

*На правах рукописи*

Палатов Дмитрий Михайлович

**РЕОФИЛЬНЫЙ МАКРОЗООБЕНТОС  
ВОСТОЧНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ**

03.02.10 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2018

Работа выполнена на кафедре гидробиологии Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук, доцент кафедры гидробиологии биологического ф-та МГУ имени М.В. Ломоносова

**Чертопруд Михаил Витальевич**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией «Экологии водных беспозвоночных» ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

**Крылов Александр Витальевич**

доктор биологических наук, помощник проректора по научной работе научно-исследовательского управления Северный Арктический федеральный университет им. М.В. Ломоносова

**Болотов Иван Николаевич**

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН **Барышев Игорь Александрович**

Защита состоится «20» марта 2018 г. в 16 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.03.03 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ, ауд. 389.  
тел: 8 (495) 939-25-73; эл. почта: dissovet\_00155@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке МГУ и на сайте <http://www.bio.msu.ru/>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2018 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

**Д.М. Гершкович**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 (Рисунок 1). 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 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 водотоке, 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, которые 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 сумме 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 десятков 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 макрозообентоса проведены впервые. Обследованы водотоки всех представленных в регионе типов (включая подземные). На основании количественных данных проведена типизация сообществ реофильного макрозообентоса, 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, Абхазии и других регионов дает возможность взглянуть на Восточное Причерноморье как на недооцененную «горячую точку» (biodiversity hotspot) биологического разнообразия. Представленные результаты могут стать основой для масштабных таксономических ревизий ряда групп пресноводных беспозвоночных.

Обнаружение ряда очагов видообразования может послужить основой 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 работа 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 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 почти все основные типы сообществ реофильных макробеспозвоночных, известные из других регионов Палеарктики. Слабо развиты 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 зональных и географических вариантов, отличающихся видовым составом.

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.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано и принято в печать 26 работ. Из них 13 статей в рецензируемых научных журналах из списка ВАК, входящих в международные базы данных, одна статья – в иностранном рецензируемом журнале, не входящем в список ВАК, а также 12 материалов и тезисов конференций.

**Структура диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, десяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 400 источников, из которых 184 – на иностранных языках. Общий объем диссертации – 339 страниц (основной текст – 303 страницы, приложение – 36 страниц). Диссертация включает 7 таблиц и 17 рисунков.

**Благодарности.** Автор приносит глубокую благодарность научному руководителю работы – доценту кафедры гидробиологии, 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, обучению особенностям работы с отдельными группами. Особенную благодарность хотелось бы выразить Р.Й. Годунько (Львов), А.В. Мартынову (Киев), М.В. Винарскому (Санкт-Петербург), В.В. Анистратенко (Киев), Т.Я. Ситниковой (Иркутск), А.А. Фролову (Мурманск), Д.А. Сидорову (Владивосток), Е.А. Макаrenchенко (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 состоялись бы без организационной 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 Азизьянов (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.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Обзор литературы.**

В первом разделе описана история изучения пресноводной фауны Восточного Причерноморья. Это:

- исследования пресноводного макробентоса региона, выполненные в периоды с XVII по конец XIX веков, преимущественно европейскими естествоиспытателями и путешественниками;

- работы XX века, включая обширные таксономические ревизии, попытки инвентаризации фауны и немногочисленные экологические работы, в основном выполненные на территории СССР в рамках рыбохозяйственных исследований;

- современные таксономические, фаунистические и экологические работы, охватывающие также территорию причерноморской Турции.

Второй раздел посвящен описанию существующих мнений о зоогеографическом положении Восточного Причерноморья с точки зрения различных групп пресноводной фауны. Обсуждаются представления о глобальном зоогеографическом положении региона. Текст основан на работах А.В. Мартынова [1924], Л.С. Берга [1932, 1934, 1940, 1949], П. Банареску [Banarescu, 1960, 1991], Я.И. Старобогатова [1970], Б.Ф. Бельшева и А.Ю. Харитонова [1981, 1983], А.Н. Бартенева [1930], Ф. Мура и В.Д. Иванова [Moog, Ivanov, 2008], М.В. Чертопруда [2010], А.М. Насеки [Naseka, 2010] и других исследователей. Описаны опыты зоогеографического районирования в пределах региона. Обсуждаются взгляды К.А. Сатунина [1912], А.Н. Бартенева [1930], Я.А. Бирштейна и С.И. Левушкина [1967], Н.Н. Акрамовского [1948, 1976], Ф. Сипахилер [Sipahiler, 2006] и других авторов.

### **Глава 2. Материалы и методы анализа**

**Сбор и первичная обработка материала.** Сбор материала для данного исследования происходил в течение 16 лет и 44-х экспедиций. Первые сборы, анализируемые ниже, выполнены в Крыму и на Кавказе М.В. Чертопрудом в 2001-2004 гг.



Самостоятельные и целенаправленные сборы материала автором предпринимаются с 2008 г. С тех пор с разной интенсивностью были обследованы практически все субрегионы Восточного Причерноморья: Горный Крым, северные и южные склоны Большого Кавказа, Апшерон и Гобустан, Талыш и Ленкоранская низменность, горы Малого Кавказа, Колхидская низменность, Армянское нагорье и Понтийские горы (Рис. 1). За 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.



**Рисунок 1.** Восточное Причерноморье в принимаемых нами границах. Желтым цветом отмечены районы маршрутных экспедиций автора, черными точками – районы отбора проб.

Для сбора количественных проб макробентоса применялся метод Жадина-Шредера. В качестве основного орудия отбора проб использован гидробиологический скребок полусферической формы площадью  $0.02 \text{ м}^2$  с пластиковой сеткой с ячейей  $1 \text{ мм}$ . В случаях аномально малых размеров водоема или работы на скальных объектах организмы отбирались пинцетом непосредственно с поверхности субстрата.

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<sup>2</sup>. Параллельно с количественными отбирались качественные пробы, направленные на выявление видового богатства сообщества.

Определение организмов осуществлялось с использованием многочисленных отечественных и зарубежных пособий, видовых описаний и музейных коллекций. Слабая таксономическая изученность большинства групп беспозвоночных, составляющих реофильный макробентос Восточного Причерноморья, побудила нас инициировать описание ряда характерных таксонов под руководством коллег-специалистов.

**Статистическая обработка данных.** Мы принимаем разделение всей совокупности сообществ водных макробеспозвоночных на пять крупных классов: креналь, ритраль, фиталь, пелаль и рипаль. Оно обосновано ранее и основано как на природе биотопа, так и на наличии характерного набора жизненных форм бентоса [Чернышев, 1996; Чертопруд, 2011, 2014]. Под жизненной формой мы понимаем группу 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].

Для выделения типов сообществ внутри этих классов первичные данные по обилию таксонов группировались в стандартные таблицы «виды-пробы» в программе Microsoft Excel. Здесь отражалась информация о численности организмов на единицу площади, об их индивидуальной и суммарной биомассе. При этом наиболее явно типы сообществ выделяются при усреднении данных до уровня родов, так многие виды (включая и доминантов) часто специфичны для отдельных субрегионов или высотных зон, что порождает значительную путаницу.

В качестве основного показателя обилия таксонов в сообществе 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  $O_2/m^2$ , вычисляемая также в Microsoft Excel. Значения  $k$  для пресноводных беспозвоночных использованы по работе Алимова [1979]. Таким образом, в качестве исходных данных использовались вычисленные доли таксонов (обычно родов) в суммарном обилии сообщества по метаболизму. Относительное обилие организмов учитывалось при построении классификации, совместно с их встречаемостью.

Первичная разбивка проб на группы выполнена при использовании индекса Жаккара (Jaccard index) 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] в модификации М.В. Чертопруда [2011]. Структурная иерархия сообществ описывалась на основе классификации Ульфстранда [Ulfstrand, 1968], разработанной для амфибиотических насекомых. Применяемая номенклатура реофильных сообществ основана на выделении пяти перечисленных выше классов и приставках, обозначающих ведущие для данного типа сообщества биотопические или биотические факторы. Подробно данный подход описан ранее [Чертопруд, 2011].

### **Глава 3. Краткий физико-географический очерк района исследований**

В третьей главе приведены краткие физико-географические описания регионов, на территории которых производился отбор проб. Очерки основаны на собственных наблюдениях автора, дополненных литературными данными [Павловский, 1958]. Обсуждаются Горный Крым, Большой Кавказский хребет, равнины Западного и Восточного Закавказья, Талышские горы, горы Малого Кавказа, Армянское нагорье и Понтийские горы.

### **Глава 4. Краткий обзор таксономического состава реофильного макробентоса Восточного Причерноморья**

В водотоках Восточного Причерноморья нами было выявлено 1025 видов и иных таксонов. Из них амфибиотических насекомых – 869 (76%), моллюсков – 85 (10%) ракообразных – 71 (9%). Остальные группы – Oligochaeta, Hirudinea и Turbellaria 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, увеличивает общее число обитающих здесь реофильных беспозвоночных примерно до 1700. Это происходит в основном за счет неопределенных нами до вида мошек Simuliidae, жуков Elmidae и Hydraenidae, а также многочисленных ручейников, описанных только по имаго с территории Турции и Армянского нагорья.

Таксономическая изученность многих групп реофильного бентоса региона остается слабой. Особенно ярко это проявляется в отношении хирономид подсем. Orthoclaadiinae, гастропод Hydrobiidae, жесткокрылых Hydraenidae, в Восточном Причерноморье систематически не изучавшихся. Не менее 10% от общего числа обнаруженных нами видов являются новыми для науки.

## **Глава 5. Сообщества кренали**

К классу кренали мы относим сообщества, формирующиеся в малых водотоках, характеризующихся малой глубиной, мелкомозаичностью донных субстратов (с преобладанием грубого детрита наземного происхождения), слабым развитием собственных продуцентов и преобладающим значением аллохтонных органических веществ. Исходя из данного определения, в этом классе рассматриваются не только сообщества собственно родников, но также и небольших ручьев и подземных водотоков. Материалом для написания главы послужили 432 количественные пробы, собранные в малых водотоках и источниках по всей территории изучаемого региона.

### **5-1. Обзор фауны кренальных макробеспозвоночных.**

Приведен список из 260 таксонов, обнаруженных в родниках, родниковых и подземных ручьях региона. Наиболее многочисленны амфибиотические насекомые – 152 таксона (60%). При этом в силу слабой таксономической изученности основных групп (Niphargidae, личинки Trichoptera и Diptera), определения проведены в основном до уровня групп видов, подродов или родов. В составе данных сообществ обнаружено значительное количество потенциально новых для науки видов (не менее 15, в основном гастропод) [Палатов, Винарский, 2015; Палатов, Соколова, 2016].

**5-2. Сообщества родниковых водоемов.** Сообщества кренали формируются в основном малоподвижными или

ползающими детритофагами, относительно мало специализированными к типу донного субстрата. На территории региона выявлено 10 вариантов кренальных сообществ (Таблица 1).

Тип сообщества	Таксоны-доминанты	Средняя доля в метаболизме сообщества, %
<b>1. Гаммарокреналь</b>	<i>Gammarus</i>	75.1
<b>2. Троглокреналь</b>	<i>Niphargus</i>	43.7
<b>3. Гипокреналь</b>	<i>Stenophylax</i>	23.9
	<i>Paraleptophlebia</i>	18.7
<b>4. Мадикреналь</b>	<i>Tinodes</i>	32.7
<b>5. Гелокреналь</b>	<i>Ernodes</i>	29.2
<b>6. Реокреналь</b>	<i>Nemoura</i>	12.3
	<i>Diplectrona</i>	9.2
<b>7. Лимнокреналь</b>	<i>Stenophylax</i>	27.0
	<i>Paraleptophlebia</i>	11.3
<b>8. Палудокреналь</b>	<i>Costatella integra</i>	18.6
	<i>Asellus aquaticus</i>	12.3
<b>9. Термокреналь</b>	<i>Coelostoma transcaspicum</i>	52.4
<b>10. Криокреналь</b>	<i>Prosimulium</i>	20.0
	<i>Diamesa</i>	11.2

**Таблица 1.** Типы кренальных сообществ, формирующихся в водотоках Восточного Причерноморья.

При формировании кренальных сообществ 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 мелко мозаичный) и температура, в большинстве случаев стабильно низкая (8-10°C). Значительное отклонение от этих показателей приводит к образованию некоторых новых типов сообществ (в частности, крио- и термокренали). Перестройка сообщества

происходит также в случае внедрения в него вида-сверхдоминанта (обычно это амфиподы рода *Gammarus*), оккупирующего основную массу имеющихся кормовых ресурсов.

### Глава 6. Сообщества ритрали

Наиболее обычный класс сообществ в водотоках региона. Включает сообщества, развивающиеся на каменистом, галечном, древесном или скальном субстрате. Они слагаются комплексом малоподвижных альгофагов-соскребателей (*Limnephilidae*, *Glossosomatidae*, *Ancyliidae*), плавающих альгофагов (*Baetidae*), малоподвижных фильтраторов (*Hydropsychidae*, *Simuliidae*). Материалом для написания главы послужили 340 количественных проб, собранных во всех субрегионах Восточного Причерноморья.

#### 6-1. Обзор фауны ритральных макробеспозвоночных.

Приведен список из 285 видов и таксонов более высокого ранга, обнаруженных в составе ритральных сообществ. Наиболее многочисленны амфибиотические насекомые – 247 таксонов (87%).

**6-2. Сообщества ритрали.** На территории региона выявлено девять вариантов сообществ (Таблица 2):

Тип сообщества	Таксоны-доминанты	Средняя доля в метаболизме сообщества, %
<b>1. Эпиритраль</b>	<i>Rhodobaetis</i>	25.4
	<i>Perla</i>	14.5
<b>2. Эуритраль</b>	<i>Hydropsyche</i>	22.8
	<i>Perla</i>	17.0
<b>3. Химароритраль</b>	<i>a. Iron/Epeorus</i>	46.6
	<i>b. Acentrella</i>	42.2
	<i>c. Simuliidae</i>	16.9
<b>4. Лентиритраль</b>	<i>Electrogena / Ecdyonurus</i>	25.9
<b>5. Псефоритраль</b>	<i>Perla</i>	23.1
	<i>Rhodobaetis</i>	12.1
<b>6. Лимногеноритраль</b>	<i>Hydropsyche angustipennis</i>	65.2
<b>7. Лиморитраль</b>	<i>Lithotanytarsus emarginatus</i>	50.3

<b>8. Мадиритраль</b>	<i>Stactobia</i>	54.1
	<i>Iron</i>	19.5
<b>9. Фиторитраль</b>	<i>Rhodobaetis</i>	27.7
	<i>Gammarus</i>	11.3

**Таблица 2.** Типы ритральных сообществ, формирующихся в водотоках Восточного Причерноморья.

Помимо перечисленных, в главе приводятся сведения еще о восьми своеобразных вариантах ритральных сообществ, обнаруженных на территории региона, но не описанных в силу недостатка количественных данных. В основном это комплексы, характеризующиеся сверхдоминированием моллюсков (*Melanopsis*, *Theodoxus*, *Radix*, *Lymnaea*), ракообразных (*Niphargus*, *Pontogammaridae*), пиявок (*Erpobdella*) и др.

Основные факторы, определяющие изменчивость сообществ ритрالي региона: скорость течения, тип истока, общая минерализация и, в некоторых случаях (лиморитраль) химизм воды. Наибольшей встречаемостью в пределах региона обладают сообщества химаро- и эфиритрالي; они же обладают наибольшим уровнем изменчивости, субрегиональной и зональной.

## Глава 7. Сообщества фитали

Сообщества, ассоциированные со скоплениями живых или отмерших макрофитов. Формируются при решающем участии малоподвижных фито-альгофагов (*Lymnaeidae*, *Planorbidae*) и плавающих хищников (*Corixidae*, *Dytiscidae*). В водотоках горных регионов, к которым относится и Восточное Причерноморье, крайне редки. Глава написана на основании анализа 10 количественных и 50 качественных проб.

**7-1. Обзор фауны фитофильных макробеспозвоночных.** Приведен список из 120 таксонов, обнаруженных в составе сообществ фитали. Наиболее разнообразны личинки амфибиотических насекомых – 85 таксонов (70%).

**7-2. Сообщества фитали.** На территории региона выявлен лишь один устойчивый вариант фитофильных сообществ (Таблица 3).

Тип сообщества	Таксоны-доминанты	Средняя доля в метаболизме сообщества, %
<b>1. Эуфиталь</b>	<i>Gammarus</i>	59.2
	<i>Radix</i>	16.2
	<i>Planorbis</i>	5.1

**Таблица 3.** Эуфиталь Восточного Причерноморья.

Полноценно представленная в регионе фитореофильная фауна реализует наиболее распространенный вариант сообществ, наблюдающийся в большинстве регионов Палеарктики. Причина такой обедненности кроется в невозможности развития стабильных, мощных зарослей макрофитов 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 зоогеографических преград для проникновения в регион фитофильных групп не существует. Все они так или иначе присутствуют в составе фауны, однако встречаются спорадично, не образуя устойчивых ассоциаций.

### **Глава 8. Сообщества рипали**

Термин «рипаль» введен для обозначения прибрежной зоны водотоков, независимо от типа донного субстрата, фактически в противовес медиали. Нами данный термин трактуется как прибрежная, подмываемая потоком зона с мелко мозаичным смешанным субстратом на дне [Чертопруд, Палатов, 2013; Чертопруд, 2014]. Обособленность этой зоны подтверждается специфичностью формирующихся здесь сообществ макробентоса, в которых ведущую роль играют грызущие детритофаги и хищники, в основном личинки стрекоз. В горных условиях рипальные биотопы встречаются относительно редко. Глава написана на основании анализа 61 количественной пробы.

#### **7-1. Обзор фауны рипальных макробеспозвоночных.**

Приведен список из 193 таксонов, обнаруженных в составе сообществ рипали. Наиболее многочисленны личинки амфибиотических насекомых – 165 таксонов (86%).



**7-2. Сообщества рипали.** На территории региона выявлено пять вариантов сообществ (Таблица 4).

Тип сообщества	Таксоны-доминанты	Средняя доля в метаболизме сообщества, %
<b>1. Эурипаль</b>	<i>Calopteryx</i>	33.8
	<i>Gammarus</i>	13.1
<b>2. Лимнорипаль</b>	Chaetopterygini	45.9
<b>3. Пелорипаль</b>	<i>Onychogomphus</i>	36.7
	<i>Ephemera romantzovi</i>	8.7
<b>4. Гаммарорипаль</b>	<i>Gammarus</i>	54.9
	<i>Electrogena</i>	7.6
<b>5. Вивипарорипаль</b>	<i>Viviparus costae</i>	73.6

**Таблица 4.** Типы ритральных сообществ, формирующихся в водотоках Восточного Причерноморья.

Качественно богатая фауна, в водотоках Восточного Причерноморья ассоциированная с береговыми субстратами, 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 эвритопных реофилов, таких как *Baetis* s. str и *Gammarus* spp. Два из выделенных типов определяются сверхдоминированием амфипод (*Gammarus*) и моллюсков (*Viviparus*), три остальных – скоростью течения и связанным с этим уровнем заиления.

## Глава 9. Сообщества пелали

Класс сообществ, ассоциированных с мягкими грунтами – песком или илом. Комплектуется представителями инфавны, т.е. организмами, частично или полностью зарывающимися в грунт. В условиях горных водотоков подобные сообщества встречаются нечасто и на ограниченной площади, поскольку мелкие частицы грунта постоянно вымываются вниз по течению. Глава написана на основании анализа 132 количественных проб.

### 8-1. Обзор фауны пелофильных макробеспозвоночных.

Приведен список из 150 таксонов, обнаруженных в составе сообществ пелали. Наиболее многочисленны амфибиотические насекомые – 86 таксонов (в основном рода и группы видов семейства Chironomidae).

**8-2. Сообщества пелали.** На территории региона выявлено десять вариантов сообществ (Таблица 5).

Тип сообщества	Таксоны-доминанты	Средняя доля в метаболизме сообщества, %
<b>1. Эупелаль</b>	<i>Limnodrilus</i>	51.9
<b>2. Эпипелаль</b>	<i>Polypedilum</i>	42.5
	<i>Euglesa (Casertiana)</i>	36.2
	<i>Psammoryctides</i>	26.7
<b>3. Кренопелаль</b>	<i>Euglesa s.str.</i>	35.8
	<i>Embolocephalus</i>	35.0
<b>4. Псефопелаль</b>	Sericostomatidae	50.5
<b>5. Криоэпипелаль</b>	<i>Pseudodiamesa</i>	53.7
	<i>Stylodrilus</i>	17.4
<b>6. Псаммоэпипелаль</b>	<i>Ephemera romantzovi</i>	57.7
<b>7. Криопсаммопелаль</b>	<i>Rhyacodrilus</i>	95.2
<b>8. Троглопелаль</b>	<i>Euglesa gr. cavatica</i>	52.6
<b>9. Аэропелаль</b>	<i>Chrysops</i>	53.2
<b>10. Униопелаль</b>	« <i>Eolymnium</i> »	78.2

**Таблица 5.** Типы сообществ пелали, формирующихся в водотоках Восточного Причерноморья.

Таким образом в водотоках изучаемого региона наблюдается высокое 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 реофильных сообществ

Восточного Причерноморья имеют структурные аналоги в других регионах Палеарктики, обладая при этом значительным региональным своеобразием на уровне слагающих их видов. Отдельным субрегионам Восточного Причерноморья также свойственны различия в составе фауны реофильных беспозвоночных, проявляющиеся и в различной видовой комплектации соответствующих сообществ. Подобные различия наблюдаются между территориями Северного Кавказа, Западного и Восточного Закавказья, Армянского нагорья и Черноморского побережья Малой Азии. В разных таксономических группах они выражены в разной степени.

Многим из описанных реофильных сообществ (кроме некоторых кренальных) свойственна не только географическая, но и зональная изменчивость. Последняя в целом действует подобно географической, вызывая на сходных биотопах смену близкородственных видов и приводя к формированию серий параллельных сообществ в водотоках разных высотных зон. 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.

## **Глава 10. Зоогеографические тенденции, свойственные реофильной фауне Восточного Причерноморья**

Глава содержит пять разделов:

**10-1. Формирование природных ландшафтов Восточного Причерноморья.** На основании литературных данных описывается процесс формирования ландшафтов Восточного Причерноморья в Палеогене и Неогене.

**10-2. Общие положения пресноводной зоогеографии.** На основании литературных источников обсуждаются разнообразные подходы к зоогеографическому районированию.

**10-3. Распространение отдельных таксонов.** На основании литературных источников и собственных материалов обсуждается распространение основных групп макрозообентоса на территории региона. Рассматриваются вопросы происхождения фаун отдельных групп: планарий, олигохет, пиявок, двустворчатых моллюсков,

жаберных и легочных гастропод, амфипод, изопод, декапод и всех отрядов амфибиотических насекомых.

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 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 хириномидам *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 (вероятно, 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). Таким образом, с точки зрения распространения реофильных беспозвоночных в целом Восточное Причерноморье может рассматриваться как регион перехода от европейской альпийско-балканской к переднеазиатской фауне.

#### **10-4. Зоогеографическое районирование внутри региона.**

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.

### **Заключение**

Глава выполнена в виде общей сводки полученных результатов, описанных в основном тексте. Обозначены направления дальнейшей работы автора в изучаемом регионе.

### **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 публикаций по теме диссертации

#### Статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК:

1. 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.

2. 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.

3. 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 – V. 3904(1) – P. 123–143.

4. Godunko R. J. Mayflies of the Caucasus mountains. III. A new representative the subgenus *Rhodobaelis* Jacob, 2003 (Baetidae: *Baetis*) from the south-western Caucasus / R. J. Godunko, **D. M. Palatov**, A. V. Martynov // *Zootaxa* – 2015 – V. 3948(2) – P. 182–202.

5. Shapovalov M. I. Notes on the distribution and ecology of the genus *Stenelmis* Dufour, 1835 (Coleoptera: Elmidae) in the Caucasus / M. I. Shapovalov, A. A. Prokin, **D. M. Palatov**, A. V. Kovalev // *Zootaxa* – 2015 – V. 4052(3) – P. 366–372.

6. Sidorov D. A. Shedding light on a cryptic cavernicole: A second species of *Zenkevitchia* Birstein (Crustacea, Amphipoda, Typhlogammaridae) discovered via molecular techniques / D. Sidorov, A. Gontcharov, **D. Palatov**, S. Taylor, A. Semenchenko // *Subterranean biology. International Society of Subterranean Biology* – 2015 – V. 15 – P. 37–55.

7. Chertoprud E.S. Distribution and a comparative analysis of the aquatic invertebrate fauna in caves of the western Caucasus / E. S. Chertoprud, **D. M. Palatov**, R. R. Borisov, V. V. Marynskiy, M. S.

Bizin, R. S. Dbar // Subterranean biology. International Society of Subterranean Biology – 2016 – V. 18 – P. 49–70.

8. **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.

**Palatov D. M.** Fauna and types of soft-bottom macrozoobenthic assemblages in watercourses of mountainous regions on the eastern Black sea coast / **D. M. Palatov**, M. V. Chertoprud, A. A. Frolov // Inland Water Biology – 2016 – V. 9(2) – P.150–159.

9. Anistratenko V. A taxonomic position of armenian endemic freshwater snails of the genus *Shadinia* Akramowski, (Caenogastropoda: Hydrobiidae): combining morphological and molecular evidence / V. Anistratenko, T. Peretolchina, T. Sitnikova, **D. Palatov**, D. Sherbakov // Molluscan Research – 2017 – P. 1–10.

10. **Палатов Д. М.** Сообщества макрозообентоса плотных грунтов водотоков Восточного Причерноморья / **Д. М. Палатов**, М. В. Чертопруд // Экология – 2018 – № 1 – С. 66-73.

11. Khomenko A. New information on the geographical distribution of *Dina stschegolewi* (Lukin & Epshtein, 1960) (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.

12. Sitnikova T. Ya., **Palatov D. M.**, Peretolchina T. E., Anistratenko V. V. A variability and taxonomy of Caucasian freshwater gastropod subfamily Shadiniinae (Hydrobiidae) in the light of newly-discovered morphological and molecular data // Archiv für Molluskenkunde – 2018.

### **Другие работы, опубликованные по теме диссертации:**

1. **Палатов Д. М.** Материалы к изучению бокоплавов рода *Gammarus* (Amphipoda: Gammaridae) Северо-Западного Кавказа / **Д. М. Палатов**, М. И. Шаповалов // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия Естественно-математические и технические науки – 2015 – № 3 – С. 75–81.

2. **Палатов Д. М.** Новые данные о фауне и распространении поденок семейства Baetidae (Ephemeroptera) на территории Кавказа и Закавказья / **Д. М. Палатов** // Материалы V Всероссийского

симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым – Борок, 2013 – С. 107–114.

3. Прокин А. А. Новые указания *Velia mancinii mancinii* Tamanini, 1947 и *Velia kiritshenkoi* Tamanini, 1958 (Heteroptera: Veliidae) для Северо-Западного Кавказа и Армении / А. А. Прокин, Д. М. Палатов // Проблемы водной энтомологии России. Материалы X (2) Трихoptерологического симпозиума – Изд-во СОГУ им. К.Л. Хетагурова Владикавказ, 2013 – С. 85–89.

4. Палатов Д. М. Высотная изменчивость реофильных сообществ макробентоса Кавказа и Закавказья / Д. М. Палатов // Материалы лекций II-й Всероссийской школы-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» – Ч. 2 – Изд-во ИББВ им. И. Д. Папанина Борок, 2014 – С. 314–317.

5. Бизин М. С. Закономерности распределения и сравнительный анализ фаун водных беспозвоночных пещер Центральной Абхазии (Гудаутский, Гулрыпшский и Очамчирский районы) / М. С. Бизин, Е. С. Чертопруд, Д. М. Палатов, В. В. Марьинский, Р. Р. Борисов, Р. С. Дбар // Материалы молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Костромской печатный дом Кострома, 2015 – С. 9–12.

6. Марьинский В. В. Структура фауны водных беспозвоночных как индикатор антропогенной нагрузки на пещерные сообщества Центральной Абхазии / В. В. Марьинский, Е. С. Чертопруд, Д. М. Палатов, М. С. Бизин, Р. Р. Борисов, Р. С. Дбар // Материалы молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Костромской печатный дом Кострома, 2015 – С. 42–45.

7. Соколова А. М. Стигиобионтная фауна Черноморского побережья в окрестностях Туапсе / А. М. Соколова, Д. М. Палатов // Материалы I Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Кострома : Костромской печатный дом, 2015 – С. 76–79.

8. 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 I Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Кострома : Костромской печатный дом, 2015 – С. 49–54.



9. **Палатов Д. М.** Амфибиотические насекомые в водотоках пещер Западного Закавказья. / **Д. М. Палатов**, А. М. Соколова // Материалы I Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» – Кострома : Костромской печатный дом, 2015 – С. 55–59.

10. **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» – Изд-во АГУ Майкоп, 2015 – С. 63–66.

11. **Палатов Д. М.** Поденки (Ephemeroptera) Талышских гор (Азербайджан) / **Д. М. Палатов**, А. М. Соколова // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Материалы VI всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым, посвященного памяти Л.А. Жильцовой – Издательство СОГУ имени К.Л. Хетагурова Владикавказ, 2016 – С. 83–87.

12. Martynov A. V. Kintrishi state nature reserve – a hotspot for mayfly (Insecta: Ephemeroptera) diversity in Adjara (Georgia) / A. V. Martynov, R. J. Godunko, **D. M. Palatov** // Zoosymposia – 2016 – V. 11 – P. 168–173.

13. Саенко Е. М. Новые данные по перловицам рода *Eolymnium* Prashad, 1919 из Абхазии / Е. М. Саенко, **Д. М. Палатов** // Материалы VII Всероссийской конференции «Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова» – Владивосток : ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2017 – С. 199–206.

14. **Палатов Д. М.** Стигиобионтные 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.