

УДК [592:57.012] (282.247.324)

С. А. Афанасьев, Е. Н. Летицкая

**СТРУКТУРА ДОМИНИРОВАНИЯ-РАЗНООБРАЗИЯ
СООБЩЕСТВ ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ
В РЕКАХ КАРПАТ¹**

Представлены результаты исследований структуры сообществ макробеспозвоночных горных рек Карпат. Установлено, что в реках разного типа формируются отличные друг от друга сообщества макробеспозвоночных. В градиенте высота — размер реки кривые доминирования-разнообразия закономерно меняются. Для больших рек на предгорье характерны кривые, близкие к распределению «перехвата ниш» Мотомуры, для малых рек на высокогорье более характерны кривые, которые условно можно отнести к форме, отвечающей гипотезе Престона, а для остальных рек форма кривых доминирования—разнообразия соответствуют кривым консортивного типа.

Ключевые слова: макробеспозвоночные, структурные показатели, горные реки Карпат.

Экосистемы горных рек Карпат остаются наиболее сохранившимся и в то же время наиболее уязвимыми из всех гидроэкосистем Украины. Они до сих пор являются наименее изученными в гидробиологическом аспекте. Воздействие на эти водотоки определяется как глобальными климатическими процессами, так и усилением антропогенного влияния в связи с хозяйственной, рекреационной и горнодобывающей деятельностью. Важное значение в гидроэкологических исследованиях рек приобретает изучение сообществ донных макробеспозвоночных, поскольку они играют существенную роль в трансформации веществ и потоках энергии в экосистемах, служат кормовым ресурсом рыб, участвуют в процессах формирования качества водной среды, экологического состояния и достаточно широко используются в определении стадии изменений и целостности лотических экосистем. На сегодняшний день не существует глубокого понимания организации сообществ донных макробеспозвоночных в различных типах горных рек и особенностей их распределения и функционирования.

Целью этой работы было установить современный состав, структуру доминирования — разнообразия сообществ донных макробеспозвоночных и особенности их распределения в реках разного типа в Карпатском регионе.

¹Работа выполнена за счет бюджетной программы «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (КПКВК 6541230).

Материал и методика исследований. Исследования и сбор материала проводили в 2005—2016 гг. на более чем 30 разнотипных реках бассейна р. Тисы. Типизация выполнена в соответствии с разработанными и действующими в Европейском Союзе подходами к типологии рек как отдельной категории массивов поверхностных вод. Реки были разделены на типы по системе В, предлагаемой Водной Рамочной Директивой ЕС 2000 г. (ВРД) [3]. В качестве основных дескрипторов использовались три показателя: площадь водосборного бассейна, средняя высота водосбора и геологическое основание русла. К малым отнесены водотоки с площадью водосбора от 10 до 100 км², средним — 100—1000 км², большим — 1000—10 000 км². По средней высоте протекания над уровнем моря они были разделены на реки предгорья со средней высотой протекания ниже 200 м; реки на низкогорье, водосбор которых имеет среднюю высоту от 200 до 400 м; реки на среднегорье с высотой от 400 до 600 м и реки высокогорья — выше 600 м. При проведении типологии по геологическим характеристикам ложа русла реки использовали сведения [1], выделены вулканический (кристаллические породы), органический (в том числе и аллювиальные осадочные породы) и известняковый типы, однако в данном исследовании мы в большей степени учитывали конкретные характеристики донных биотопов (гранулометрический состав, подвижность и представленность разноразмерных наносов), а не общие сведения о геологии русла.

Типологический анализ донных биотопов проводили путем общего осмотра береговой зоны и дна водотоков, при необходимости использовали эхолот с датчиком температуры (Smart Cast RF 35e). Пробы отбирали на участках русла длиной от 100 до 300 м, по поперечному разрезу с учетом визуально выделенных однородностей и представленности донных субстратов, используя схему мониторинга AQEM/STAR, широко применяемую в Европе [15]. Для отбора применяли стандартный метод kick and sweep, используя сачок (0,25 × 0,25 м), который располагали вертикально под прямым углом против течения, при этом нижнюю часть сачка удерживали на дне и производили интенсивное взмучивание и смыв макробеспозвоночных с поверхности камней и глубинного слоя грунта на площадке 0,25 × 0,25 м непосредственно перед сачком. Сбор организмов со скальных выходов и крупноразмерных субстратов и прибрежно-водной растительности и древесины проводили вручную. Обсчет крупноразмерных особей макробеспозвоночных (моллюсков, кладок личинок и друз ручейников) проводили визуально с использованием рамки 0,5 × 0,5 м. Дальнейшую фиксацию и обработку отобранного материала выполняли по общепринятым методам [4].

В отличие от рекомендаций системы AQEM/STAR, мы не проводили механического усреднения всех двадцати «проб-реплик», отобранных на исследуемых участках, в одну «интегральную пробу», что дало нам возможность анализировать данные по каждой пробе-реплике отдельно и определить структуру сообществ на наиболее представленных в реке биотопах, а также минимизировать возможную потерю информации и использовать данные при анализе особенностей распределения беспозвоночных на разноразмерных донных грунтах,

На основании данных о количественной представленности организмов на наиболее распространенных в реке биотопах устанавливали доминирующие по биомассе и численности виды. При монодоминировании одного вида или низшего определяемого таксона (НОТ) сообщество называли по наименованию этого вида (НОТ). В других случаях первым в названии сообщества ставили вид (НОТ), доминирующий по биомассе, вторым — доминирующий по численности. При этом авторы отдают себе отчет, что такие названия сообществ являются вполне условными и не отражают всего многообразия возможных комбинаций и динамики доминантов, а используются лишь для удобства изложения материала.

Для анализа количественной представленности видов во всех выделенных типах рек и на разных типах субстратов нами были построены кривые доминирования — разнообразия, предложенные Р. Уиттэкером [6].

Результаты исследований

За время исследований донной фауны в бассейне р. Тисы обнаружено более 860 таксонов макробеспозвоночных животных видового ранга из 28 групп. Наиболее богаты видами насекомые: хирономиды — 247, ручейники — 119, поденки — 99, водные жуки — 65, веснянки — 54, другие двукрылые — 50, клопы — 26, стрекозы — 23 вида. Значительным количеством видов представлены моллюски: брюхоногие — 54 и двустворчатые — девять видов. Разнообразными были черви: олигохеты — 29 и пиявки — 21 вид. Также зарегистрировано 24 вида ракообразных.

По обобщенным результатам количественных и качественных проб наибольшее видовое богатство было зафиксировано в больших реках: русловом участке Тисы — 310, р. Боржаве — 276 видов. Заметно меньше видовое богатство отмечено в малых: р. Кисве — 58, р. Шопурке — 57 и р. Поток Скородний — 67 видов.

В малых реках на высокогорье было выделено три сообщества: *Ecdyonurus fluminum*, (Pictet, 1843) + *Eukiefferiella minor* (Edwards, 1929) в р. Черной Тисе; *Perla abdominalis* Burmeister, 1839 + *Polypedilum pedestre* (Meigen, 1830) в р. Белой Тисе, *Perla abdominalis* + *Rhithrogena semicolorata* Curtis 1834 в р. Бальзатул.

В сообществе *Ecdyonurus fluminum* + *Eukiefferiella minor*, как по видовому богатству (32%), так и биомассе (50,82%) доминировали поденки, по численности личинки хирономид (58,18%), среди которых преобладали личинки вида *Eukiefferiella minor* (18,79%), по биомассе — *Ecdyonurus fluminum* (21,99%). Субдоминирующее положение по численности занимала *Tvetenia bavarica* (Goetghebuer, 1934), по биомассе — *Ecdyonurus carpathicus* (соответственно 9,11 и 11,09%).

Сообщество *Perla abdominalis* + *Polypedilum pedestre* насчитывало 37 видов и характеризовалось заметным доминированием по биомассе нимф веснянок (47,22%, из которых 44,01% приходилось на *Perla abdominalis*), По численности доминировали личинки хирономид (56,72%), при этом численность

Polypedilum pedestre составила 12,62%, а *Eukiefferiella minor* — 11,71% общей. Наибольшее видовое богатство было характерно для поденок и хирономид — соответственно 24,4 и 21,62%.

В сообществе *Perla abdominalis* + *Rhithrogena semicolorata* первый вид достигал 19,34% биомассы, а второй — 17,61% численности. Второе место по биомассе занимала *Rhithrogena semicolorata* (16,39%), по численности — *Vaetidae* sp. (7,13%). Всего было отмечено 37 видов, по видовому богатству, численности и биомассе доминировали нимфы поденок (соответственно 29,73, 36,10 и 39,35%).

В целом в каждом из сообществ в этом типе рек было зарегистрировано по 37 видов беспозвоночных, из них по видовому богатству доминировали нимфы поденок (9—12 видов), личинок хирономид насчитывалось 6—10 видов, ручейников — 5—9, веснянок — 3—6. Другие группы были гораздо беднее (1—3 вида). Общая численность беспозвоночных составляла 4400—7198 экз/м², биомасса — 17,7—37,17 г/м². Индексы разнообразия Шеннона колебались в пределах 4,1—4,4 бит/экз. и 3,34—4,4 бит/мг.

В малых реках среднегорья выделено два типа сообществ — с монодоминированием личинок хирономид и доминированием ручейников по биомассе и личинок хирономид по численности.

Первый тип представлен, например, сообществом *Cricotopus bicinctus* (Meigen, 1818) из р. Руськова, где в сообществе насчитывалось 43 вида беспозвоночных из семи групп. По видовому богатству доминировали личинки хирономид (32), другие группы были представлены всего одним — четырьмя видами. Общая численность беспозвоночных составила 9300 экз/м², биомасса — 18,24 г/м². Доминирующее положение по численности и биомассе занимали личинки хирономид — соответственно 87,10 и 63,26%, на уровне вида — *Cricotopus bicinctus* (соответственно 16,13 и 17,46%).

Второй тип сообществ *Ecdyonurus venosus* Fabricius, 1775 + Chironomidae sp. из р. Ждынивки был представлен 66 видами животных из 14 групп. По видовому богатству лидировали личинки ручейников — 17 видов, нимфы поденок насчитывали 14, жуки — 11, другие двукрылые — 9, другие группы — 1—4 вида. Общая численность составляла 6647 экз/м², биомасса — 22,82 г/м². По биомассе доминировали личинки ручейников (45,01%), по численности — личинки хирономид (32,87%). На уровне НОТ по биомассе доминировал *Ecdyonurus venosus* (11,47%), по численности — ювенильные личинки Chironomidae sp. (32,42%), субдоминантом по биомассе выступал *Agapetus* sp. (11,14%).

В целом в сообществах этого типа рек зарегистрировано от 40 до 66 видов беспозвоночных, численность колебалась в пределах 6,6—9,3 тыс. экз/м², биомасса — 1—23 г/м². Индексы разнообразия Шеннона изменялись в диапазоне 4,06—4,15 бит/экз и 4,64—4,65 бит/мг, что указывает на значительную выровненность при высоком количестве видов в сообществах.

Сообщества гонной макрофауны малых рек на низкогорье. В малых реках на низкогорье выделены такие типы сообществ: Ephemeroptera + Chironomidae (р. Пиня), *Planaria torva* (O.F. Müller, 1773) (р. Иршава), Trichoptera + Chironomidae (р. Васькова) и Trichoptera + Ephemeroptera (р. Бронецкая Рика).

В сообществе Ephemeroptera + Chironomidae зарегистрирован 21 вид из 10 таксономических групп. Наибольшим видовым богатством характеризовались личинки хирономид — 10, другие группы представлены всего одним — двумя видами. Общая численность беспозвоночных составляла 6200 экз/м², биомасса — 12,49 г/м². По биомассе доминировали нимфы поденок (30,33%), по численности личинки хирономид (50,81%). Субдоминантом по численности были личинки Simuliidae gen. sp. (15,32%).

В сообществе *Planaria torva* зарегистрировано 24 вида макробеспозвоночных из 11 групп, наибольшим количеством видов (девять), представлены нимфы поденок, личинки хирономид насчитывали четыре, ручейников — три, другие группы — один — два вида. Численность составляла 6640 экз/м², биомасса — 79,26 г/м². На уровне группы по численности преобладали нимфы поденок (28,31%). На уровне вида показателям обилия доминировала *Planaria torva* (19,88% численности и 41,5% биомассы). Субдоминантом по численности были личинки хирономид *Polypedilum pedestre*, по биомассе — *Ecdyonurus dispar* Curtis, 1834 (соответственно 9,64 и 27,65%).

Сообщество *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763) + *Polypedilum pedestre* из р. Васькова насчитывало 59 видов макробеспозвоночных из 14 групп. По видовому богатству доминировали нимфы поденок (14) и личинки ручейников (13), отмечено по семь видов жуков и других двукрылых, в других группах — по одному — четыре вида. Численность донных животных составила 15120 экз/м², биомасса — 61,06 г/м². По численности и биомассе доминировали поденки — соответственно 20,9 и 35,04%. На уровне НОТ по численности доминировали *Polypedilum pedestre* и ювенильные личинки Baetidae sp. (по 11,64%), по биомассе — личинки ручейников *Odontocerum albicorne* (13,38%). Субдоминирующее положение по численности занимал *Polypedilum laetum* (Meigen, 1818), по биомассе Baetidae sp. (соответственно 8,47 и 11,79%).

Сообщество *Rhyacophila nubila* J.W. Zetterstedt, 1840 + Baetidae sp. характерно для р. Бронецкой Рики, в нем зарегистрировано 37 видов из 11 групп. По видовому богатству доминировали нимфы поденок (восемь видов), личинки хирономид насчитывали семь, другие двукрылые — пять, личинки ручейников и жуков — по четыре вида. Общая численность донных животных составила 2272 экз/м², биомасса — 10,86 г/м². По численности доминировали нимфы поденок (35,39%), по биомассе — личинки ручейников (32,29%). На уровне НОТ по численности доминировали ювенильные Baetidae sp. (26,41%), по биомассе — личинки ручейника *Rhyacophila nubila* (31,15%). Субдоминантом по численности была *Eukiefferiella coerulescens* (Kieffer in Zavrel, 1926), по биомассе Baetidae sp. (соответственно 10,92 и 16,51%).

Общее количество видов в сообществах в этом типе рек колебалось в широких пределах — 21—59, численность в пределах 2272—15 120 экз/м², биомасса — 10,86—79,26 г/м². Индексы разнообразия Шеннона также имели достаточно широкий диапазон колебаний: 3,08—4,87 бит/экз. и 2,45—4,70 бит/мг.

В малых реках на предгорье были отмечены сообщества *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834) + *Planaria torva* в р. Иршаве и *Planaria torva* + *Ecdyonurus dispar* в р. Быстрой.

В сообществе *Hydropsyche angustipennis* + *Planaria torva* зарегистрировано 34 вида из 13 таксономических групп. По видовому богатству доминировали нимфы поденок (девять, что составляло 26,5% общего количества видов), личинки хирономид насчитывали шесть, личинки ручейников — пять, другие группы — один — три вида. Средняя численность беспозвоночных составляла 19 480 экз/м², биомасса — 68,59 г/м². По биомассе доминировали поденки (37,69%), по численности — личинки хирономид (43,74%). На уровне вида по численности доминировала *Planaria torva* (14,37%), по биомассе — *Planaria torva* и *Hydropsyche angustipennis* (соответственно 17,62 и 16,33%) Субдоминирующее положение по численности занимали личинки *Eukiefferiella coerulescens* (14,17%) по биомассе — *Oligoneuriella rhenana* (Imhoff, 1852) (15,08%).

Сообщество *Planaria torva* + *Ecdyonurus dispar* включает 38 видов из 11 групп. Наиболее широко представлены поденки (10 видов, что составляет 26,3% количества видов). Личинки ручейников насчитывали восемь, личинки хирономид — пять, другие двукрылые — четыре, остальные группы — по одному — два вида. Общая численность 27 480 экз/м², биомасса — 72,67 г/м². По численности и биомассе преобладали нимфы поденок (соответственно 38,43 и 48,42%). На уровне НОТ по численности доминировали ювенильные нимфы Baetidae sp. (30,86%), по биомассе — *Planaria torva* (17,38%). Субдоминирующее положение по численности занимали Simuliidae gen. sp. (20,96%), по биомассе — *Ecdyonurus dispar* (13,88%).

Общее количество видов в сообществах в малых реках на предгорье составляло 34—38. Численность колебалась в пределах 19—28 тыс. экз/м², биомасса — 65—75 г/м². Индексы разнообразия Шеннона достигали 3,58—4,13 бит/экз. и 3,68—3,93 бит/мг.

В средних реках на среднегорье выделены два типа сообществ: *Tubifex tubifex* (O.F. Müller, 1774) + Baetidae sp., обитающее в р. Вышеу, и *Rhyacophila nubila* + *Ecdyonurus venosus* из р. Боржавы.

Сообщество *Tubifex tubifex* + Baetidae sp. представлено 61 видом животных из 10 групп. По видовому богатству преобладали личинки хирономид (26 видов), личинок ручейников отмечено десять, олигохет — шесть, нимф поденок — пять, веснянок — четыре, в других группах — по одному — три вида. Общая численность составила 3351 экз/м², биомасса — 12,99 г/м². По численности доминировали нимфы поденок (48,08%, из которых 46,91%, приходилось на долю ювенильных Baetidae sp.), по биомассе — олигохеты

(69,47%). На уровне НОТ по биомассе доминировал *Tubifex tubifex* (68,03%). По численности на втором месте были нимфы веснянок *Leuctra* sp. (7,46%).

Сообщество *Rhyacophila nubila* + *Ecdyonurus venosus* представлено 22 видами из шести таксономических групп. Наибольшее видовое богатство характерно для нимф поденок (восемь), личинки ручейников насчитывали пять, личинки хирономид — четыре, другие группы — по одному — три вида. Средняя численность беспозвоночных составляла 2960 экз/м², биомасса — 12,11 г/м². По биомассе и численности доминировали нимфы поденок (соответственно 48,48 и 67,57%). На уровне вида по биомассе доминировали *Rhyacophila nubila* (22,68%), по численности — Baetidae sp. (29,73%), субдоминирующее положение по численности и биомассе принадлежало *Ecdyonurus venosus* (соответственно 22,97 и 21,27%).

В целом, несмотря на широкий диапазон колебания количества видов в сообществах из рек данного типа (22—61), показатели обилия были близкими — общая численность составляла около 30 тыс. экз/м², биомасса — 12—13 г/м². Значения индекса разнообразия Шеннона также были достаточно близкими: 3,44—3,53 бит/экз и 2,23—2,92 бит/мг.

В средних реках на низкорье были выделены сообщества *Ecdyonurus venosus* + *Ephemerella notata* (Eaton, 1887) из р. Латорицы и *Ecdyonurus venosus* + *Oligochaeta* sp. из р. Тересвы.

В сообществе *Ecdyonurus venosus* + *Ephemerella notata* был зарегистрирован 41 вид животных из 11 групп. Самыми разнообразными были личинки ручейников (14 видов, что составляет 34,15% общего количества), нимфы поденок представлены 11 видами, по четыре вида отмечено в группах двукрылых и жуков, в остальных — по одному — два вида. Общая численность донных макробеспозвоночных составила 28 881 экз/м², биомасса — 62,01 г/м². По численности доминировали ювенильные личинки хирономид (34,84%). На уровне НОТ по численности доминировали ювенильные личинки Chironomidae gen. sp. (33,89%), по биомассе — *Ecdyonurus venosus* (37,75%). Субдоминантом по биомассе были нимфы *Ephemerella notata* (10,64%), а по численности — *Hydracarina* sp. (13,43%).

Сообщество *Ecdyonurus venosus* + *Oligochaeta* sp. включало 67 видов макробеспозвоночных из 13 групп, по видовому богатству доминировали личинки хирономид (36 видов, что составляло 52,94% общего количества). Нимфы поденок насчитывали десять, личинки ручейников и водных жуков — соответственно пять и четыре, остальные группы — по одному — три вида. Численность донных макробеспозвоночных этого сообщества составляла 23 601 экз/м², биомасса — 35,57 г/м². По численности доминировали личинки хирономид (39,41%) по биомассе — нимфы поденок (59,23%). Кроме того, по численности доминировали олигохеты (16,10%), по биомассе — *Ecdyonurus venosus* (34,78%). Субдоминантом по численности были олигохеты (8,92%).

Количество видов в сообществах средних рек на низкорье колебалось в пределах 41—67 НОТ, численность — 23—29 тыс. экз/м², биомасса — 35—

62 г/м². Значения индекса Шеннона отражают относительно высокое разнообразие в сообществах — 3,51—4,95 бит/экз. и 3,65—4,12 бит/мг.

Донная макрофауна больших рек на низкогорье представлена сообществами *Oligoneuriella rhenana* + Baetidae sp. из р. Тисы возле п. Делового и *Cricotopus biformis* (Kieffer, 1909) + *Cricotopus* sp. из р. Тисы в районе г. Тячева.

Сообщества *Oligoneuriella rhenana* + Baetidae sp. локализовано на наиболее характерном каменистом субстрате, оно включает 23 вида животных из семи групп. По видовому богатству доминировали личинки хирономид, — 34,78%. В среднем численность составляла 4297 экз/м², биомасса — 7,97 г/м². По численности и биомассе доминировали нимфы поденок (соответственно 58,2 и 82,76%). На уровне НОТ по численности доминируют ювенильные нимфы Baetidae sp. (48,1%), по биомассе — *Oligoneuriella rhenana* (33,54%). Субдоминирующее положение по численности принадлежало личинкам Simuliidae sp. (20,94%), а по биомассе — Baetidae sp. (16,9%).

В сообщество *Cricotopus biformis* + *Cricotopus* sp. входило 45 видов беспозвоночных из восьми таксономических групп. Наиболее широко были представлены личинки хирономид (21 вид), нимфы поденок насчитывали восемь, личинки ручейников — пять, нимфы веснянок — четыре, остальные группы — один — три вида. Численность составляла 3540 экз/м², биомасса — 7,97 г/м². Личинкам хирономид составляли преобладающую долю в численности и биомассе — соответственно 91,44 и 92,07%, из них на видовом уровне доминировали ювенильные личинки *Cricotopus* sp. — соответственно 18,84 и 15,08%. Субдоминирующее положение занимал *Cricotopus biformis* (соответственно 11,3 и 13,89%).

В целом каждое из сообществ рек этого типа насчитывало немногим более 20 видов. Численность и биомасса также были достаточно близкими и составляли около 4000 экз/м² и 8 г/м². Значения индексов разнообразия изменялись в широких пределах — 2,93—4,25 бит/экз. и 2,75—4,33 бит/мг. Вероятнее всего, это обусловлено недостаточным уровнем идентификации ювенильных личинок насекомых.

В больших реках на прегорье все сообщества донной макрофауны формируются с явным доминированием *Baetis rhodani* (Pictet, 1843), так, сообщество *Baetis rhodani* + *Rhyacophila nubila* отмечено в р. Тисе возле г. Виноградова, *Baetis rhodani* + *Ecdyonurus* sp. — в р. Тисе у г. Вилок.

Сообщество *Baetis rhodani* + *Rhyacophila nubila* было представлено лишь семью видами из шести групп, из которых лишь водные клопы насчитывали два вида. Общая численность составила 3400 экз/м², биомасса — 7,64 г/м². По численности доминировали личинки хирономид (32,35%), по биомассе — нимфы поденок (46,31%). На видовом уровне по численности доминировал *Chironomus riparius* (Meigen, 1804), по биомассе — *Baetis rhodani* (соответственно 32,35 и 46,31%), которые также выступали в качестве субдоминанта по численности (20,59%). Второй место по биомассе занимали личинки *Rhyacophila nubila* (25,7%).

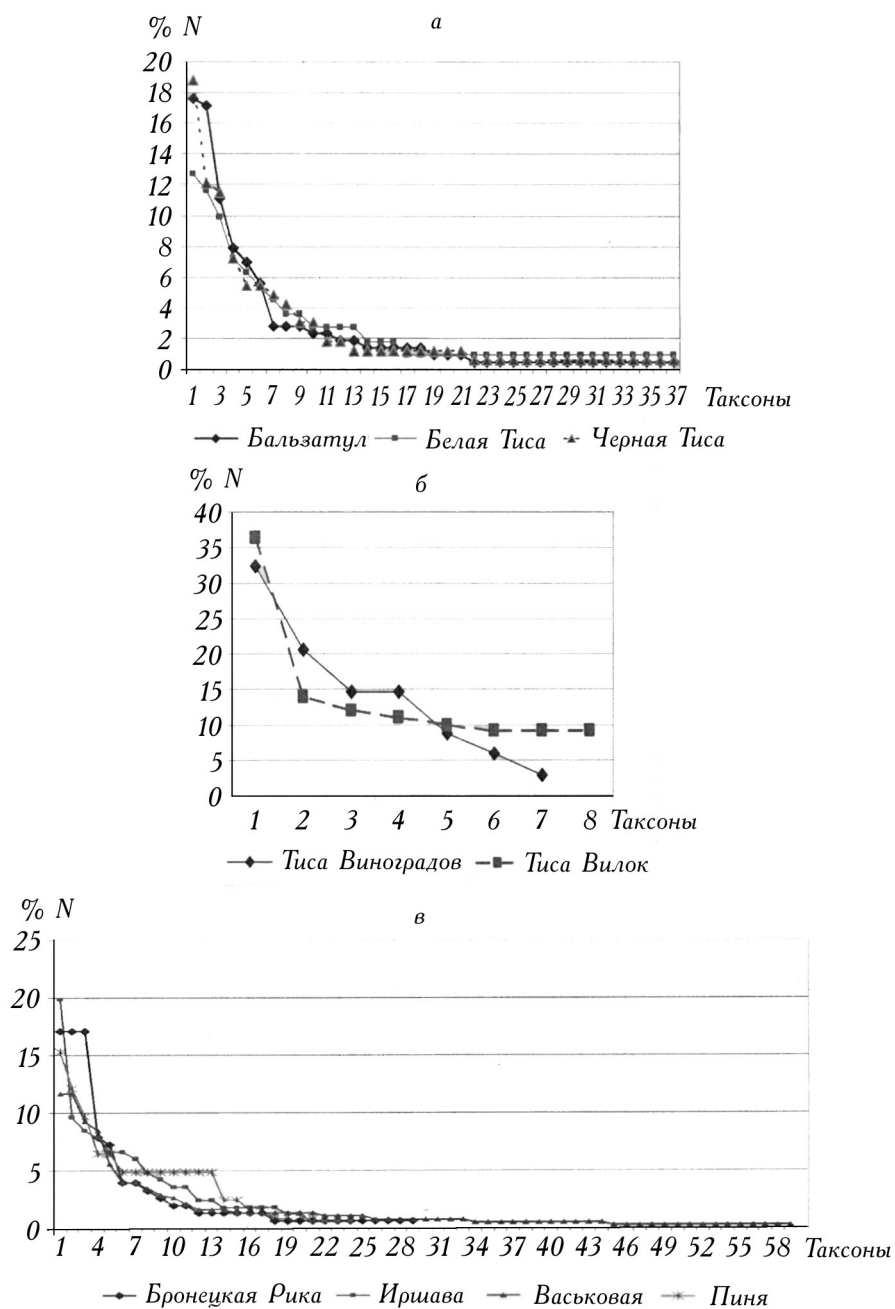
В сообществе *Baetis rhodani* + *Ecdyonurus* sp. было зарегистрировано всего восемь видов из пяти групп. Нимфы поденок насчитывали три вида, личинки хирономид — два, остальные группы — по одному виду. Общая численность составила 1100 экз/м², биомасса 1,86 г/м². По численности и биомассе доминировали нимфы поденок (соответственно 54,55 и 76,92%), в частности, *Baetis rhodani* (соответственно 36,36 и 33,76%). Субдоминантом по биомассе выступали ювенильные *Ecdyonurus* sp. (27,11%).

Для этих сообществ были характерны низкое видовое богатство (семь — восемь видов), невысокие показатели численности и биомассы (1000—3400 экз/м² и 1,6—7,6 г/м²). Значения индекса Шеннона были ожидаемо низкими (2,33—2,51 бит/экз. и 2,04—2,73 бит/мг).

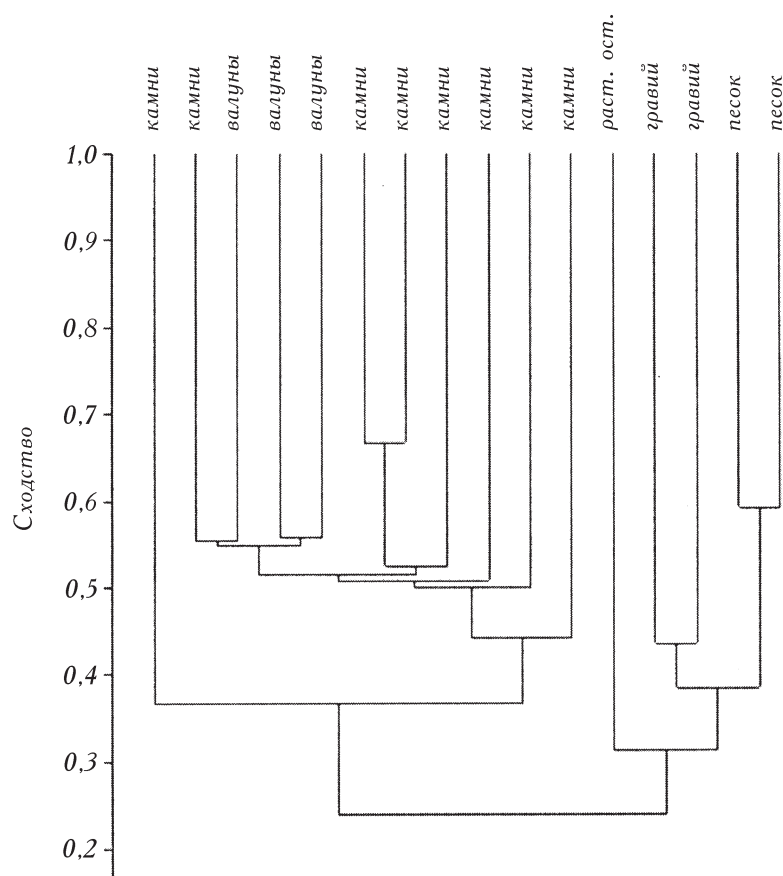
Анализ кривых доминирования—разнообразия сообществ из рек разных типов показал, что в пределах типа кривые достаточно сходны (рис. 1). Несомненно, что такое сходство обусловлено подобностью условий обитания беспозвоночных и, в частности, распределением, размерным составом и подвижностью донных наносов [2, 11]. Анализ представленности донных субстратов в изученных реках показал, что доминирующие субстраты отвечали классам средней высоты речного бассейна, а именно глинисто-гравийный тип (средний размер наносов менее 10 мм) характерен для предгорья, гравийно-галечный (10—50 мм) — низкогогорья, галечно-валунный (50—150 мм) — среднегорья и валунный (более 150 мм) — высокогорья. Поскольку структурно-функциональные характеристики донной фауны макробеспозвоночных для реки в целом определяются сообществами, развивающимися в наиболее широко представленных биотопах, для выделенных типов рек описанные выше сообщества представлены именно на преобладающих субстратах. Следует, однако, отметить, что в условиях высокой мозаичности субстратов на различных участках одной и той же реки, даже в условиях пространственной близости, видовой состав беспозвоночных не представлял собой континуум.

В этой связи достаточно интересным было сравнить видовой состав и кривые доминирования—разнообразия макробеспозвоночных, обитающих на разных субстратах в одной реке. Для этого мы рассмотрели изменения структурных характеристик донной макрофауны в пределах высокогорного участка р. Великого Бальзатула, характеризующегося наибольшей гетерогенностью биотопов среди всех изученных рек. Анализ сходства видового состава донных макробеспозвоночных на разных субстратах показал, что достаточно хорошо прослеживаются два кластера (рис. 2): первый объединяет животных, обитающих на камнях и валунах, второй — на песке и гравии. На уровне менее 40% сходства ко второму кластеру присоединяются беспозвоночные, обитающие в наносах из растительных остатков.

Кроме того, на разных субстратах формируются сообщества с разной структурой доминирования — разнообразия (рис. 3). Чем выше гранулометрическая крупность донных отложений, тем больше видовое богатство беспозвоночных, ниже выравненность и выше доминирование отдельных видов в донных сообществах.



1. Кривые доминирования — разнообразия сообществ донных макробеспозвоночных (% общей численности) в малых реках на высокогорье (а); больших реках на предгорье (б) и малых реках на низкогорье (в).

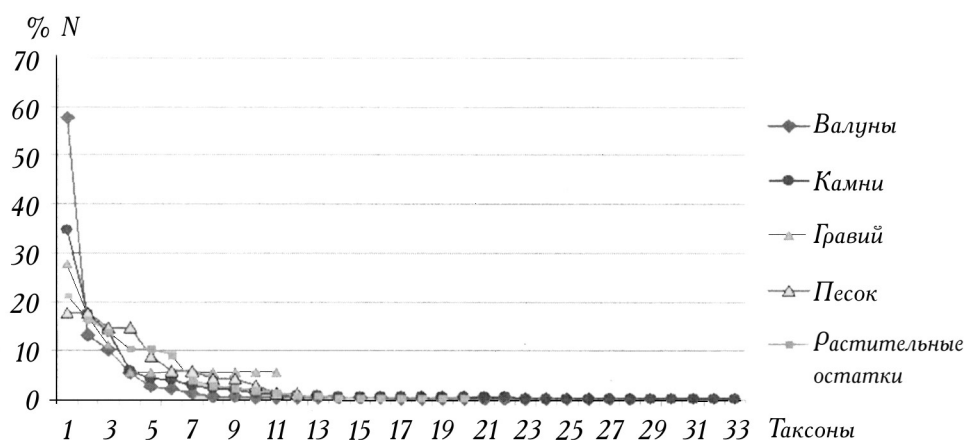


2. Сходство видового состава донных макробеспозвоночных на разных донных субстратах.

Обсуждение результатов

В настоящее время существует три интерпретированные устоявшиеся формы кривых доминирования—разнообразия. Считается, что по форме этой кривой можно не только оценить видовую выравненность популяций, но и функциональную роль отдельных видов, их статус и биотический потенциал [7, 8].

Форма кривой, когда численность (биомасса) ранжированных по этому показателю видов уменьшается по экспоненте и при этом каждый последующий вид имеет значение численности/биомассы около/равное половине предыдущего (тип А), соответствует гипотезе «перехвата» экологических ниш или геометрическому ряду И. Мотомуры. Для такого сообщества характерна высокая степень доминирования и низкая выравненность при невысоком видовом богатстве, что указывает на свободные экологические ниши и возможность вселения новых видов [8]. Такого типа кривые наблюдаются также в экстремальных условиях при залповых загрязнениях рек



3. Кривые доминирования — разнообразия в градиенте структуры субстратов (% численности).

[9], в условиях влияния трелевки леса по руслу [10] или при термическом загрязнении сбросом подогретых вод [14].

Низкая степень доминирования, большая выравненность и высокое видовое богатство сообщества соответствует гипотезе случайных границ между экологическими нишами или модели «вскрытого стержня» Р. Мак Артура [12] (тип *B*). В таком сообществе все ниши заняты и не перекрываются.

Кривые с распределением оценок значимости отдельных видов, приближающимся к логнормальному, характерны для сообществ с высокой выравненностью при значительном видовом богатстве (тип *C*) соответствуют гипотезе Ф. Престона. В таком сообществе все многомерные ниши перекрываются и поэтому вселение новых видов маловероятно [13]. Такая форма в определенной степени соответствует промежуточной ситуации между *A* и *B*.

При анализе рис. 3 можно сделать вывод, что для сообществ, формирующихся на разных по размеру камнях, кривые доминирования — разнообразия соответствуют форме кривой типа *C*, где ниши многомерны и перекрываются, поэтому вселение новых видов практически невозможно. С уменьшением крупности субстрата (гравий и песок) кривые доминирования — разнообразия приобретают форму, которая присуща типу *A* и соответствует гипотезе «перехвата» экологических ниш. Сообщества, формирующиеся на этих субстратах, имеют высокую степень доминирования, низкую выровненность и невысокое видовое богатство. Здесь имеются свободные экологические ниши и возможно вселение новых видов. Для сообществ на растительных остатках характерна форма кривой типа *B*, в таких группировках все ниши заняты, но не перекрываются — появление новых видов вполне вероятно.

Анализируя кривые доминирования — разнообразия в сообществах из разных типов рек можно отметить, что они постепенно меняются в градиен-

те высота — размер реки. Для больших рек на предгорье характерные кривые, близкие к типу А. Для малых рек на высокогорье более характерны кривые, которые условно можно отнести к форме типа С, для малых рек на низкогорье форма кривой приближается к типу В.

В то же время для большого количества числа рек отмечен несколько другой тип кривой, когда на фоне высокого доминирования одного или даже нескольких видов сообщество характеризуется большим количеством видов с примерно одинаковой численностью. Такая форма кривых характерна для консорций [5], когда один или несколько средообразующих доминантов (например, озерная бодяга или совместно дрейссены бутская и полиморфная) фактически формируют пространственную структуру биотопа и дают источник питания сопутствующим видам, то есть создают дополнительное множество экологических ниш. Но для горных рек консортивный тип сообществ донной фауны не характерен. В то же время, из рис. 3 очевидно, что чем больше размеры донных субстратов, тем больше форма кривой доминирования разнообразия приближается к «консортивной», это наиболее ярко проявляется в сообществах, формирующихся на валунах. Это можно объяснить тем, что, с одной стороны, на больших омываемых течением поверхностях может существовать ограниченное количество видов животных, достигающих при этом высокого обилия. Кроме того, в таком биотопе имеются небольшие укрытия между камнями и на поверхностях вне прямого воздействия течения реки, где могут укрываться организмы многих видов, не достигающих значительной численности, поскольку они не способны удерживаться на открытой поверхности.

Заключение

Таким образом, в реках разного типа формируются разнообразные сообщества, каждое из которых имеет особую структуру. Из всех рассмотренных сообществ горных рек бассейна Тисы состав доминирующих видов не повторяется, в то же время можно отметить, что фоновой доминирующей группой были нимфы поденок, которые могли занимать доминирующее положение практически во всех типах рек. Хириноиды доминировали в малых реках в горной части или больших реках низкогорья и предгорья. В малых реках низкогорья и предгорья часто доминировали плоские черви, а малощетинковые доминировали лишь в средних реках, нимфы веснянок — лишь на высокогорье.

Сходство и различие списков обнаруженных видов в отдельных реках является отражением сходства представленности донных биотопов. Относительное подобие биотопического распределения в малых, средних и больших реках от высокогорья до низкогорья в наибольшей степени определяет сходство состава донных макробеспозвоночных.

В градиенте высоты и размера реки кривые доминирования — разнообразия постепенно меняются. Изменения их формы происходят синхронно с изменениями в представленности субстратов при переходе реки из одного типа в другой от истока вниз по руслу (от малой реки на высокогорье до большой реки в предгорье). Именно тип и размер субстрата является определяющими не только в формировании видового разнообразия сообщества макробеспозвоночных, но и клю-

чевым фактором, обуславливающим доминирование того или иного вида, максимально приспособленного к этим условиям.

**

Представлено результати досліджень структури угруповань макробезхребетних гірських річок Карпат. Встановлено, що у річках різних типів формуються відмінні одне від одного угруповання макробезхребетних, кожне з яких має своєрідну структуру. З усіх вивчених типів річок структура домінуючих в угрупованнях видів не повторюється. У градієнті висоти і розміру річки криві домінування—різноманітності поступово змінюються, що зумовлено змінами у розмірі донних наносів. Для великих річок на передгір'ї характерні криві, близькі до розподілу «перехоплення ніш» Мотомури, криві, більш характерні для малих річок на високогір'ї, умовно можна віднести до форми, що відповідає гіпотезі Престона, а для інших річок притаманна форма консортивного типу.

**

The paper presents results of studies of the macroinvertebrates communities structure in the Carpathian mountainous rivers. In different rivers the communities of different types and peculiar structure are formed. In communities in different rivers the dominant complex was not the same. In the gradient of the rivers' elevation and size the shape of the dominance—diversity curves gradually changes. For the large rivers on the foothills the curves close to type A is character, and the curves in small rivers in the highlands can be conditionally assigned to B type, whereas in other rivers the shape of the type C is character.

**

1. Атлас природных условий и естественных ресурсов Украинской ССР. — М.: ГУТК СССР, 1978. — 184 с.
2. Афанасьев С.А. Русловые процессы как фактор изменения структуры донных сообществ в горных реках // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2001. — № 3. — С. 25—26.
3. Водна рамкова директива ЄС 2000/60/ЄС: основні терміни та їх визначення. — К., 2006. — 240 с.
4. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. — К.: Логос, 2006. — 408 с.
5. Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1981. — Т. 17, № 4. — С. 15—20.
6. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 328 с.
7. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. — Тольятти: Кассандра, 2011. — 255 с.
8. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.
9. Afanasyev S. Reaction of the biota of mountain rivers to volley pollution releases // Hydrobiol. J. — 2003. — Vol. 39, N 2. — P. 3—11.
10. Afanasyev S., Lietitska O., Maruchevska O. River re-naturalisation in the Tisza River basin after forest cutting activities // Acta zool. Bulgaria. — 2014. — N 7. — P. 57—62.

11. *Afanasyev S., Lietytska O. Manturova O.* Altitude distribution and structural organization of hydrobionts' communities in the rivers of the mountainous part of the Tisa River basin. // *Hydrobiol. J.* — 2013. — Vol. 49, N 4. — P. 16—25.
12. *MacArthur R. H.* On the relative abundance of bird species // *Proc. Nat. Acad. Sciences.* — 1957. — Vol. 43. — P. 293—295.
13. *Preston F.W.* The commonness and rarity of species // *Ecology.* — 1948. — Vol. 29. — P. 254—283.
14. *Protasov A.A. Afanasyev S.A.* Structure of periphytic communities in cooling pond of nuclear power plant // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Hydrol.* — 1986. — Vol. 71, N 3. — P. 335—347.
15. *Schmidt-Kloiber A.W., Graf A., Lorenz et al.* The AQEM/STAR taxalist — a pan-European macro-invertebrate ecological database and taxa inventory // *Hydrobiologia.* — 2006. — Vol. 566, N 1. — P. 325—342.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 27.11.18