105–106.

253. Demoulin, G. Janssens en Anatolie (août-septembre 1962). Ephemeroptera / G Demoulin, E. Mission // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. – 1963. – № 39 (37). – P. 1–6.

254. Drouët, H. Unionidæ de la Russie d'Europe / H. Drouët – Baillière, Paris, 1881. – 35 pp.

255. Dumont, H. J. A review of the dragonfly fauna of Turkey and adjacent Mediterranean islands (Insecta: Odonata) / H. J. Dumont // Bulletin et Annales de Ia Societe Royale d'Entomologie de Belgique. – 1977. – 113. – P. 119–171.

256. Ertorun, N. Checklist of the Hydraenidae (Coleoptera) of Turkey, with notes on distribution / N. Ertorun, M. Jäch, A. Kasapoglu, M. Darilmaz // Zootaxa. – 2011. – 3055. – P. 22–42.

257. Ertunç, Ö. Türkiye'nin batısındaki bazı akarsuların Simuliidae (Insecta, Diptera) türlerine ait pupa anahtarı / Ö Ertunç, N. Kazancı // Review of Hydrobiology. – 2009. – V. 2. – P. 117–132.

258. Glöer, P. Zur Identität von *Gyraulus piscinarum* Bourguignat 1852 mit der Beschreibung von *G. bekaensis* n. sp. (Gastropoda: Planorbidae) / P. Glöer, U. Bössneck // Mollusca (Dresden) – 2007. – 25 (2). – S. 139–146.

259. Glöer, P. Redescription of *Gyraulus argaeicus* (Sturany, 1904) with the description of two new gastropod species from Turkey (Mollusca: Gastropoda: Bithyniidae, Planorbidae) / P. Glöer, D. Georgiev // Journal of Conchology. – 2012. – V. 41 (2). – P. 167–172.

260. Glöer, P. *Gyraulus pamphylicus* n. sp. – a new species from Turkey (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) / P. Glöer, W. Rähle // Mollusca (Dresden). – 2009. – 27 (1). – P. 57–60.

261. Godunko, R. J. Mayflies of the Crimean Peninsula. III. The description of *Baetis milani* sp. n. with notes to taxonomy of the subgenus *Rhodobaetis* Jacob, 2003 (Ephemeroptera: Baetidae) / R. J. Godunko, G. A. Prokopov, T. Soldán // Acta Zooogica Cracoviensia. – 2004. – V. 47. – P. 231–248.

262. Godunko, R. J. Mayflies of the Caucasus mountains. III. A new representative the subgenus *Rhodobaetis* Jacob, 2003 (Baetidae: *Baetis*) from the south-western Caucasus / R. J. Godunko, D. M. Palatov, A. V. Martynov // Zootaxa. – 2015. – 3948(2). – P. 182–202.

263. Godunko, R. J. Mayflies of the Crimean Peninsula. I. *Baetis rhodani tauricus* ssp. n. (Ephemeroptera: Baetidae) / R. J. Godunko, G. A. Prokopov // Acta zoologica cracoviensia. – 2003. – V. 46. – № 3. – P. 209–217.

264. Godunko, R. J. Mayflies of the Crimean Peninsula. II. *Baetis braaschi* Zimmermann, 1980 (= *B. stipposus* Kluge, 1982 syn. n.) (Ephemeroptera: Baetidae) / R. J. Godunko, G. A. Prokopov, N. J. Kluge // Acta zoologica cracoviensia. – 2004. – T. 47. – № 3–1. – P. 155–166.

265. Godunko, R. J. Complementary Description of the Winged Stages of *Electrogena braaschi* (Ephemeroptera, Heptageniidae) / R. J. Godunko, G. A. Prokopov, M. Kłonowska-Olejnik // Vestnik zoologii. – 2002. – № 36 (5). – P. 73–76.

266. Goldman, C. R. Limnology / C. R. Goldman, A. J. Home – N.Y. : McGraw-Hill Inc., 1983. – 464 p.

267. Graf, D. L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparatory Method as a species concept / D. L. Graf // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 2007. – T. 156. – № 1. – P. 71–88.

268. Gray, D. Braided river springs: distribution, benthic ecology, and role in the landscape / D. Gray // Unpublished MSc thesis. – University of Canterbury, Christchurch, 2005. – 222 p.

269. Gültutan, Y. A research on Chironomidae (Diptera) Fauna of Eastern Region and water quality relationship / Y. Gültutan, N. Kazancı // Review of Hydrobiology. – 2009. – V. 1. – P. 57–79.

270. Hacet, N. Odonata fauna of Istranca Mountains / N. Hacet, N. Aktaç // Turkish Journal of Zoology. – 1997. – T. 21. – № 3. – P. 275–290.

271. Hawkes, H. A. Invertebrates as indicators of water quality / H. A. Hawkes // Biological indicators of water quality. – Chichester; N.Y.; Brisbane; Toronto: John Wiley & Sons. – 1979. – P. 2/1–2/45.

272. Hieber, M. A comparison of benthic macroinvertebrate assemblages among different types of alpine streams / M. Hieber, Ch. T. Robinson, U. Uehlinger, J. V. Ward // Freshwater Biology. – 2005. – V. 50. – P. 2087–2100.

273. Hochhuth, H. Énumération des Carabiques et Hydrocanthares recueillis pendant un voyage au Caucase et dans les provinces transcaucasiennes / H. Hochhuth, M. de Chaudoir – Kiew, impr. de J. Wallne, 1846. – 268 pp.

274. Holt, B. G. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world / B. G. Holt, J. P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P. H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jønsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldsa, C. Rahbek // Science. – 2013. – V. 339. – P. 74–78.

275. Horvath, G. Hémipteres noveaux d' Europe des pays limitrophes / G. Horvath // Rev. Entomol. – 1895. – V. 14. – P. 152–165.

276. Hynes, H. The Ecology of running waters / H. Hynes – Toronto : Univ. Toronto Press, 1970. – 555 p.

277. Illies, J. Problems et Methods de la Classification et de la Zonation Ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue Faunistique / J. Illies, L. Botošaneanu // Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. – Stuttgart, 1963. – № 12. – P. 213–223.

278. Jäch, M. Updating the *Hydraena* fauna of Turkey (Coleoptera, Hydraenidae) / M. Jäch // Entomologica Basiliensia. – 1988. – V. 12. – P. 241–258.

279. Jäch, M. A. Ubersicht uber die *Hydraena* Arten (Subgenera *Hydraena* s.str. und Phothydraena) des Kaukasus / M. A. Jäch // Reichenbachia. – V. 25(1). – P. 1–4.

280. Jäch, M. A. New and little known Palearctic species of the genus Hydraena Kugelann (Insecta: Coleoptera: Hydraenidae) VIII. The *Hydraena* (s. str.) planata Kiesenwetter complex / M. A. Jäch, J. A. Díaz // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. – 2006. – V. 107 B. – P. 57–69.

281. Jäch, M. A. Annotated checklist of the Hydraenidae of Armenia (Coleoptera: Hydraenidae) / M. A. Jäch, A. Skale // Koleopterologische Rundschau. – 2011. – V. 81. – P. 93–111.

282. Jackiewicz, M. European species of the family Lymnaeidae (Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora) / M. Jackiewicz // Genus. – 1998. – Т. 9. – № 1. – С. 1–93.

283. Jacob, U. *Palingenia anatolica* n. sp. (Ephemeroptera, Palingeniidae) aus der Türkei / U. Jacob // Entomologische Nachrichten. – 1977. – № 21(12). S. 177–182.

284. Kalkman, V. J. Critical species of Odonata in Turkey, Iran and the Caucasus / V. J. Kalkman, G. J. van Pelt, H. J. Dumont, A. Y. Haritonov, M. Tailly // International Journal for Odonatology. – 2004. – № 7(2). P. 325–339.

285. Kalyoncu, H. Benthic Macroinvertebrates from Darıören and Isparta Streams (Isparta/Turkey) – Biotic Indices and Multivariate Analysis / H. Kalyoncu, H. Gublboy // Journal of Applied Biological Sciences. – 2009. – № 3(1). – P. 85–92.

286. Kantor, Yu. I. Catalogue of the continental mollusks of Russia and Adjacent Territories / Yu. I. Kantor, M. V. Vinarski, A. A. Schileyko, A. V. Sysoev – 2010. – 330 p.

287. Karaman, G. S. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and Adjacent Regions of Asia (Crustacea-Amphipoda), Part III *Gammarus balcanicus* – group and related species / G. S. Karaman, S. Pinkster // Bijdragen tot de Dierkunde. – 1987. – № 57(2). – P. 207–260.

288. Karaman, G. S. New species of the subterranean genus *Niphargus* Schiödte, 1849 (Amphipoda, Gammaridea, Niphargidae) from Russia, *N. krasnodarus* sp. n. (Contribution to knowledge of Amphipoda 256) / G. S. Karaman // Biol. Serbica. – 2012. – Vol. 34. – P. 75–88.

289. Karaman, G. S. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and Adjacent Regions of Asia (Crustacea-Amphipoda), Part II *Gammarus roeseli* – group and related species / G. S. Karaman, S. Pinkster // Bijdragen tot de Dierkunde. – 1977. – № 47. – P. 165–196.

290. Karaman, G. S. *Gammarus* species from Asia Minor (Fam. Gammaridae), (56. Contribution to the Knowledge of the Amphipoda) / G. S. Karaman // Boll. Mus. Civ. Nat. Verona. – 1975. – № 1. – P. 311–343.

291. Karaman, G. S. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and Adjacent Regions of Asia (Crustacea- Amphipoda), Part I *Gammarus pulex*-group and related species / G. S. Karaman, S. Pinkster // Bijdragen tot de Dierkunde. – 1977. – № 47. – P. 1–97.

292. Kasapoğlu, A. Systematic investigations on Hydraenidae (Polyphaga, Coleoptera) species in Erzurum, Artvin and Rize Provinces : Ph. D. dissertation / A. Kasapoğlu – Atatürk University, Erzurum, 2002. – 138 pp.

293. Kasapoğlu, A. A faunistic study on Asiobates Thomson, 1859 (Hydraenidae, Polyphaga, Coleoptera) species / A. Kasapoğlu, O. Erman // Turkish Journal of Zoology. – 2002. – V. 26. – P. 363–366.

294. Kazancı, N. Plecoptera (Insecta) from Anatolia / N. Kazancı // Aquatic Insects. – 1983. – № 5(3). – P. 141–146.

295. Kazancı, N. New Ephemeroptera (Insecta) Records from Turkey / N. Kazancı // Aquatic – 1984. – № 6(4). P. 235–258.

296. Kazancı, N. *Rhithrogena anatolica* sp.n. (Ephemeroptera: Heptageniidae) from Turkey / N. Kazancı // Mitt. Scweiz. Entom Ges. – 1985. – V. 58. – P. 311–313.

297. Kazancı, N. *Leuctra brachyptera*, new stonefly from Turkey (Plecoptera:Leuctridae) / N. Kazancı // Aquatic Insects. – 1985. – № 7(1). – P. 49–52.

298. Kazancı, N. New Ephemeroptera records from Turkey / N. Kazancı // Zoology in the Middle East. – 1986. – V. 1. – P. 141–143.

299. Kazancı, N. *Ecdyonurus necatii* a New Ephemeroptera (Heptageniidae) species from Turkey / N. Kazancı // Aquatic Insects. – 1987. – V. 9(1). – P. 17–20.

300. Kazancı, N. On Heptageniidae (Ephemeroptera).Fauna of Turkey I: A new species of the genus *Afronurus* Lestage, 1924 / N. Kazancı // Mitt. Schweiz. Entom. Ges. – 1992. – № 65. – P. 1–4.

301. Kazancı, N. Beitrag zur Plecopteren Fauna der Turkei (Insecta: Plecoptera) / N. Kazancı // Entomologische Zeitschrift. – 1994. – V. 104(17). – S 341–347.

302. Kazancı, N. Odonata of the Köyceğiz-Dalyan Nature Reserve Area in South-Western Turkey, with *Lindenia tetraphylla* (Vander L.), new to the Turkish Fauna (Anisoptera: Gomphidae) / N. Kazancı // Notul Odonatol. – 1995. – V. 4. – P. 105–106.

303. Kazancı, N. A new *Leuctra* species from Turkey / N. Kazancı // Aquatic Insects. – 1999. – V. 2. – № 2. – P. 105–107.

304. Kazancı, N. On the Taeniopterygiidae (Plecoptera) Fauna of Turkey / N. Kazancı // Aquatic Insects. – 2000. – V. 22 (3). – P. 171–176.

305. Kazancı, N. *Brachyptera berkii*, a new Plecoptera species from Turkey / N. Kazancı // Aquatic Insects. – 2001. – V 23 (4). – P. 283–287.

306. Kazancı, N. Ephemeroptera (Insecta) Fauna of Turkey: Records from Eastern Anatolia (Turkey) / N. Kazancı // Review of Hydrobiology. – 2009. – V. 2. – P. 187–195.

307. Kazancı, N. Determination of influence of heavy metals on structure of benthic macroinvertebrate assemblages in low order Mediterranean streams by using canonical correspondence analysis / N. Kazancı // Review of Hydrobiology. – 2010. – V. 3. – P. 13–26.

308. Kazancı, N. Use of Simuliidae (Insecta, Diptera) species as indicators of aquatic habitat quality of Yeşilırmak River Basin (Turkey) / N. Kazancı // Review of Hydrobiology. – 2010. – V 3. – P. 27–36.

309. Kazancı, N. Simuliidae de Turquie. I. Premier donnees faunistiques et biogeographiques (Diptera, Simuliidae) / N. Kazancı, M. Clergue // Annales de Limnologie. – 1990. – V. 26. – P. 45–50.

310. Kazancı, N. Türkiye Hirudinea (Annelida) Faunası ve türlerin habitat kaliteleri üzerine bir çalışma / N. Kazancı, P. Ekingen, G. Türkmen // Review of Hydrobiology. – 2009. – V. 1. – P. 81–95.

311. Kempny, P. Beitrag zur Neuropterenfauna des Orients / P. Kempny // Verb. KK Zool. Bot Ges. Wien. – 1908. – T. 58. – P. 259–270.

312. Kessler, K. Ein neuer russischer Flusskrebs *Astacus colchicus* / K. Kessler // Bull. Soc. Nat. Moscou. – 1876. – V. 50. – P. 1–6.

313. Khomenko A. On the distribution of *Dina stschegolewi* (Hirudinida: Erpobdellidae) in the south Caucasus / A. Khomenko, S. Utevsky, D. Palatov, M. Huseynov, Sh. Farzali, L. Dadashova, K. Darabi-Darestani, A. Utevsky // Zoology in the Middle East. –2018 – P. 1–3.

314. Kluge, N. J. *Habrophlebiinae* subfam. n. with description of a new species of *Habroleptoides* from Caucasus (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) / N. J. Kluge // Zoosystematica Rossica. – 1994. – № 3(1). – P. 35–43.

315. Kluge, N. J. Mayflies of the Caucasus Mountains. II. Description of the first representative of the subgenus *Helvetoraeticus* Bauernfeind & Soldán, 2012 (Heptageniidae: Ecdyonurus) / N. J. Kluge, R. J. Godunko, D. A. Apanaskevich // Zootaxa. – 2013. – 3608. – P. 51–66.

316. Kluge, N. J. New subgenera of Holarctic mayflies (Ephemeroptera: Heptageniidae, Leptophlebiidae, Ephemerellidae) / N. J. Kluge // Zoosystematica Rossica. – 1997. – T. 5. – № 2. – P. 233–235.

317. Koç, H. New species and records of Net-Winged Midges (Diptera: Blephariceridae) from Asia Minor / H. Koç, P. Zwick // Stud. Dipterol. – V. 13(1). – P. 61–66.

318. Koçak, A. Ö. Diptera of Turkey / A. Ö. Koçak, Kemal M. // Priamus (Suppl.). – 2013. – V. 28. – P. 1–411.

319. Koch, S. Eintagsfliegen aus der Türkei und Beschreibung einer neuen Baetis-Art: *B. macrospinosus* n. sp. (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) / S. Koch // Senckenbergiana biologica. – 1985. – T. 66. – № 1–3. – S. 105–110.

320. Kolenati, F. Insecta Caucasi cum distributione geographica Coleopterorum Pentamera Carnivora / F. Kolenati // Meletemata Entomologica. – 1845. – № 1. – P. 1–88.

321. Komarek, J. Die Morphologie und Physiologie der Haftscheiben der Blepharoceridenlarven / J. Komarek // Sitzungsberichte der Koniglich Bohmischen Gesellschaft der Wissenschaften, II. – Classe, 1914. – № 25. – S. 1–28.

322. Komarek, J. Príspévky k zoogeografii Kavkazu a rusko-perského pomesí /J. Komarek // Rospravy Ceské Akademie pro védy sloveisnost a uméni. – 1914. – T. 23. – № 27. – S. 1–12.

323. Komarek, J. Triclady z Kavkazu a Armenie. I. dil. *Dendrocoelum longipenis* n.sp., *Planaria armeniaca* n.sp. / J. Komarek // Rospravy Ceské Akademie pro, védy sloveisnost a uméni. – 1916. – T. 25, b. 2. – № 28. – S. 1–21.

324. Komarek, J. The larvae of the European Blepharoceridae (Diptera) / J. Komarek, A. Vimmer // Annls Biol. Lacustre. – 1922. – 11. – P. 63–77.

325. Kownacka, M. Vertical distribution of zoocenoses in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkan Mts. / M. Kownacka, A. Kownacki // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. – 1972. – V. 16. – S. 742–750.

326. Kreft, H. A framework for delineating biogeographical regions based on species distribution / H. Kreft, W. Jetz // Journal of Biogeography. – 2010. – V. 37(11). – P. 2029–2053.

327. Kruglov, N. D. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1. (Guide to Recent molluscs of northern Eurasia. 3.) / N. D. Kruglov, Ya. I. Starobogatov // Ruthenica. – 1993. – V. 3(1). – P. 65–91.

328. Kruglov, N. D. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 2. (Guide to Recent molluscs of northern Eurasia. 3.) / N. D. Kruglov, Ya. I. Starobogatov // Ruthenica. – 1993. – V. 3(2). – P. 161–180.

329. Krynicki, J. Conchylia tam terrestria, quam fluviatilia et e maribus ajacentibus Imperii Rossici indigena, quae promutua offeruntur historiae naturalis

cultoribus commutation / J. Krynicki // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1837. – V. 10(2). – P. 50–64.

330. Lantsov, V. I. New records for Limoniidae and Pediciidae (Diptera) from the Caucasus, Russia / V. I. Lantsov // Zoosymposia. – 2009. – № 3. – P. 111–114.

331. Lantsov, V. I. New for the Central Caucasus: *Dicranota parviuncinata* Sav. (Diptera: Pediciidae), with data on its distribution and ecology / V. I. Lantsov // Caucasian Entomological Bull. – 2012. – V. 8(2). – P. 339–341.

332. Leder, H. Beitrag zur kaukasischen Käfer-Fauna. Unter Mitwirkung von Dr. Eppelsheim in Grünstadt und Edmund Reitter in Wien. III. Stück / H. Leder // Verhandlungen der kaiserlich-kniglichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. – 1881. – № 30. – S. 501–518.

333. Leder, H. Die Coleopteren des Talysch-Gebietes. 1. / H. Leder // In *Radde G.* (ed.): Die Fauna und Flora des Südwestlichen Caspi-Gebietes. II. Arthrozoa. – Leipzig, 1886. – S. 89–235.

334. Lindholm, W. A. Beschreibung neuer Arten und Formen aus dem Kaukasus-Gebiete / W. A. Lindholm // Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – 1913. – № 45. – S. 17–23, 62–69.

335. Lindholm, W. A. Ein Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna der Krim / W. A. Lindholm // Archiv für Molluskenkunde. – 1926. – № 58. – S. 161–177.

336. Malicky, H. Atlas of European Trichoptera. Second Edition / H. Malicky – Springer, 2004. – 359 p.

337. Malmqvist, B. Benthic Macroinvertebrate Assemblages in North Swedish Streams: Environmental Relationships / B. Malmqvist, M. Mäki // Ecography. – 1994. – V. 17. – No. 1. – P. 9–16.

338. Marin, I. Redescription of the stygobitic shrimp *Troglocaris* (*Xiphocaridinella*) *jusbaschjani* Birštein, 1948 (Decapoda: Caridea: Atyidae) from Agura River, Sochi, Russia, with remarks on other representatives of the genus from Caucasus / I. Marin, A. Sokolova // Zootaxa. – 2014. – № 3754(3). – P. 277–298.

339. Mart, A. Two new records of hydrophilid (Coleoptera: Hydrophilidae) species of the Turkish fauna / A. Mart, Ü. Incekara, R. Hayat // Turkish Journal of Zoology. – 2006. – V. 3. – P. 267–269.

340. Martin, P. Global diversity of oligochaetous clitellates (Oligochaeta; Clitellata) in freshwater / P. Martin, E. Martínez-Ansemil, A. Pinder et al. // Freshwater An. Diversity Assessment. Hydrobiologia. – 2008. – V. 595. – № 1. – P. 117–127.

341. Martynov, A. V. Zur Kenntnis der Amphipoden der Krim / A. V. Martynov // Abdruck aus Zoologische Jahrbucher. Bd. 60. Hft.5/6. – Jena : Fischer, 1931. – S. 573–606.

342. Martynov, A. V. A new subspecies of the subgenus *Ecdyonurus* Eaton, 1868 (Ephemeroptera: Heptageniidae) from the East of Ukraine / A. V. Martynov, R. J. Godunko // Zootaxa. – 2013. – V. 3666. – № 4. – P. 489–509.

343. Martynov, A. V. The larvae of Westpalearctic *Eurylophella* Tiensuu, 1935 (Ephemeroptera: Ephemerellidae), with description of new species from Georgia / A. V. Martynov, D. M. Palatov, R. J. Godunko // Zootaxa. – 2015. – 3904(1). – P. 123–143.

344. McLachlan, R. Nevropteres de Mingrelie. Note sur les Nevropteres Non-Odonates / R. McLachlan // Annales de la Société Entomologique de Belgique. – 1868–1869. – Vol. 12. – P. 101–102.

345. McLachlan, R. A monographic revision and synopsis of the Trichoptera of the European fauna / R. McLachlan – London, John van Voorst, Berlin Friedlaender & Sohn. – 1874–1880. – 523 pp.

346. Ménétriés, E. Catalogue Raisonne des Objets de Zoologie Recueillis dans un Voyage au Caucase et jusqu'aux Frontieres Actuelles de la Perse / E. Ménétriés – St. Petersbourg : Academie Impériale des Sciences, 1832. – 328 pp.

347. Milner, A. M. Glacial rivers: physical habitat and ecology / A. M. Milner, G. E. Petts // Freshwater Biology. – 1994. – V. 32. – № 2. – P. 295–307.

348. Moor, F. Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater / F. Moor, V. Ivanov // Hydrobiologia. – 2008. – V. 595. – P. 393–407.

349. Motschulsky, V. Coléoptères du Caucase et des provinces transcaucasiennes / V. Motschulsky // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1839. – T. 12. – No.1. – P. 68–93.

350. Naseka, A. M. Zoogeographical freshwater divisions of the Caucasus as a part of the West Asian Transitional Region / A. M. Naseka // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2010. – V. 314(4). – P. 469–492.

351. Nuttal, P. M. The effect of sand deposition upon the macro-invertebrate fauna of the river Camel, Cornwall / P. M. Nuttal // Freshwater Biol. – 1972. – V. 2. – P. 181–186.

352. Özbek, M. Malacostraca (Crustacea) Fauna of Yuvarlakcay Stream (Köyceğiz- Muğla) / M. Özbek, S. Balik, M. R. Ustaoglu // Turkish Journal of Zoology. – 2004. – V. 28. – P. 321–327.

353. Özbek, M. Check-list of Malacostraca (Crustacea) Species of Turkish Inland Waters / M. Özbek, M. R. Ustaoglu // Journal of Fisheries & Aquatic Sciences. – 2006. – V. 23 (1–2). – P. 229–234.

354. Parasiewicz, P. MesoHABSIM: A concept for application of instream flow models in river restoration planning / P. Parasiewicz // Fisheries. – 2001. – T. 26. – № 9. – P. 6–13.

355. Phillips, E. Habitat preference of aquatic macroinvertebrates in an east Texas sandy stream / E. Phillips // J. Freshwater Ecol. – 2003. – V. 18. – № 1. – P. 1–11.

356. Pretzmann, G. Zur Verbreitung der Potamiden in der Türkei (Mit 1 Kartenskizze) / G. Pretzmann // Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 1984. – 86/B. – S. 275–277.

357. Radde, G. Die Sammlungen des kaukasischen Museums. Bd. 1. Zoologie / G. Radde – Tiflis, Typographie der Kanzelei des Landeschefs, 1899. – 632 s.

358. Retowski, O. Die Molluskenfauna der Krim / O. Retowski // Malakozoologische Blätter. – Neue Folge, 1883. – V. 6. – S. 1–34.

359. Rögl, F. Palaeogeographic Considerations for Mediterranean and Paratethys Seaways (Oligocene to Miocene) / F. Rögl // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. – 1998. – 99 A. – P. 279–310.

360. Schàferna K. Ueber eine neue *Dikerogammarus*-Art aus dem Kaukasus / K. Schàferna // Bull. int. Acad. Sci. Bohème. – 1914. – V. 19. – S. 169–173.

361. Schelford, V. E. Animal communities in temperate America / V. E. Schelford – Chicago : Univ. Chicago Press, 1913. – 368 pp.

362. Schneider, O. Beitrag zur Kenntnis der kaukasischen Käferfauna / O. Schneider, H. Leder // Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn – 1877. – № 6. – S. 86–87.

363. Shadin, V. I. Die Süßwassermollusken aud der Rion-Höhle bei Kutais (Transkaukasien, Georgien) / V. I. Shadin // Archive für Molluskenkunde. – 1932. – 64. – S. 12–14.

364. Sidorov, D. A. Towards the systematics of the subterranean amphipod genus *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) of Transcaucasia: new records of *N. inermis* and *N. iniochus* in Abkhazia / D. A. Sidorov // Arthropoda Selecta. – 2014. – Vol. 23. – N 4. – P. 363–377.

365. Sidorov, D. A. The spring-dwelling amphipod genus *Lyurella* (Peracarida, Amphipoda): Systematics, distribution, and affinity, with description of the second representative from the Black Sea coast region / D. A. Sidorov // Crustaceana. – 2015. – Vol. 88. – N 1. – P. 27-50.

366. Sidorov, D. A. *Zenkevitchia karamani*, a distinct new species of admirabilis-group (Crustacea: Amphipoda: Typhlogammaridae) from Abkhazia / D. A. Sidorov // Ecologica Montenegrina. – 2016. – Vol. 9. – P. 21–30.

367. Sidorov, D. A. *Kruberia abchasica*, a new genus and species of troglobiont amphipods (Crustacea: Gammaridae) from Krubera Cave (Western Transcaucasia) / D. A. Sidorov, G. V. Samokhin // Arthropoda Selecta. – 2016. – Vol. 25. – N 4. – P. 373–379.

368. Sipahiler, F. The Trichoptera fauna of North-western Turkey with the descriptions of a new species and of some previously unknown females

(Philopotamidae, Sericostomatidae) / F. Sipahiler // Braueria. – 2007. – T. 34. – P. 36–42.

369. Sipahiler, F. Zoogeographical characteristics of the Trichoptera Fauna of Turkey / F. Sipahiler // Proceedings of the first conference on faunistics and zoogeography of European Trichoptera. Ferrantia. – 2008. – V. 55. – P. 93–109.

370. Sipahiler, F. Five new species of Trichoptera with the faunistic list of Sinop and Samsun Provinces in Turkey (Glossosomatidae, Philopotamidae, Hydropsychidae, Sericostomatidae) / F. Sipahiler // Mun. Ent. Zool. – 2012. – V. 7. – №1. – P. 1–17.

371. Sipahiler, F. Three new species of Trichoptera (Odontoceridae, Leptoceridae) and the faunistic list for Zonguldak and Karabük provinces in Northwestern Turkey / F. Sipahiler // Mun. Ent. Zool. – 2014. – V. 9. – № 1. – P. 542–553.

372. Sipahiler, F. A checklist of Trichoptera of Turkey / F. Sipahiler, K. Tanida A. Rossiter // Proceedings of the 11th International Symposium on Trichoptera. – Tokai University Press, Kanagawa, 2005. – P. 393–405.

373. Soldatenko, E. V. Genus *Ancylus* Müller, 1774 (Gastropoda Planorbidae) / E. V. Soldatenko, Ya. I. Starobogatov // Ruthenica. – 2004. – V. 14. – № 1. – P. 37–56.

374. Sowa, R. Two new species of *Ecdyonurus* Eaton of *lateralis* group from the Crimea and Western Caucusus / R. Sowa // Acta Hydrobiol. – Krakow, 1984. – Nr. 25/26. – Vol. 2. – P. 181–188.

375. Sroka, P. Mayflies of the Caucasus Mountains. I. A new species of the genus *Electrogena* Zurwerra et Tomka, 1985 / P. Sroka, R. J. Godunko // Zootaxa. – 2012. – 3222. – P. 28–45.

376. Sroka, P. Morphological and genetic variability of *Baetis* (*Rhodobaetis*) *braaschi* Zimmermann, 1980 (Ephemeroptera: Baetidae) / P. Sroka, A. V. Martynov, R. J. Godunko // Zootaxa. – 2012. – 3323. – P. 27–49.

377. Sturany, R. Ergebnisse einer naturwissenschaflichen reise zum Erdschias-Dagh (Kleinasien) von Dr. Arnold Penther und Emerich Zederbauer.

Schalentragende Mollusken / R. Sturany // Annalen des. Naturhistorischen. – Hofmuseums. – 1905. – T. 20. – № 2/3. – P. 295–307.

378. Timm, T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe / T. Timm // Lauterbornia. – 2009. – V. 66. – P. 1–235.

379. Tshernova, O. A. Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Ephemeropteren I. / O. A. Tshernova // Zoologischer Anzeiger. – 1931. – 92. – S. 214–218.

380. Türkmen, G. Applications of various biodiversity indices to benthic macroinvertebrate assemblages in streams of a national park in Turkey / G. Türkmen, N. Kazancı // Review of Hydrobiology. – 2010. – T. 3. – № 2. – P. 111–125.

381. Ulfstrand, S. Benthic animal communities in Lapland streams / S. Ulfstrand // Oikos Suppl. – 1968. – V. 10. – P. 1–120.

382. Ulmer, G. Neue Ephemeropteren / G. Ulmer // Archiv für Naturgeschichte. – 1919. – V. 85A (11). – S. 1–80.

383. Ustaoglu, M. R. Contributions to the Knowledge of Malacostraca (Crustacea) Fauna of the Taurus Mountains District (Southern Anatolia) / M. R. Ustaoglu, S. Balik, M. Özbek // Turkish Journal of Zoology. – 2004. – № 28. P. 91–94.

384. Vannote, R. L. The river continuum concept / R. L. Vannote, G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, C. E. Cushing // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1980. – V. 37. – P. 130–137.

385. Vavra, V. Rotatorien und Crustaceen / V. Vavra // Annalen des K. K. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien. – 1905. – № 20. – S. 106–113.

386. Vinarski, M. *Gyraulus elenae* sp. n. – a new planorbid snail from eastern Turkey (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) / M. Vinarski, P. Glöer, D. Palatov // Zootaxa. – 2013. – V. 3664 (1). – P. 095–098.

387. Vinarski, M. V. Revision of ‘*Horatia*’snails (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) from South Caucasus with description of two new genera /

M. V. Vinarski, D. M. Palatov, P. Glöer // Journal of Natural History. – 2014. – V. 48 (37–38). – P. 2237–2253.

388. Wallace, A. R. The geographical distributions of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. Two volumes / A. R. Wallace – Macmillan, London, UK. – 1876. – 574 pp. +659 pp.

389. Watton, A. J. The performance of an invertebrate colonization sampler (S. Auf. U.) in biological surveillance of lowland rivers / A. J. Watton, H. A. Hawkes // Freshwater biological monitoring. – Oxford : Pergamon Press, 1984. – P. 15–24.

390. Yildirim, M. Z. The Basommatophoran pulmonate species (Mollusca: Gastropoda) of Turkey / M. Z. Yildirim, B. A. Gümüs, Ü. Kebapci, S. Bahadir Koca // Turkish Journal of Zoology. – 2006. – V. 30. – P. 445–458.

391. Yildirim, M. Z. Supplement to the Prosobranchia (Mollusca: Gastropoda) fauna of fresh and brackish waters of Turkey / M. Z. Yildirim, S. Bahadir Koca, Ü. Kebapci // Turkish Journal of Zoology. – 2006. – V. 30. – P. 197–204.

392. Yildiz, S. The Oligochaeta (Annelida) fauna of the inland waters in the Lake District (Turkey) / S. Yildiz, S. Balik // Su Urunleri Dergisi. – 2005. – V. 22. – № 1–2. – P. 165–172.

393. Zhiltzova, L. A. *Isoperla prokopovi*, a new presumedly parthenogenetic stonefly from Crimea (Plecoptera, Perlodidae) / L. A. Zhiltzova, P. Zwick // Illiesia. – 2012. – V. 8(04). – P. 37–44.

394. Zhiltzova, L. A. Description of the larva of the caucasian species, *Protonemura bifida* Martynov (Plecoptera, Nemouridae) / L. A. Zhiltzova, S. K. Cherchesova, K. A. Hazeeva, M. N. Shioloshvili // Illiesia. – 2010. – V. 6(22). – P. 288–291.

395. Zhiltzova, L. A. Description of the larva of the Caucasian species *Protonemura microstyla* Martynov (Plecoptera, Nemouridae) / L. A. Zhiltzova, S. K. Cherchesova, I. E. Dzhioeva // Illiesia. – 2012. – V. 8(17). – P. 158–161.

396. Zimmermann, W. *Rhithrogena teberdensis* n. sp. eine neue Heptageniide (Ephemeroptera) aus dem Einzugsgebiet der Teberda (UdSSR, Westkaukasus) / W. Zimmermann // Entomol. Nachr. – 1977. – Vol. 21. – S. 17–27.

397. Zimmermann, W. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta, Ephemeroptera) im Kaukasus und in Transkaukasien (UdSSR) / W. Zimmermann // Entomol. Nachr. – 1981. – Vol. 25. – S. 97–112.

398. Zwick, P. Plecoptera aus Anatolien und benachbarten Gebieten / P. Zwick // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. – 1971. – Vol. 44. – H. 3–4. – S. 233–264.

399. Zwick, P. Blephariceridae (Dipt.) aus der asiatischen Turkei / P. Zwick // Novu. Revue Ent. – 1972. – № 2. – S. 21–42.

400. Zwick, P. Contribution to the Turkish Blephariceridae and Ptychopteridae (Diptera) / P. Zwick // Mitt. Schweiz. Ent. Ges. – 1988 – 61. – P. 123–129.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение I. Таблицы

Таблица 1. Информация о сборах материалов, послуживших основной для настоящей работы

№ экспедиции	Дата проведения	Регион	Число собранных проб	Сборщик
1.	14.08.2000 – 27.08.2000	Карачаево-Черкессия, горные районы	53	М.В. Чертопруд
2.	09.03.2002 – 15.03.2002	Краснодарский край, окрестности Анапы и Новороссийска	86	М.В. Чертопруд
3.	03.11.2002 – 09.11.2002	Краснодарский край, окрестности Новороссийска	64	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов, В.В. Марьинский
4.	28.01.2003 – 30.01.2003	Азербайджан: Талышские горы	12	Е.С. Чертопруд
5.	11.08.2003 – 16.08.2003	Республика Адыгея и Краснодарский край	67	М.В. Чертопруд
6.	07.06.2004 – 15.06.2004	Краснодарский край, Горячий Ключ – Геленджик	41	М.В. Чертопруд
7.	26.03.2005 – 31.03.2005	Краснодарский край, долина Шепси	50	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
8.	12.04.2006 – 14.04.2006	Азербайджан: Талышские горы	6	Е.С. Чертопруд
9.	14.04.2006 – 21.04.2006	Краснодарский край, окрестности Туапсе	35	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
10.	10.04.2007 – 27.04.2007	Краснодарский край, окрестности Туапсе	8	Д.М. Палатов
11.	03.06.2007 –	Краснодарский	74	М.В. Чертопруд

	12.06.2007	край, долины Сочи и Пшиш		
12.	30.10.2007 – 06.11.2007	Крымские горы	19	М.В. Чертопруд
13.	06.04.2008 – 15.04.2008	Краснодарский край, долина Хосты	42	Д.М. Палатов
14.	05.08.2008 – 18.08.2008	Кабардино-Балкария, горные районы	95	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
15.	05.10.2008 – 09.10.2008	Крымские горы	15	Д.М. Палатов
16.	14.11.2008 – 21.11.2008	Краснодарский край, долина Псезуапсе	24	Д.М. Палатов
17.	30.12.2008 – 04.01.2009	Абхазия, Гудаутский район	21	Д.М. Палатов
18.	21.02.2009 – 28.02.2009	Краснодарский край, долина Кудепсты	37	Д.М. Палатов
19.	12.04.2009 – 23.04.2009	Краснодарский край, долины Агоя и Шахе	43	Д.М. Палатов
20.	31.12.2009 – 08.01.2010	Абхазия, Гудаутский и Гагрский районы	43	Д.М. Палатов
21.	27.01.2010 – 03.02.2010	Абхазия, Гудаутский и Гагрский районы	41	М.В. Чертопруд, В.В. Марьинский
22.	17.02.2010 – 26.02.2010	Абхазия, Гагрский район, Пицундский мыс	55	Д.М. Палатов
23.	08.04.2010 – 18.04.2010	Турция, пров. Зонгулдак	124	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
24.	30.09.2010 – 08.10.2010	Абхазия, Гудаутский и Гагрский районы	20	Д.М. Палатов, И.О. Нехаев
25.	06.11.2010 – 13.11.2010	Крымские горы	28	М.В. Чертопруд

26.	02.04.2011 – 08.04.2011	Азербайджан, Апшеронский полуостров и Талыш	55	Д.М. Палатов
27.	17.04.2011 – 21.04.2011	Краснодарский край, долина Шепси и Якорной щели	15	Д.М. Палатов
28.	18.08.2011 – 07.09.2011	Северная Армения	152	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
29.	24.09.2011 – 04.10.2011	Краснодарский край, долина Сочи, Хосты и Мацесты	45	Д.М. Палатов
30.	28.01.2012 – 02.02.2012	Абхазия, Гулрыпшский район, пещеры Цебельды	20	Д.М. Палатов
31.	25.03.2012 – 29.03.2012	Краснодарский край, долина Небуга и Псебе	17	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
32.	13.04.2012 – 20.04.2012	Абхазия, Гулрыпшский район, пещеры Цебельды	14	Д.М. Палатов
33.	20.04.2012 – 27.04.2012	Турция, пров. Бартын	49	М.В. Чертопруд
34.	15.08.2012 – 28.08.2012	Турция, пров. Ризе и Артвин	119	М.В. Чертопруд, Д.М. Палатов
35.	26.09.2012 - 30.09.2012	Грузия, Имеретия и Самцхе-Джавахетия	13	Д.М. Палатов
36.	30.12.2012 – 03.01.2013	Абхазия, Гагрский район, альпика	27	Д.М. Палатов
37.	29.01.2013 – 06.02.2013	Грузия, Аджария и Мегрелия	39	Д.М. Палатов
38.	30.01.2014 – 05.02.2014	Северный Азербайджан и Талыш	21	Д.М. Палатов
39.	05.07.2014 – 01.08.2014	Центральная и южная Армения	85	Д.М. Палатов

40.	23.08.2014 – 04.09.2014	Северный Азербайджан и Талыш	23	Д.М. Палатов
41.	31.01.2015 – 06.02.2015	Восточная Абхазия	32	Е.С. Чертопруд и др.
42.	21.04.2015 – 09.06.2015	Восточная Абхазия	41	Д.М. Палатов
43.	04.08.2016 – 17.08.2016	Центральная и Восточная Грузия	38	Д.М. Палатов
44.	29.01.2017 – 07.02.2017	Западная Грузия, Аджария	53	Д.М. Палатов
		ВСЕГО:	**1961**	

Таблица 2. Характеристики типов кренальных сообществ Восточного Причерноморья.

Тип сообщества	Таксоны-доминанты, средняя доля в метаболизме сообщества, %	Факторы среды: ширина русла, м, скорость течения, м/с, донный субстрат	Распространение (высотный пояс и регион)	Число описаний
1. Гаммаро-креналь	*Gammarus* 75.1	Ширина: 0.3–1.5 Течение: 0–0.3	Повсеместно, чаще в горах.	232
2а. Нифарго-троглокреналь	*Niphargus* 43.7 *Stenophylax* 13.4 *Gammarus* 5.7	Ширина: 0.1–1 Течение: 0.01–0.3	Низко- и среднегорья; Закавказье, Талыш, Армянское нагорье	69
2б. Синурелло-троглокреналь	*Synurella* до 30.6 (до 65.2) *Paraleptophlebia* 27.9 *Stenophylax* 7.8 *Nemoura* 7.4 *Schizopelex* 6.3	Ширина: 0.1–1 Течение: 0.01–0.3	Низко- и среднегорья; Закавказье, Талыш, Черноморское побережье Малой Азии	12
2в. Рео-троглокреналь.	*Troglocaris* spp.43.5 (до 90) *Zenkevitchia* spp.	Ширина: 1–3.5 Течение: 0.1–0.5	Пещеры и мощные карстовые	8

	13.7		источники Западного Закавказья	
3. Гипокреналь	*Stenophylax* 23.9 *Paraleptophlebia* 18.7 *Nemoura* 11.2 *Bulgaroperla* 5.2	Ширина: 0.3–1.3 Течение: 0.1–0.3 Детрит, опад.	Низкогорья лесной зоны	30
4. Мадикреналь	*Tinodes* 32.7 *Gammarus* 6.6 *Nemoura* 6.4	Ширина: 0.5–3 Течение: 0.01-0.1 Мокрые скалы	Влажные леса Западного Закавказья, Армянское нагорье.	14
5. Гелокреналь	*Ernodes* 29.2 *Plectrocnemia* 9.5 *Carychium* 6.0 *Euglesa* 5.3	Ширина: 0.2–3 Течение: 0 Ил, опад, детрит	Низко- и среднегорья, повсеместно	10
6. Реокреналь	*Nemoura* 12.3 *Diplectrona* 9.2 *Baetis (Rhodobaetis)* 9.0 *Rhyacophila* 7.7 *Leuctra* 6.5 *Protonemura* 5.4	Ширина: 0.5–1,5 Течение: 0.1–0.5 Камни, галька	Низко – и среднегорья, повсеместно.	12
7. Лимнокреналь	*Stenophylax* 27.0 *Paraleptophlebia* 11.3 *Plectrocnemia*	Ширина: 0.1-1.0 Течение: 0–0.01	Низко- и среднегорья, повсеместно	10

	7.9 *Ptychoptera* 5.9			
8. Палудокреналь	*Costatella integra* 18.6 *Asellus aquaticus* 12.3 *Synurella ambulans* 7.5	Ширина: 0.5–1 Течение: 0.01–0.1 Детрит, опад	Заболоченные равнины Колхиды	3
9. Термокреналь	*Coelostoma transcaspicum* 52.4 *Polypedilum* (*Tripodura*) 23.5	Ширина: 0.2-0.5 Течение: 0.1-0.5 Галька, камни, детрит	Низкогорья Талыша	2
10. Криокреналь	*Prosimulium* spp. 20.0 Diamesa spp. 11.2	Ширина: 0.5–1,5 Течение: 0.3–0.5 Камни, галька	Высокогорья Северного Кавказа	4
- Крено-ритраль.	*Simuliidae* 55.5 *Baetis* (*Rhodobaetis*) 18.2 *Gammarus* 6.0	Ширина: 0.5–1,5 Течение: 0.1–0.5 Камни, галька	Низко- и среднегорья, повсеместно	6
- Мадиритраль	*Iron* (*Caucasiron*) spp. 22.3 *Ancylus jani* 13.3 *Stactobia spp.* 6.0	Ширина: 0.5–3 Течение: 0.3-0.6 Скалы, камни	Влажные леса Западного Закавказья, Армянское нагорье.	7

- *Кренопелаль*	*Euglesa* 46.0 *Ptychoptera* 16.1 Tubificidae 11.8	Ширина: 0.7–3 Течение: 0.01–0.1 Песок, заиленный песок	Пещеры Западного Закавказья	8
- *Крено-эфемераль*	*Galba* 68.6 *Euglesa* 21.5	Ширина: 0.1-1.0 Течение: 0–0.01	Низко- и среднегорья, повсеместно	5

Таблица 3. Соотношение количественных характеристик массовых (встречаемость - более 25%) таксонов ритрали Восточного Причерноморья.

Таксон	**Встречаемость, %**	**Средняя доля от общего метаболизма сообществ, %**
Baetidae (суммарно)	83	14.7
Baetis (*Rhodobaetis*) spp. (Baetidae)	70	11.3
Heptageniidae (суммарно)	91	24.6
Electrogena spp. (Heptageniidae)	51	8.90
Iron spp. (Heptageniidae)	40	10.0
Chironomidae (суммарно)	66	6.05
Hydropsyche spp. (Hydropsychidae)	56	5.91
Perla spp. (Perlidae)	45	11.5
Leuctra spp. (Leuctridae)	33	0.94
Protonemura spp. (Nemouridae)	32	1.36
Habroleptoides spp. (Leptophlebiidae)	31	1.11
Rhyacophila spp. (Rhyacophilidae)	30	1.56

Baetis gr. *lutheri* (Baetidae)	28	2.19
Rhithrogena spp. (Heptageniidae)	26	3.27
Dugesia sp. (Dugesiidae)	26	0.34

Таблица 4. Характеристики типов сообществ ритрали Восточного Причерноморья.

Тип сообщества	Таксоны-доминанты (средняя доля в метаболизме сообщества, %)	Факторы среды:	Распространение	Число описаний
1. *Эпиритраль*	*Rhodobaetis* 25.4 *Perla* 14.5 *Electrogena* 11.1	Ширина: 1.5-5. Течение: 0.1-0.4. Слабые обрастания.	В регионе повсеместно	50
2. *Эуритраль*	*Hydropsyche* 22.8 *Perla* 17.0 *Rhodobaetis* 14.0	Ширина: 5-20. Течение: 0.3-0.7. Сильные обрастания.	В регионе повсеместно	48
3a. *Химаро-ритраль: Iron/Epeorus*	*Iron/Epeorus* 46.6 Simuliidae 6.9 *Rhithrogena* 3.1	Ширина: 3-20. Течение: 0.7-1.5. Слабые обрастания.	В регионе повсеместно	57
3b. *Химаро-ритраль: Acentrella*	*Acentrella* 42.2 *Diamesa* 11.1 *Simuliidae* 6.5	Ширина: 3-20. Течение: 0.7-1.5. Сильные обрастания.	В регионе повсеместно	4
3c. *Химаро-ритраль:*	*Simuliidae* 16.9 *Diamesa* 12.2	Ширина: 5-20. Течение: 0.7-	В регионе повсеместно	23

Simuliidae	*Blepharoceridae* 7.7	1.5. Слабые обрастания.		
4. *Лентиритраль*	*Electrogena* 25.9 Chaetopterigini 3.5 *Ancylus* 2.7	Ширина: 2-10. Течение: 0.05-0.2. Слабые обрастания.	В регионе повсеместно	100
5. *Псефоритраль*	*Perla* 23.1 *Rhodobaetis* 12.1 *Electrogena* 10.3 *Habroleptoides* 4.7	Ширина: 3-15. Течение: 0.3-0.7. Галька, слабые обрастания.	Кавказ, Турция	17
6. *Лимногенортраль*	*Hydropsyche angustipennis* 65.2 *Baetis nexus* 12.3	Ширина: 2-10. Течение: 0.1-0.5. Слабые обрастания, наилок.	Армянское нагорье: реки Сисиан, Воротан, Касах	4
7. *Лиморитраль*	*Lithotanytarsus emarginatus* 50.3 *Rhodobaetis* 12.6 *Grouvellinus* 5.3	Ширина: 2-8. Течение: 0.2-0.6. Известковый туф.	Закавказье, Армянское нагорье, Турция	5
8. *Мадиритраль*	*Stactobia* 54.1 *Caucasiron* 19.5 *Ancylus* 12.3	Ширина: 0.5–3. Течение: 0.3-0.6. Скальный монолит.	Закавказье, Армянское нагорье.	7

9. Фиторитраль	*Baetis* (*Rhodobaetis*) *spp.* 27.7 *Gammarus* spp. 11.3 *Serratella ignita* 4.4	Ширина: 3-15 Течение: 0.3-0.6 Узколистные, стелящиеся по перекатам макрофиты	Повсеместно в предгорьях и низкогорьях, а также на Армянском нагорье	14
9а. Бриофиторитраль	*Baetis* (*Rhodobaetis*) spp./*Acentrella* sp. 25.3 *Protonemura* spp. 12.7 *Rhyacophila* spp. 7.3	Ширина: 1.5-5 Течение: 0.3-0.6 Плотные скопления мха *Fontinalis*	В регионе повсеместно в горных потоках	6

Таблица 5. Количественная характеристика сообщества эуфитали в водотоках Восточного Причерноморья.

Тип сообщества	Таксоны-доминанты, средняя доля в метаболизме сообщества, %	Факторы среды: ширина русла, м, скорость течения, м/с, донный субстрат	Распространение (высотный пояс и регион)	Число описаний
Эуфиталь	*Gammarus* spp. 59.2 *Radix* spp. 16.2 *Planorbis* spp. 5.1	Ширина: 1,5-12 Течение: 0.05-0.3 Макрофиты у берега	Степная, субальпийская зона Армянского нагорья	5

Таблица 6. Характеристики типов сообществ ритрали Восточного Причерноморья.

Тип сообщества	Таксоны-доминанты, средняя доля в метаболизме сообщества, %	Факторы среды: ширина русла, м, скорость течения, м/с, донный субстрат	Распространение (высотный пояс и регион)	Число описаний
1. Эурипаль	*Calopteryx* spp. 33.8 *Gammarus* spp. 13.1 *Baetis* spp. 6.7	Ширина: 4-12 Течение: 0.1 Корневая рипаль под берегом	В регионе повсеместно	27
2. Лимнорипаль	*Chaetopterygini* spp. 45.9 *Schizopelex* spp. 3.2 *Habroleptoides* spp. 2.8	Ширина: 1-7 Течение: 0-0,2 Опад и грубый детрит	В регионе повсеместно в предгорьях и низкогорьях	20
3. Пелорипаль	*Onychogomphus forcipatus* 36.7 *Ephemera romantzovi* 8.7 *Caenis* spp. 3.2	Ширина: 1,5-20 Течение: 0.01-0.2 Заиленная рипаль	В регионе повсеместно в предгорьях и низкогорьях	8

4. Гаммарорипаль	*Gammarus* spp. 54.9 *Electrogena* spp. 7.6	Ширина: 1,5-10 Течение: 0.1-0.5 Корни и детрит под берегом	В регионе повсеместно	6

Таблица 7. Характеристики типов пелофильных сообществ Восточного Причерноморья

Тип сообщества	Доминирующие группы, средняя доля в интенсивности метаболизма сообщества, %	Факторы среды: ширина русла, м, скорость течения, м/с, донный субстрат	Распространение (высотный пояс и регион)
Эупелаль	*Limnodrilus* spp., 51.9 *Schizopelex* sp., 14.0 *Polypedilum* spp., 16.8	3–10, 0–0.05, ил	Равнины и предгорья, повсеместно
Эпипелаль	*Microtendipes* spp., 19.1 *Polypedilum* spp., 42.5 *Psammoryctides* spp., 26.7 *E.* (*Casertiana*) spp., 36.2	0.7–3, 0.01–0.1, ил, заиленный песок	Низко- и среднегорья, повсеместно
Кренопелаль	*Euglesa* s.str., 35.8 *Casertiana* s.str., 12.3 *Embolocephalus velutinus*, 35.0 *Pedicia occulta*, 10.6	0.3–0.5, 0–0.05, ил	Повсеместно
Псефопелаль	*Sericostomatidae*, 50.5 *Habroleptoides* spp., 10.2 *Eleophila* spp., 4.5	2–10, 0–0.2, гравий, галька	Низко- и среднегорья, повсеместно
Криоэпипелаль	*Pseudodiamesa* gr. *branickii*, 53.7 *Stylodrilus* spp., 17.4 *E.* (*Casertiana*) spp., 21.3	0.7–3, 0.01–0.1, ил	Альпийская зона, Большой Кавказ
Псаммоэпи-пелаль	*Ephemera romantzovi*, 57.7	2.5–7, 0.1, песок, заиленный песок	Низко- и среднегорья,

	Schizopelex sp., 23.1 *Tanytarsus* spp., 9.3		повсеместно
Криопсаммо-пелаль	*Rhyacodrilus* sp., 95.2	1–5, 0.1–0.3, песок	Альпийская зона, родники среднегорья, Кавказ
Троглопелаль	*Euglesa* gr. *cavatica*, 52.6 *Psammoryctides* sp., 10.2 *Dolichopodidae*, 34.2	0.7–3, 0.01–0.1, песок, заиленный песок	Пещеры Западного Закавказья
Аэропелаль	*Chrysops* sp., 53.2 *Tipula (Yamatotipula)* spp., 5.0	3–10, выше уреза воды, заиленный песок	Низко- и среднегорья, повсеместно
Униопелаль	*Eolymnium* spp., 78.2 *Viviparus costae*, 20.0	1.5–4, 0–0.1, ил, заиленный песок	Равнины, Западное Закавказье

Приложение II.Рисунки

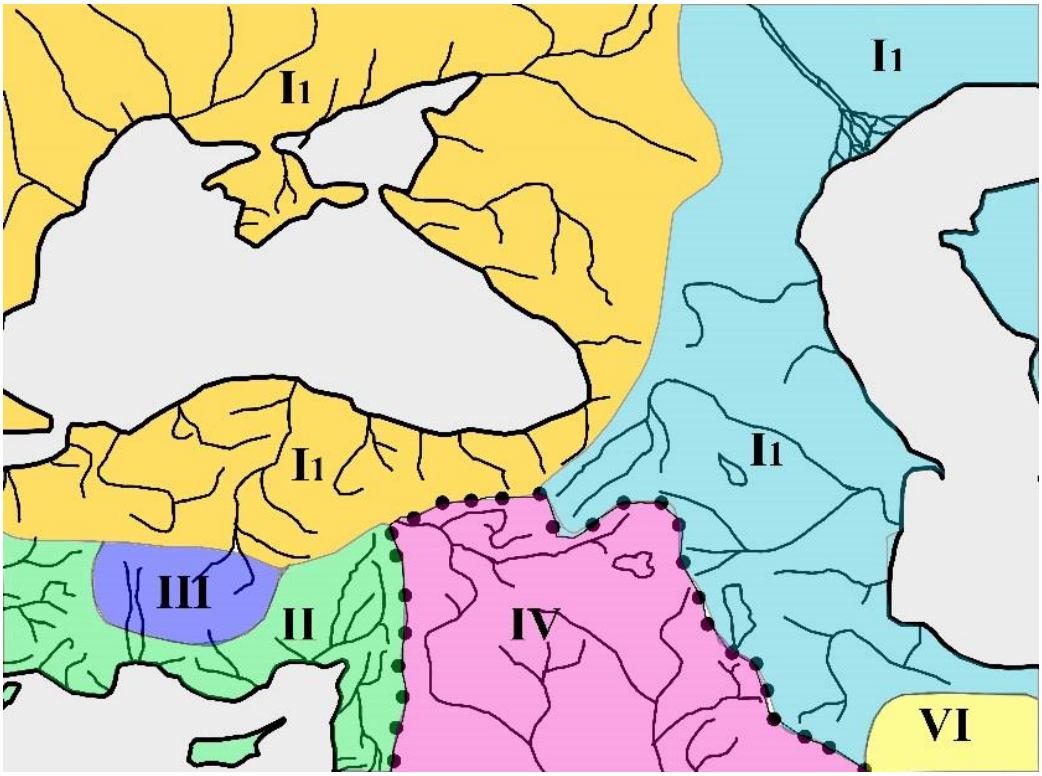


Рисунок 1. Зоогеографическое районирование Восточного Причерноморья по Л.С. Бергу (1940). Цифрами указаны провинции: **Голарктика:** I. Понто-Каспийско-Аральская провинция: I_1. Черноморский район, I_2. Каспийский район; II. Средиземноморская провинция; III. Центрально-Анатолийская провинция; VI. Иранская провинция; **Месопотамский переходный регион:** IV. Месопотамская провинция.

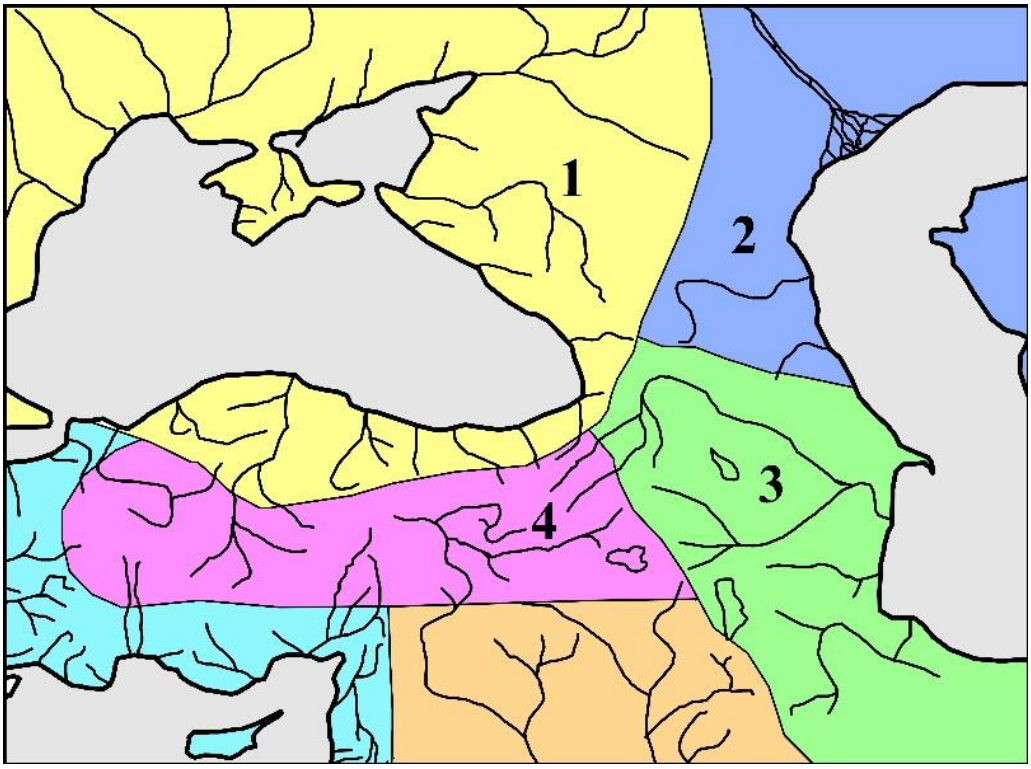


Рисунок 2. Зоогеографическое районирование Восточного Причерноморья по Я.И. Старобогатову, 1970. Цифрами указаны провинции: 1. Дунайско-Донская; 2. Волго-Уральская; 3. Гирканская; 4. Центрально-Анатолийская.

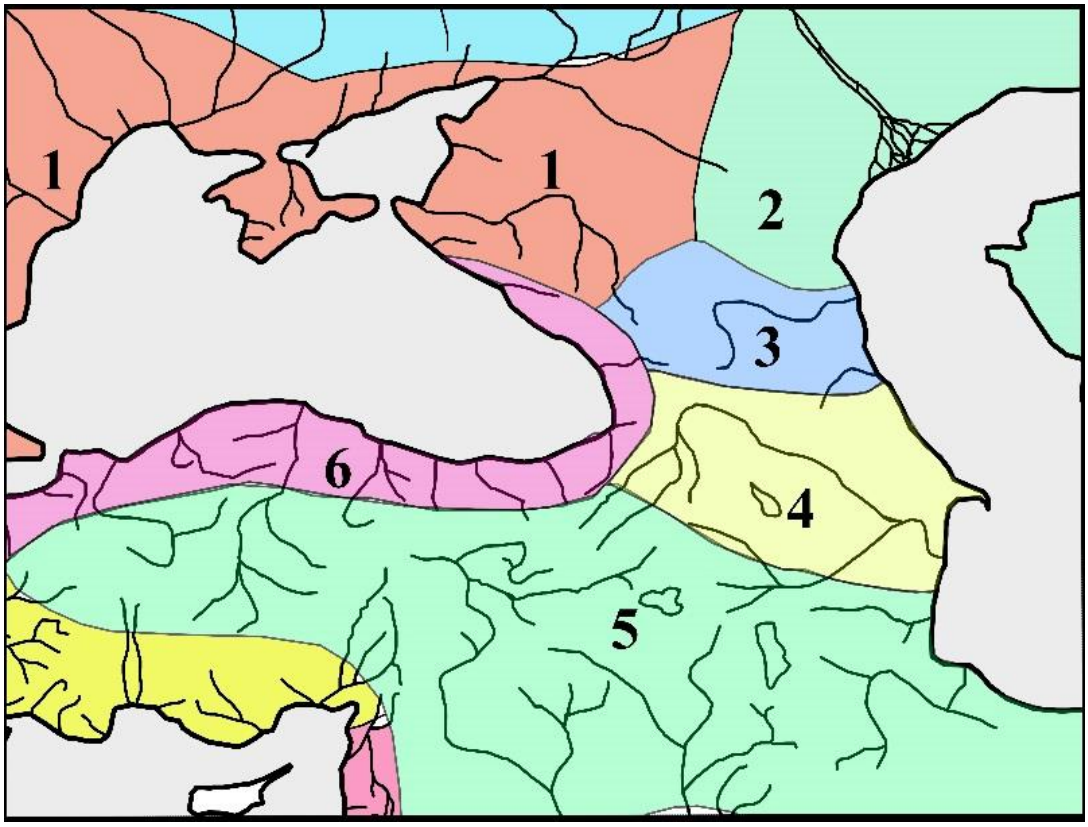


Рисунок 3. Зоогеографическое районирование Восточного Причерноморья по Круглову, Старобогатову, 1993. Цифрами обозначены провинции: 1. Северо-Понтийская; 2. Прикаспийская; 3. Терская; 4. Закавказская; 5. Ирано-Анатолийская; 6. Южно-Понтийская.

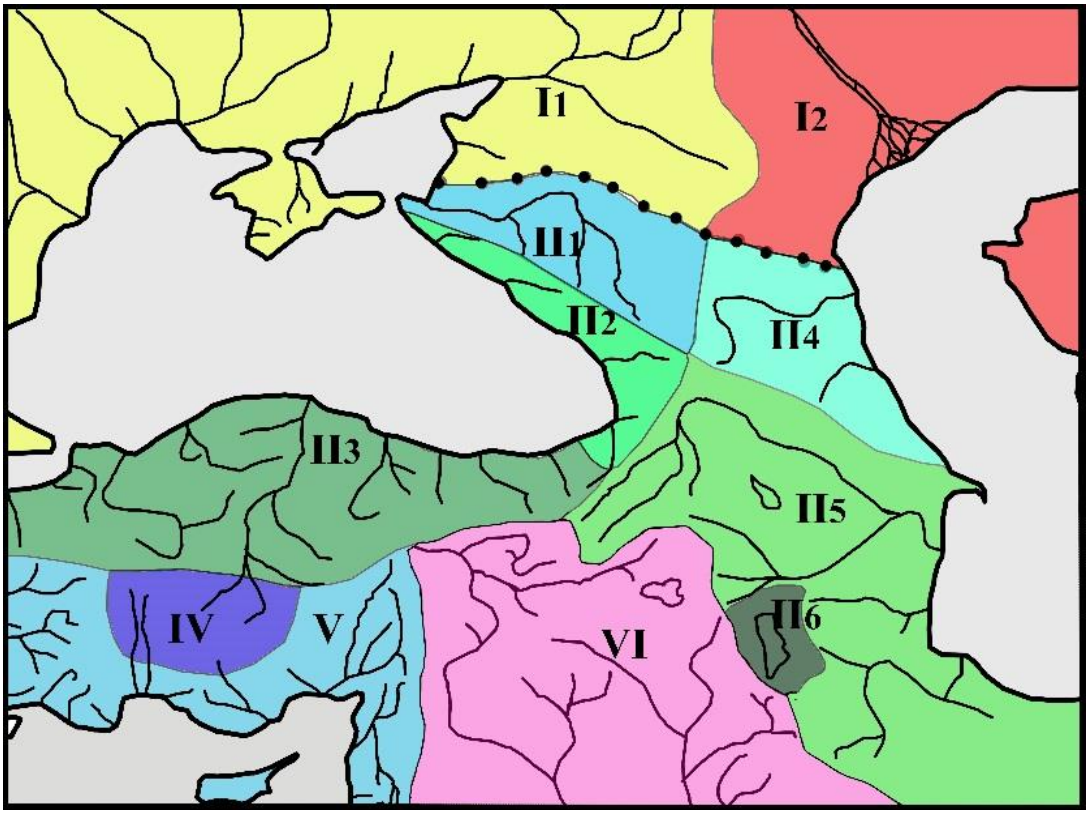


Рисунок 4. Зоогеографическое районирование Восточного Причерноморья по Naseka, 2010. **Голарктикческая область:** I–Понтокаспийская провинция. **Западно-Азиатская переходная область:** II– Кавказская провинция:II_1– Западно-Кавказский район; II_2– Западно-Закавказский район; II_3–Северо-Анатолийский район; II_4–Восточный Предкавказский район; II_5–Восточный Закавказский район; II_6–Urmia Урмийский район; IV– Центрально-Анатолийская провинция; V–Южно-Анатолийская провинция;VI– Месопотамская провинция.

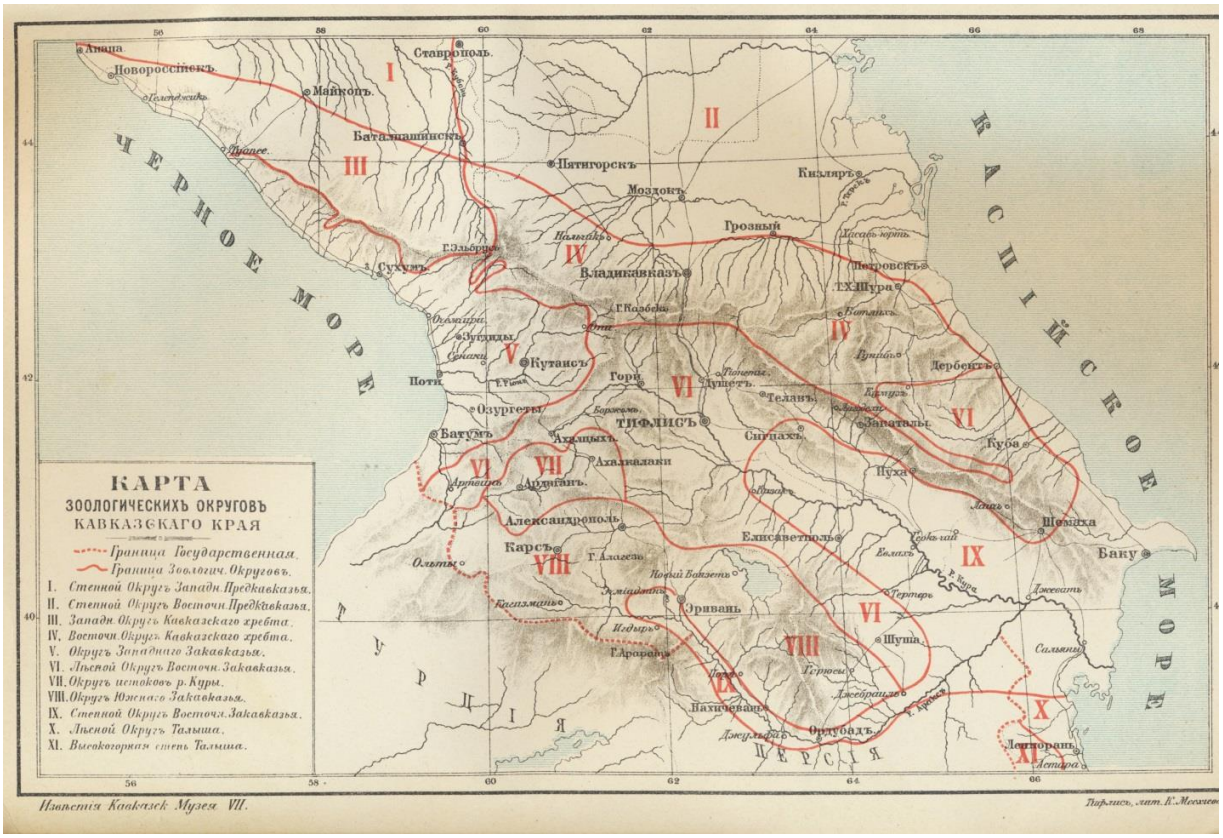


Рисунок 5. «Карта зоологических округов Кавказского края» (по К.А. Сатунину, 1912). Цифрами обозначены: I. Степной округ Западного Предкавказья; II. Степной округ Восточного Предкавказья; III. Западный округ Кавказского хребта; IV. Восточный округ Кавказского хребта; V. Округ Западного Закавказья; VI. Лесной округ Восточного Закавказья; VII. Округ истоков Куры; VIII. Округ Южного Закавказья; IX. Степной округ Восточного Закавказья; X. Лесной округ Талыша; XI. Высокогорная степь Талыша.

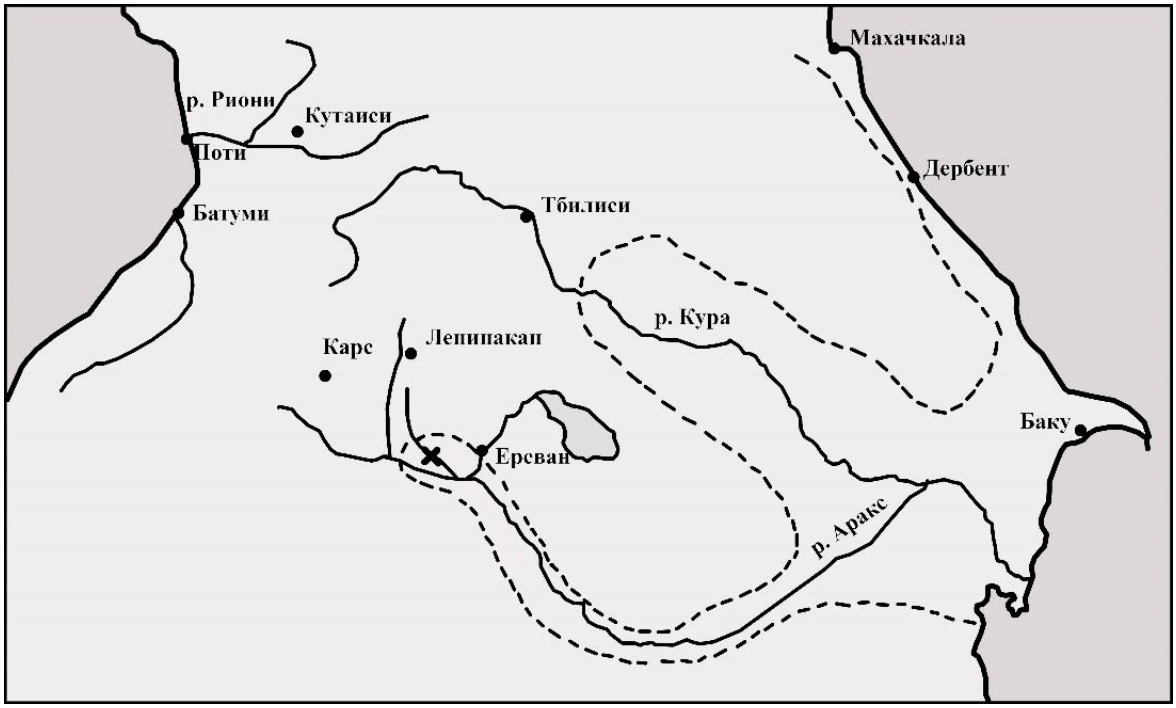


Рисунок 6. Степной округ Восточного Закавказья с Аралыхским участком по Я.А. Бирштейну (1933). Крестом обозначено место находок реликтовых Pontogammaridae.

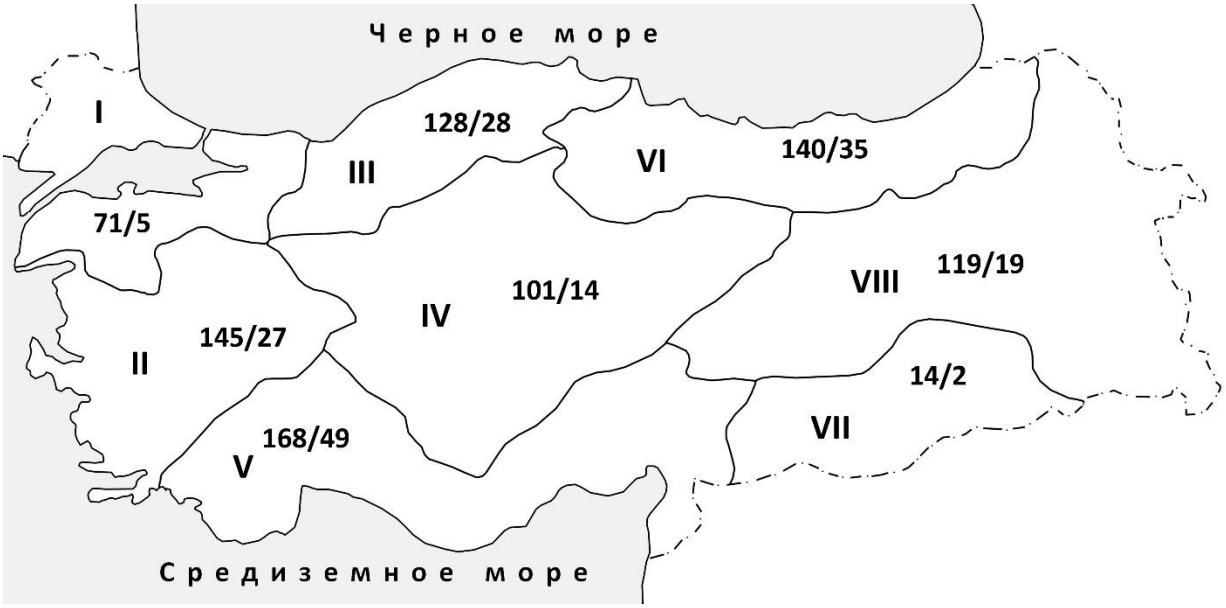


Рисунок 7. Зоогеографические регионы Турции, выделенные на основании распространения ручейников (по Sipahiler, 2006): I. Мраморноморский регион; II. Регион Западной Анатолии; III. Регион Северо-Западной Анатолии; IV. Регион Центральной Анатолии; V. Средиземноморский регион; VI. Регион Северо-Восточной Анатолии; VII. Регион Восточной Анатолии; VIII. Регион Юго-Восточной Анатолии. Арабскими цифрами обозначено соотношение числа известных для региона видов к числу его эндемиков.



Рисунок 8. Восточное Причерноморье в принимаемых нами границах. Желтым цветом отмечены ареалы маршрутных экспедиций автора, черными точками – районы отбора проб.



Рисунок 9. Физическая карта Восточного Причерноморья в принимаемых нами границах.

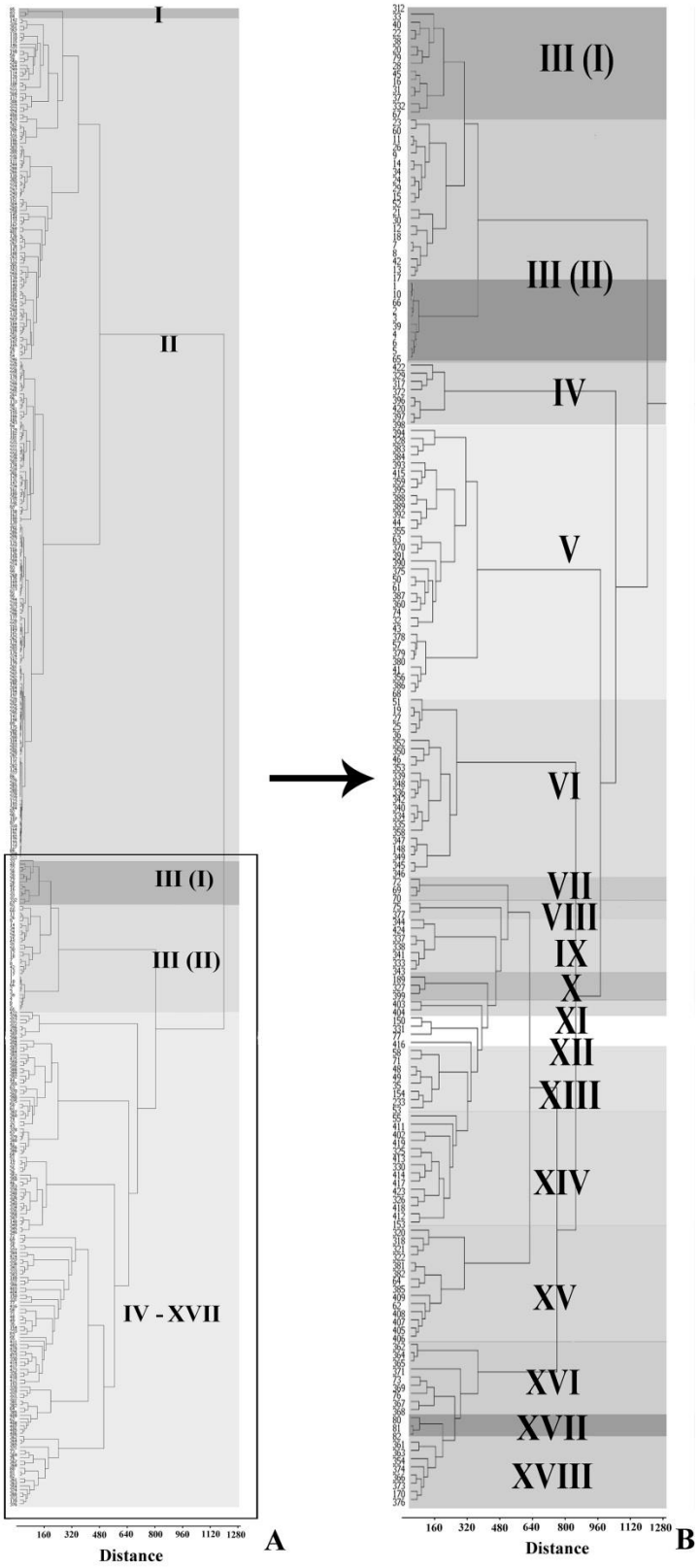


Рисунок 10. Дендрограмма сходства сообществ кренального макробентоса Восточного Причерноморья на основе индекса Жаккара по относительному метаболизму видов. Римскими цифрами обозначены группы проб, соответствующие сообществам.

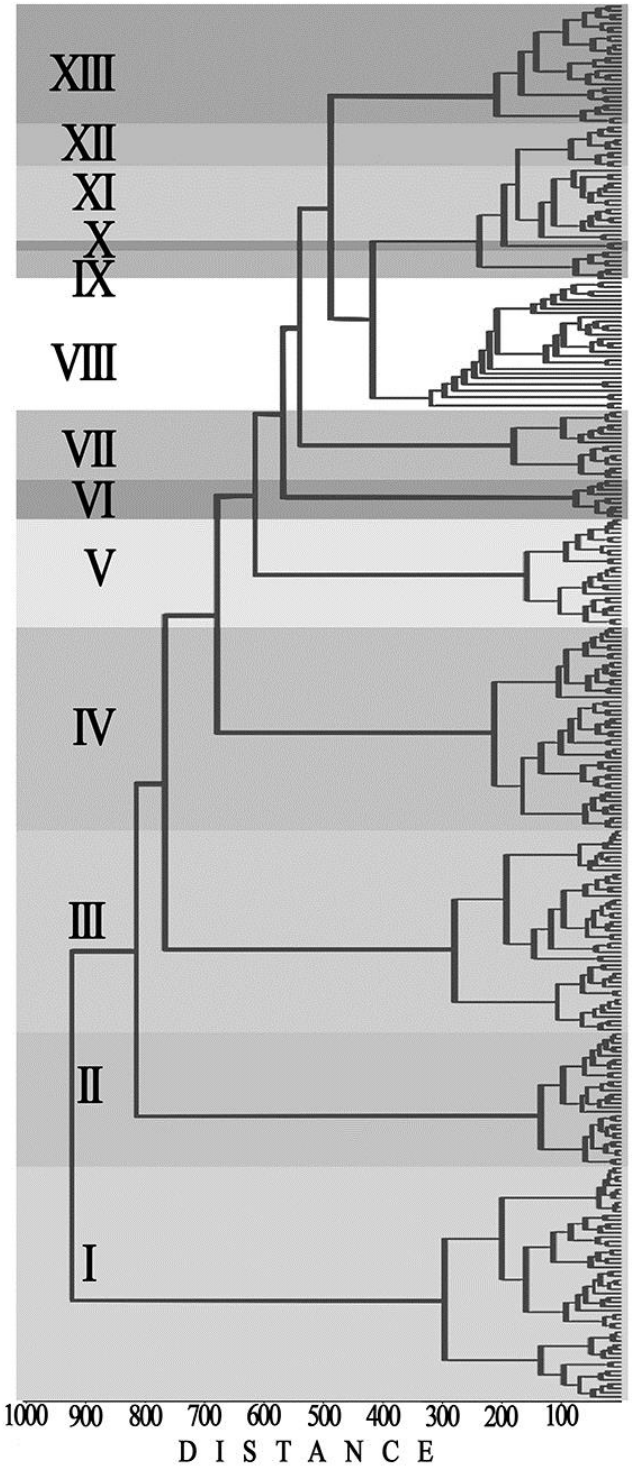


Рисунок 11. Дендрограмма сходства сообществ литореофильного макробентоса Восточного Причерноморья на основе индекса Жаккара по относительному метаболизму видов. Римскими цифрами обозначены группы проб, соответствующие сообществам.



Рисунок 12. Массовые скопления моллюсков на каменистых субстратах: А – река Арпа (Армения, Вайоц Дзор), доминирование *Radix blauneri*; В – река Цхал-Цители (Грузия, Имеретия), доминирование комплекса *Theodoxus+Melanopsis*.

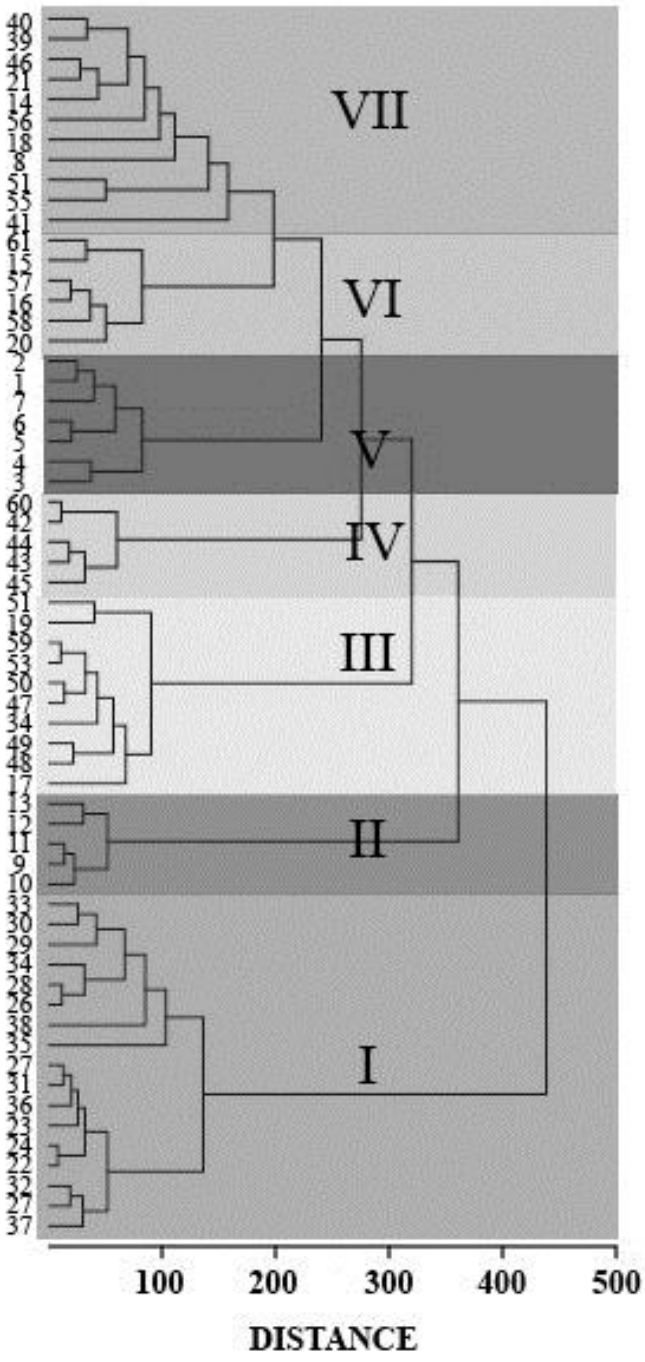


Рисунок 13. Дендрограмма сходства сообществ литореофильного макробентоса Восточного Причерноморья на основе индекса Жаккара по относительному метаболизму видов. Римскими цифрами обозначены выделяемые группы проб, соответствующие сообществам.

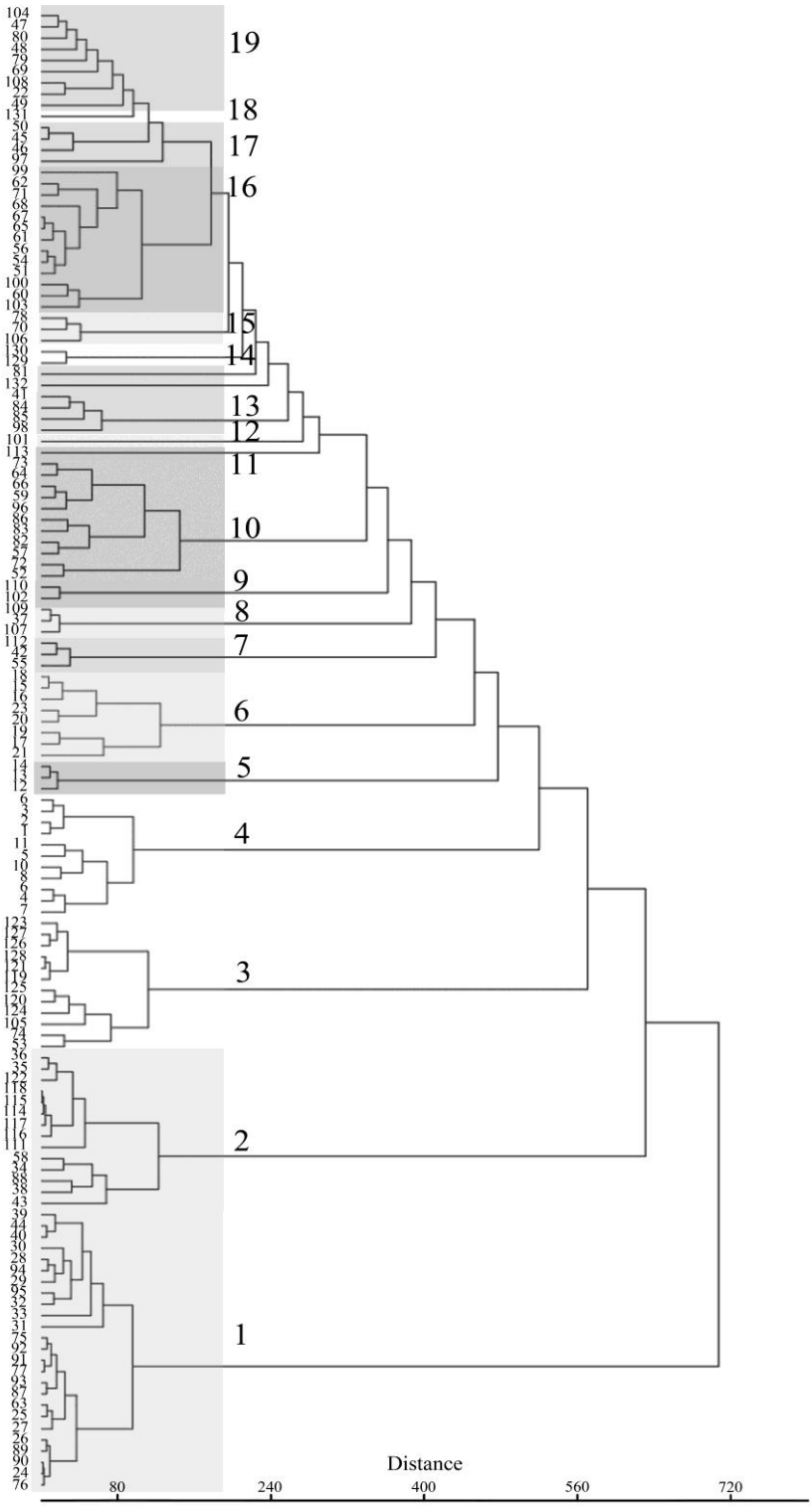


Рисунок 14. Дендрограмма сходства сообществ пелофильного макробентоса Восточного Причерноморья на основе индекса Шеннона по относительному метаболизму видов. Арабскими цифрами обозначены выделяемые группы проб, соответствующие сообществам.

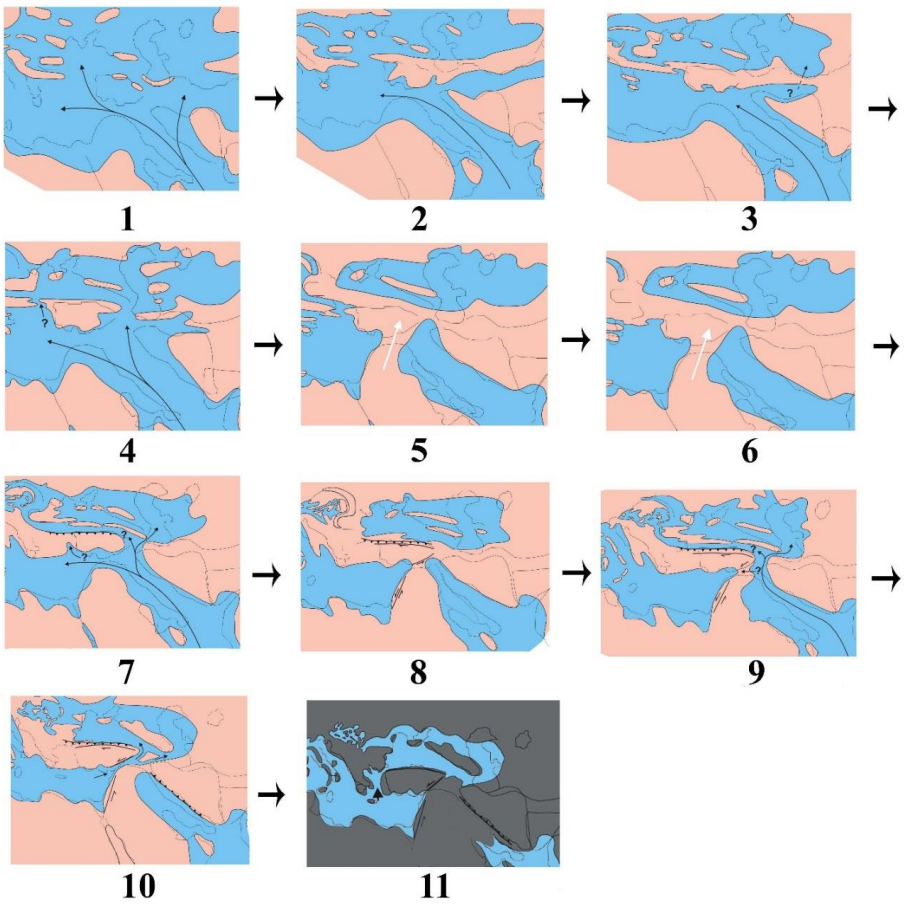


Рисунок 15. Палеогеография Восточного Причерноморья в Эоцене – Олигоцене (по: Rögl, 1998). Цифрами обозначены: 1. Верхний Эоцен, Приабонианский век, Белоглинский ярус (38-34 млн лет назад); 2. Нижний Олигоцен, Нижний Кисцелианский век, Пшекский ярус (33,7-32 млн лет назад); 3. Нижний Олигоцен, Средний Кисцелианский век, Соленовианский ярус (32-30 млн лет назад); 4. Нижний Миоцен, Аквитанский век, Эгерианский ярус (24-20 млн лет назад); 5. Нижний Миоцен, Верхний (1) Бурдигальский век, Оттнангианский ярус (18 млн лет назад); 6. Нижний Миоцен, Верхний (2) Бурдигальский век, Карпатский ярус (17 млн лет назад); 7. Средний Миоцен, Лангийский век, Нижний Баденский ярус (17-16 млн лет назад); 8. Средний Миоцен, Серравальский век, Средний Баденский ярус (14 млн лет назад); 9. Средний Миоцен, Серравальский век, Верхний Баденский ярус (13 млн лет назад); 10. Средний Миоцен, Серравальский век, Сарматский ярус (12-11 млн лет назад); 11. Верхний Миоцен, Тортонский век, Меотский ярус (9-7 млн лет назад).

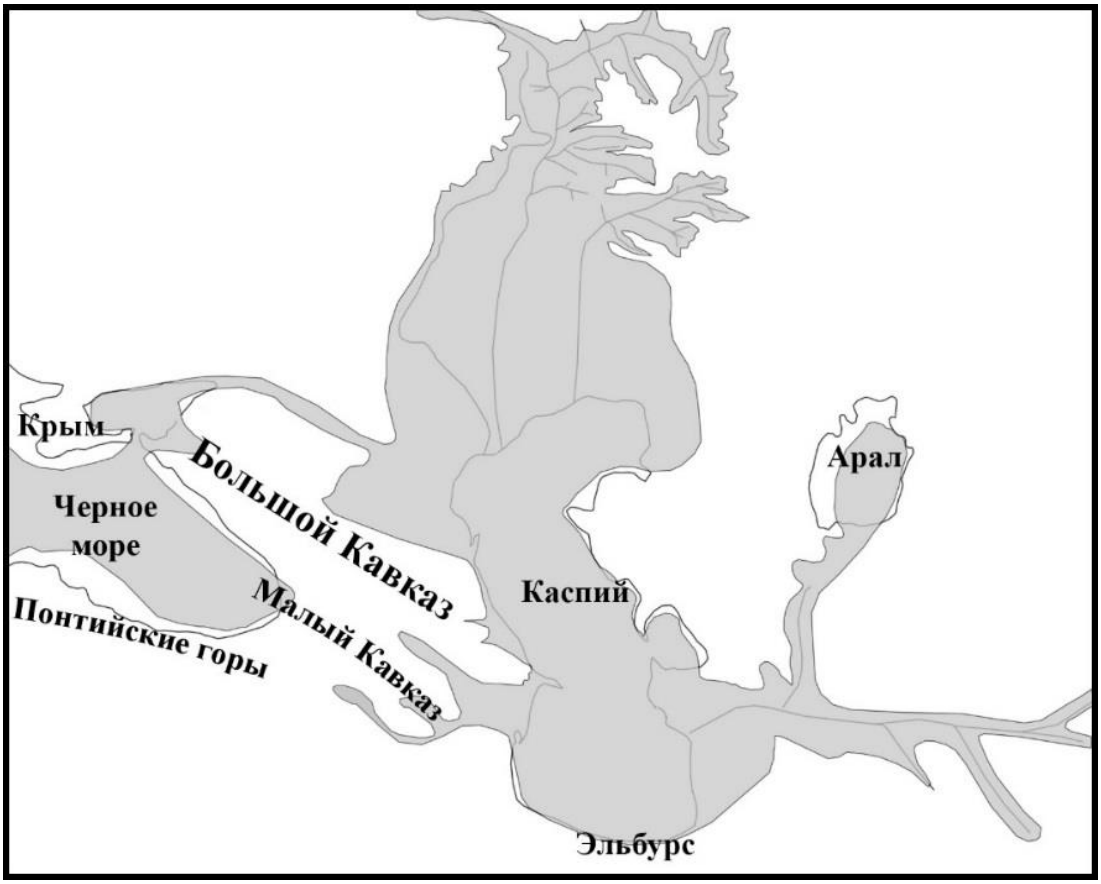


Рисунок 16. Восточное Причерноморье в среднем, начале позднего Плиоцена (по Лазукову, 1989).



Рисунок 17. Карта зоогеографических районов Восточного Причерноморья: I – Крымский район; II – Кавказский район; III – Западно-Закавказский район; IV – Колхидский район; V – Восточно-Закавказский район; VI – Малокавказский район; VII – Нагорный район; VIII – Лазистанский район; IX – Западно-Понтийский район. Знаком вопроса отмечен район Малоазиатского нагорья, выделяемый другими авторами; наших данных для подтверждения недостаточно.