

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ



ЛЯШЕНКО АРТЕМ ВОЛОДИМИРОВИЧ

УДК 574.587(282.243.7)

БЕНТОСНІ БЕЗХРЕБЕТНІ ПОНИЗЗЯ ДУНАЮ

03.00.17 – гідробіологія

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2021

Дисертацією є рукопис.

Роботу виконано в Інституті гідробіології НАН України.

Науковий консультант – доктор біологічних наук, професор,
член-кореспондент НАН України
Афанасьєв Сергій Олександрович,
Інститут гідробіології НАН України, директор.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, доцент, старший дослідник
Бабко Роман Вікторович,
Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
старший науковий співробітник відділу фауни та
систематики безхребетних

доктор біологічних наук, професор
Лукашов Дмитро Володимирович,
Київський національний університет імені Тараса
Шевченка, завідувач кафедри екології та зоології
Навчально-наукового центру «Інститут біології та
медицини»

доктор біологічних наук, доцент
Новіцький Роман Олександрович,
Дніпровський державний аграрно-економічний
університет, завідувач кафедри водних біоресурсів та
аквакультури

Захист дисертації відбудеться «06» травня 2021 р. о 14 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.213.01 в Інституті гідробіології НАН України за адресою: 04210 м. Київ, просп. Героїв Сталінграда, 12.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту гідробіології НАН України (м. Київ, просп. Героїв Сталінграда, 12).

Автореферат розісланий «2» квітня 2021 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
доктор біологічних наук



О.М. Волкова

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Бентосні безхребетні – одне з основних біотичних угруповань, що характеризується високим видовим і таксономічним багатством та різноманіттям, і має важливе екосистемне та індикаторне значення. Продовжуючи думку провідних науковців (Баканов, 2005; Жирков, 2010; Константинов, 1986; Романенко, 2001; Харченко, 1994; Afanasyev, 2002), воно є цілісним структурним елементом, приймає активну участь у внутрішньоводоймних процесах та має тісні взаємозв'язки з іншими біотичними та абіотичними складовими, є тим біологічним об'єктом, який надає можливість вивчення закономірностей, механізмів, сутностей природних процесів та явищ.

Дельта Дунаю – це особливий регіон, що має загальносвітову та європейську значущість, як своєрідний природний об'єкт, унікальна частина життєвого покриву планети, рефугіум древньої реліктової фауни міоценового Сарматського моря. Цінність дельти Дунаю відзначена багатьма документами (Водно болотні..., 2006; Про створення Дунайського біосферного заповідника..., 1998; Про порядок надання водно-болотним угіддям статусу водно-болотних угідь міжнародного значення..., 2002 та ін.) і, зокрема, її румунська частина внесена до переліку Всесвітньої спадщини ЮНЕСКО (<https://whc.unesco.org/en/list/588/>).

Дослідження бентосних безхребетних першої половини ХХ ст. стосувалися фауністичних описів (Остроумов, 1897, 1898; Зернов, 1902; Милашевич 1908; Vacesco, 1934; Garaus, 1937; Motas, Vacesco, 1937), у подальшому увага науковців була сконцентрована на кількісних структурних показниках зооценозів у різнотипних водних об'єктах і визначенні особливостей розвитку реліктової понто-каспійської фауни (Марковский, 1955; Поліщук, 1974; Мороз..., 1993), визначенні потоків енергії окремих домінуючих таксономічних груп та їх ролі у процесах трансформації речовин та енергії, вивченні функціонування зооценозів в умовах антропогенних навантажень (Биопродуктивность..., 1990; Гидроэкология..., 1993; Харченко, 1994; Botnariuc, Beldescu, 1961; Botnariuc et al., 1987, 1988; Vădineanu, 1987; Letelier, Ciolpan, 1980;).

Зважаючи на екологічні виклики сьогодення, зумовлені глобалізацією світу, змінами клімату та антропогенним впливом на природні екосистеми, у тому числі й унікальні, якими багате пониззя Дунаю, нагальними для регіону стали дослідження водних екосистем, спрямовані на визначення загального біологічного різноманіття, динаміки структурних показників біотичних угруповань, проникненню видів-чужинців, дослідженню їх взаємодії з представниками аборигенної фауни, стану популяцій особливо цінних, рідкісних та зникаючих видів, визначенню чинників і напрямків природних сукцесій та встановленню основних закономірностей функціонування водних екосистем на основі вивчення фізіології та продукційних характеристик біотичних комплексів в умовах динамічної зміни факторів навколишнього середовища, дослідженню механізмів формування біорізноманіття перехідних зон, екотону річки–море та екотонів нижчого порядку, взаємодії біологічних систем різного рівня та проявів крайового ефекту тощо (Біорізноманітність..., 1999; Гідробіологічні..., 2008; Romanenko, Afanasyev, Lyashenko, 2008).

Пониззя та дельта Дунаю, перехідна зона між річкою та морем, зона контакту різнорівневих біотичних систем (фауністичних комплексів, екосистем, гідробіоценозів, угруповань, популяцій), як зосередження високого біотопічного різноманіття з одного боку, та високої екологічної напруги (зона критичної солоності, систематичні повені, широкі діапазони факторів довкілля) з іншого, стали зручною природною лабораторією вивчення цих процесів, а бентосні безхребетні, будучі одним з основних гідробіологічних угруповань та, характеризуючись значним таксономічним і екологічним різноманіттям, надали нам можливість вивчення закономірностей, механізмів, сутностей цих природних процесів та явищ.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконана в рамках планових тем Інституту гідробіології НАН України, зокрема: «Механізми взаємодії гідробіоценозів та формування біорізноманіття перехідних вод пониззя Дунаю» (2016–2020 рр.) – № 01160U002117 (науковий керівник теми), «Екологічні сукцесії гідробіоценозів дельти Дунаю», (2011–2015 рр.) – № 0111U001016 (науковий керівник теми), «Санітарно-гідробіологічна оцінка стану та прогноз наслідків техногенного впливу на водні екосистеми із застосуванням методології екоіндикації» (2006–2010 рр.) – № 0106U002146, конкурсної тематики: «Розробка інтегральних показників еколого-санітарного стану гідроекосистем на основі вивчення біотичної різноманітності» (2001–2005 рр.) – № 0101U004990; «Біоресурсний потенціал і різноманіття водно-болотного комплексу Кілійської дельти Дунаю, як функціональний доказ цілісності екосистеми екотонного типу» (2003–2006 рр.) – № 0103U008376, «Оцінка стану транскордонних річкових басейнів на основі біомаркерів, з метою збереження та відновлення біорізноманіття» (2007–2010 рр.) – № 0107U000792, «Біоресурсний потенціал гирлових ділянок річок, лиманів та інших водних об'єктів, прилеглих до шельфової зони Азовського та Чорного морів» (2007–2009 рр.) – № 0108U007203, «Вивчення стану екосистем та якості вод дельтових ділянок річок, естуаріїв, лиманів та інших водних об'єктів Азово-Чорноморського регіону і розробка практичних рекомендацій щодо використання їх біоресурсного та рекреаційного потенціалу» (2010–2012 рр.) – № 0110U006703, «Визначення сучасного стану та прогноз змін різноманіття гідробіонтів модельних водних об'єктів перехідних вод Азово-Чорноморського басейну» (2013 р.) – № 0113U002795, «Моніторинг гідробіологічних ресурсів, створення та розвиток системи оцінки екологічного стану водних об'єктів перехідних вод Азово-Чорноморського басейну з використанням підходів Водної Рамкової Директиви ЄС» (2014 р.) – № 0114U006195, «Оцінка екологічного стану водних об'єктів перехідних вод Азово-Чорноморського басейну з використанням підходів Водної Рамкової Директиви ЄС» (2015 р.) – № 0115U004098; госпдоговірних робіт: «Розробка схеми моніторингу біорізноманіття та біоресурсів Кілійської дельти Дунаю у зв'язку з реалізацією проекту великотоннажного судноплавства в пониззі ріки на території України» (2005 р.) – 0105U005465, «Узагальнення та аналіз матеріалів гідробіологічних досліджень прісноводних екосистем дельти Дунаю за 2006 рік в аспекті завдань програми комплексного екологічного моніторингу при відновленні ГСХ Дунай-Чорне море» (2006–2007 рр.) – 0106U011942, «Гідробіологічні дослідження прісноводних екосистем при відновленні суднового ходу Дунай-Чорне море» (2007 р.) – 01007U010107,

«Гідробіологічний моніторинг прісноводних екосистем при відновленні та експлуатації суднового ходу Дунай-Чорне море» (2008 р.) – 0108U007501, «Гідробіологічний моніторинг ГСХ Дунай-Чорне море, річкова частина» (2009 р.) – 0110U001012, «Комплексне експедиційне обстеження прісноводних екосистем траси суднового ходу Дунай-Чорне море по гирлу Бистрий та прилеглих водних об'єктів у 2010 р.» (2010–2011 pp.) – 0110U000830; міжнародних проектів та грантів: EU Tacis CBC (TSPF 0302/044) «Транскордонне співробітництво в природних заповідних зонах в дельті Дунаю та Нижньому Пруті» («Transboundary cooperation in the nature protected areas in Danube delta and Lower Prut») (1998 р.), міжнародний швейцарсько-румунсько-український проект «Оцінка впливу змін зовнішнього середовища на водні екосистеми Дунайської дельти» («Assessing the impact of environmental change on aquatic ecosystems in the Danube Delta (ECAQUDAN)») (2006–2008 pp.) – № 0107U000132 (керівник проекту від країни), проект EPA (США) та STCU (Україна) «Розробка та застосування діагностичних інструментів для виявлення причин екологічних порушень в лиманних екосистемах України» («Development and Application of Diagnostic Tools for Identifying Causes of Environmental Impairments in the Estuarine Systems of Ukraine») (2006–2009 pp.) – № P-277 (керівник від інституту), проект EPA (США) та STCU (Україна) «Розробка та застосування діагностичних інструментів для виявлення причин екологічних порушень у лиманних екосистемах України» («Development and application of Diagnostic Tools for Identifying Causes of Environmental Impairments in the Estuarine Systems of Ukraine») (2009-2010 pp.) – № P-277a (керівник від інституту), проект EPA (США) та STCU (Україна) «Розповсюдження, концентрація та наслідки для здоров'я нових та звичайних забруднень у поверхневих водах та рибах річок та лиманів України» («Distributions, Concentrations and Health Effects of Emerging and Conventional Contaminants in the Riverine and Estuarine Surface Waters and Fishes of Ukraine») (2011–2012 pp.) – № P-500 (керівник від країни), проект ICPDR та ENVSEC «Спільний екологічний моніторинг, оцінка та обмін інформацією для інтегрованого управління дельтою Дунаю» («Joint environmental monitoring, assessment and exchange of information for integrated management of the Danube delta region») (2010–2014 pp.), україно-румунський проект в рамках міжакадемічного співробітництва «Оцінка якості середовища існування та присутності інвазійних чужорідних видів у водних екосистемах дельти Дунаю та дельти його Кілійського рукава» («Assessment of habitat quality and presence of invasive alien species in aquatic ecosystems of the Danube Delta and Kilia Delta») (2016–2017 pp.) (керівник від інституту), проект WWF «Assessment of the Ermakov and Small Tataru islands rehabilitation» «Оцінка відновлення островів Єрмаков та Малий Татару» (2018 р.).

Мета і завдання дослідження. *Мета роботи* – встановити механізми формування структури угруповань бентосних безхребетних пониззя Дунаю та на цій основі обґрунтувати фундаментальні засади теорії сукцесій різнотипних водойм у дельті висунення.

Для досягнення поставленої мети були визначені наступні основні завдання:

➤ дослідити видове багатство, екологічну та фауністичну структури бентосних безхребетних водних об'єктів пониззя Дунаю;

- провести аналіз компонентного складу біотопічних складових угруповань бентосних безхребетних та особливості їх структурної організації;
- дослідити угруповання бентосних безхребетних типових субстратів основних типів водних об'єктів дельти Дунаю;
- з'ясувати роль дрейфу в формуванні структурних характеристик угруповань бентосних безхребетних морського краю дельти;
- дослідити динаміку структурних характеристик угруповань бентосних безхребетних у процесі сукцесій основних типів водних об'єктів дельти Дунаю;
- дослідити структурні характеристики контактуючих угруповань бентосних безхребетних, умови виникнення та причини крайового ефекту різнотипних контактних зон;
- обґрунтувати фундаментальні засади теорії сукцесій різнотипних водних об'єктів дельти висунення
- розробити концепцію формування структури, розвитку та взаємодії угруповань бентосних безхребетних перехідних вод пониззя Дунаю

Об'єкт дослідження – закономірності формування і розвитку угруповань бентосних безхребетних у різнотипних водних об'єктах пониззя Дунаю.

Предмет дослідження – видовий склад, кількісні характеристики, особливості розподілу та розвитку угруповань бентосних безхребетних у різнотипних водних об'єктах пониззя Дунаю.

Методи дослідження – у роботі використані загальноприйняті в Україні та країнах ЄС гідробіологічні методи відбору, камерального опрацювання та статистичного аналізу, а також використовували оригінальні пробовідбірники та комп'ютерна програми математичної обробки даних (Пат. КМ № 61226, А.с. № 82747). При проведенні дослідження не було порушено біоетичні норми.

Наукова новизна і теоретичне значення роботи. На основі власних багаторічних досліджень та аналізу всіх доступних літературних джерел вперше встановлено, що видове багатство бентосних безхребетних пониззя Дунаю складає 891 вид, у тому числі на українській ділянці – 720, а румунській – 510. За оригінальними зборами (2004–2018 рр.) у водних об'єктах зареєстровано 488 видів бентосних безхребетних.

Вперше досліджено екологічну структуру бентосних безхребетних пониззя Дунаю. По відношенню до течії в Кілійській дельті найбільшою представленістю характеризуються лімнореофільні (19%), лімнофільні (18%) та реолімнофільні (14%) види, реофільних видів – 10%, а лімnobіонти складають 2% від загального видового складу. У структурі по відношенню до солоності води переважають гіпо-олігогалінні види (43%), частка гіпогалінних та гіпо-мезогалінних видів становить 18% і 10% відповідно, сумарна кількість солонуватоводних та морських видів не перевищує 10%.

Досліджено структуру бентосних безхребетних за походженням видів. Показано, що аборигенними видами дельти слід вважати представників понто-каспійської фауни (12% загального видового складу) та мешканців палеарктичної (72%) і борео-атлантичної (12%) областей. Всі інші види належать до чужорідних фауністичних комплексів, їх частка не перевищує 2%.

Вперше в українській частині дельти зареєстровано знахідки видів-чужинців: двостулкових молюсків *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) і *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774), черевоногих молюсків *Ferrissia californica* (Rowell, 1863) і *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843), гідроїдного поліпу *Garveia franciscana* (Torrey, 1902) та мохуватки *Lophopodella carteri* (Hyatt, 1866), а також представника понто-каспійської реліктової фауни – п'явки *Archaeobdella esmonti* Grimm.

Вперше описано особливості перебігу сукцесії угруповань бентосних безхребетних дельти, на прикладі сукцесії гідробіоценозу затоки Потапів Кут проілюстровано явище зворотної петлі сукцесії, коли за катастрофічних впливів абіотичних чинників можливе повернення угруповань на попередні стадії розвитку.

Досліджено крайові ефекти в перехідних зонах різнотипних водних об'єктів при різних типах контактів на трьох ієрархічних рівнях організації угруповань: біотопів, гідробіоценозів та екосистем. Встановлено, що механізм виникнення крайового ефекту проходить через утворення на границях контактуючих угруповань нового сталого біотопу, що обумовлює існування додаткових (специфічних) видів, які відсутні в контактуючих угрупованнях. Частка таких видів в угрупованнях бентосних безхребетних становила 8–40% загального видового багатства.

Вперше запропоновано оцінювати силу прояву крайового ефекту через співвідношення кількості видів перехідної зони до такого в угрупованнях, що контактують.

Вперше обґрунтовано фундаментальні засади теорії сукцесій різнотипних водних об'єктів дельти висунення, які полягають у закономірному проходженні в умовах протидії чинникам абіотичного середовища, що здійснюють дестабілізуючий вплив на біотопічне і, як наслідок, біологічне різноманіття.

Практичне значення отриманих результатів. Матеріали роботи використані при розробці та виконанні державної програми «Комплексного екологічного моніторингу довкілля при відновленні та експлуатації глибоководного суднового ходу Дунай–Чорне море».

Матеріали щодо сучасного стану прісноводних угруповань бентосних безхребетних стали основою при оцінці впливу відновлення судноплавства та розробці заходів його мінімізації прісноводних водойм та водотоків у зоні впливу глибоководного суднового ходу Дунай–Чорне море.

Рекомендації щодо структурно-функціональних особливостей водних об'єктів на різних стадіях сукцесії враховані при розробці стратегії екологічного моніторингу стану водних екосистем і якості вод, заходів щодо збереження, невиснажливого використання та відтворення біоресурсів в умовах навігації в українській частині Дунаю.

Результати роботи увійшли до розробки концептуальних засад моніторингу біорізноманіття та біоресурсів водних об'єктів пониззя Дунаю та алгоритму проведення гідроекологічного моніторингу.

Матеріали роботи увійшли до «Науково-практичної інструкції щодо природокористування і ресурсозбереження в біосферних резерватах України (на прикладі Дунайського біосферного заповідника)» (2006), у методики досліджень макрзообентосу (Методи..., 2006), оцінки стану водних об'єктів України за

гідробіологічними показниками (Оксиюк и др., 1994) та проведення біоіндикації якості вод (Пат. В. № 101701).

Результати роботи використані в міжнародних проектах і грантах, присвячених оцінкам різноманітних впливів на стан водних екосистем дельти та якість її вод, збереженню її різноманіття та відновлення екосистем.

Розроблений оригінальний пробовідбірник (Пат. КМ № 61226) та програма «BiotMetrics» (А.с. № 82747) для розрахунку біотичних індексів якості вод та стану їхніх екосистем.

Особистий внесок здобувача. Здобувач самостійно обґрунтував тему, мету і завдання наукової роботи, розробив оригінальні та засвоїв і використав необхідні методи досліджень, відбору матеріалів, обрахунку та комп'ютерної обробки даних, провів відбір та камеральне опрацювання проб бентосних безхребетних, здійснив математичну обробку результатів, узагальнив та проаналізував отриманні матеріали, сформулював основні положення роботи та висновки, особисто та у співавторстві підготував до друку наукові праці, у яких викладено основні матеріали дисертаційної роботи. Права співавторів публікації при написанні дисертації не порушені.

Апробація результатів дисертації. Основні положення роботи доповідались на I, II та VIII з'їздах гідроекологічного товариства України (Київ, 1993, 1997, 2019), на 30-ій, 31-ій, 32-ій, 34-ій, 35-ій, 36-ій, 37-ій, 38-ій та 39-ій конференціях Міжнародної асоціації досліджень Дунаю (International Association for Danube Research (IAD)) (Зуос, Швейцарія, 1994; Байя, Угорщина, 1996; Відень, Австрія, 1997; Тульча, Румунія, 2002; Нові Сад, Сербія, 2004; Відень, Австрія, 2006; Кишинів, Молдова, 2008; Дрезден, Німеччина, 2010; Сентендре, Угорщина, 2012); на 18-му та 19-му Національних малакологічних семінарах (Шецин, Польща, 2002; Слущк, Польща, 2003); на Ювілейній міжнародній конференції, присвяченій 70-річчю утворення Одеського державного екологічного університету (Одеса, 2002); на конференції, присвяченій 80-річчю Канівського природного заповідника (Канів, 2003); на Міжнародній конференції «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований» (Херсон, 2006); на Всеукраїнській науковій конференції «Мониторинг природных и техногенных сред» (Симферополь, 2008); на Міжнародній конференції «Environmental Research and Mitigation of Water Pollution in Romania and in the Lower Danube Region» (Бухарест, Румунія, 2008); на IV Міжнародній науково-практичній конференції «Екологічна безпека: проблеми і шляхи вирішення» (Харків, 2008); на 19th Annual Meeting «Protecting ecosystem health: facing the challenge of a globally changing environment. SETAC Europe» (Göteborg, 2009); на III Міжнародній конференції «Перспективы, пути и методы решений» (Херсон, 2012), на Міжнародній науковій конференції, присвяченій 95-ти річчю ювілею академіка НАН України Ювеналія Петровича Зайцева «Досягнення у вивченні крайового ефекту водних екосистем та їх практичне значення» (Одеса, 2019); на 28 конференції Придунайських країн «On hydrological forecasting and hydrological bases of water management» (Київ, 2019).

Публікації. Основні положення дисертаційної роботи відображено в 62 фахових наукових публікаціях, із них 8 колективних монографій, 41 робота – у закордонних виданнях, індексованих у базах даних Web of Science Core Collection

та/або Scopus, з яких 3 статті опубліковано в журналі 1-го квартилю (Marine Pollution Bulletin), 1 стаття – у журналі 2-го квартилю (Aquatic Invasions) та 16 статей в журналах 3-го квартилю (Acta Zoologica Bulgarica, Hydrobiol. Journal).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, восьми розділів, висновків, списку використаних літературних джерел та 4 додатків. Робота викладена на 499 сторінках, із них 278 сторінок основного тексту, 77 рисунків та 74 таблиць, список використаних джерел нараховує 420 найменувань на 41 сторінці, додатки викладено на 121 сторінці.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ЕТАПИ ФОРМУВАННЯ ДЕЛЬТИ ДУНАЮ ТА ІСТОРІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ БЕНТОСНИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ В РЕГІОНІ

Формування сучасної дельти почалось 8–11 тисяч років тому після останнього зледеніння, коли Дунай впадав у трикутну западину, затоку поміж двох материкових плат, яка внаслідок блокування з моря почала наповнюватися річковими наносами утворюючи дельту заповнення, а річки формувати крізь них проходи рукава-гирла. Останнім біля 700–800 років тому в північній частині затоки утворився Кілійський рукав. За час існування рукав утворив дві внутрішні дельти, і приблизно 300 років тому, прорвавши Жебриянську грядку, вийшов у море і розпочав формувати сучасну передню, або морську дельту висунення, що зараз розташована нижче українського міста Вилкове.

Перші гідробіологічні свідчення про дельту Дунаю відомі з середини 19-го сторіччя і з того часу водні екосистеми досліджували науковці з багатьох країн. Етапи гідроекологічних досліджень пониззя Дунаю були запропоновані Т.А. Харченко (Гідроекологія..., 1993) та розвинуті нами: I етап – до 40-х рр. XX ст. – систематико-фауністичний, II етап – до 70-х рр. XX ст. – гідробіологічний, III етап – до кінця XX ст. – гідроекологічний, IV етап – до 10-х рр. XXI ст. – поступове переважання екологічного підходу над економічним, розуміння необхідності збереження біорізноманітності, басейновий принцип оцінки стану водних екосистем, пріоритет біологічних показників, початок уніфікації методичної та методологічної бази досліджень екосистем континентальних водойм відповідно до міжнародних підходів; V етап – зароджується сьогодні, розвиток «Біоіндикаційної гідроекології» – синтез санітарної гідробіології, теоретичної гідроекології, фауністики, флористики та ландшафтознавства, орієнтованих на дослідження, насамперед, біорізноманіття та біологічних процесів у внутрішніх водах, а також фізичних і хімічних процесів, які підтримують біологічні.

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Робота є результатом 36-річних досліджень бентосних безхребетних пониззя Дунаю в Україні та Румунії. Відбір проб, фіксація та опрацювання матеріалів здійснювали за традиційними гідробіологічними методами (Методи..., 2006), а також за схемою європейського моніторингу AQEM (Manual..., 2002). Дослідження проводили з урахуванням типів біотопів: ґрунти, різнотипні зарості макрофітів та тверді субстрати. Відповідно бентосні безхребетні розділяли на окремі складові: донні безхребетні, фітофільні безхребетні та безхребетні епіфауни. На переважній

більшості станцій відбору проб проводили опис біотопів, визначали концентрацію розчиненого у воді кисню, рН, температуру води, електропровідність, солоність, концентрацію NaCl, прозорість за диском Секкі, температуру. Загалом було відібрано та проаналізовано 2217 проб бентосних безхребетних.

Таксономічна ідентифікація видів бентосних безхребетних проведена особисто, а також за участю к.б.н. К.Є. Зоріної-Сахарової (фітофільні безхребетні), пров. інж. Ю.О. Санжака (епіфауна твердих субстратів) та пров. інж. В.В. Маковського (донні безхребетні). Узагальнюючий перелік видів з відповідною синонімікою приведено до сучасної номенклатури на основі європейських баз даних прісноводних (Fauna Europaea) та морських (WoRMS) переліків організмів.

Обрахунок та статистична обробка матеріалу проведена з використанням пакету аналізу MS Excel–2010 та оригінальної комп'ютерної програми BiotMetrix (А.с. № 82747). Екологічна структура бентосних безхребетних визначалась на основі характеристик видів у базі даних програми розрахунку біотичних індексів ASTERICS 4.0, для частини морських та солонуватоводних організмів використовувалась інформація з літератури. Розрахунки індексів Шеннона, подібності за Серенсеном та побудову кластерних дендрограм виконано у пакеті аналізу BiodiversityPro 2.0. Для кількісних показників обраховували стандартне відхилення від середніх значень.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДОСЛІДЖЕНИХ ВОДНИХ ОБ'ЄКТІВ

Дослідження проведені в пониззі Дунаю в Україні та Румунії. Наведено гідроекологічну та гідроморфологічну характеристику різнотипних водних об'єктів: русло річки, основні рукави дельти (Кілійський, Тульчинський, Сулинський та Георгіївський), водойми та водотоки внутрішньої Сулинської та зовнішньої (морської) Кілійської дельти, розташованої нижче м. Вилкове, а також Сасицьке водосховище.

ВИДОВЕ БАГАТСТВО, ОСОБЛИВОСТІ РОЗПОДІЛУ ТА СТРУКТУРИ БЕНТОСНИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ РІЗНОТИПНИХ ВОДНИХ ОБ'ЄКТІВ

Аналіз власних даних, матеріалів ретроспективних та сучасних гідробіологічних досліджень, починаючи з середини минулого століття, показав, що за 70 років у пониззі Дунаю в Україні та Румунії було знайдено 891 вид бентосних безхребетних (рис. 1), які належать до двох підцарств, дев'яти типів, 14 класів, 55 рядів та 172 родин.

Найбільшим видовим багатством характеризувались комахи – 468 видів, у складі яких переважали Chironomidae (148 видів). Кільчасті черви загалом представлені 148 видами, з яких найбільше представників Oligochaeta (107 видів). Зі 124 видів молюсків 76 належало до класу Gastropoda, а 48 – до Bivalvia. З 116 видів ракоподібних найбагатшою є родина Gammaridae (42 види). Також зареєстровані Bryozoa, Porifera, Cnidaria, Turbellaria, Kamptozoa та Nematoda.

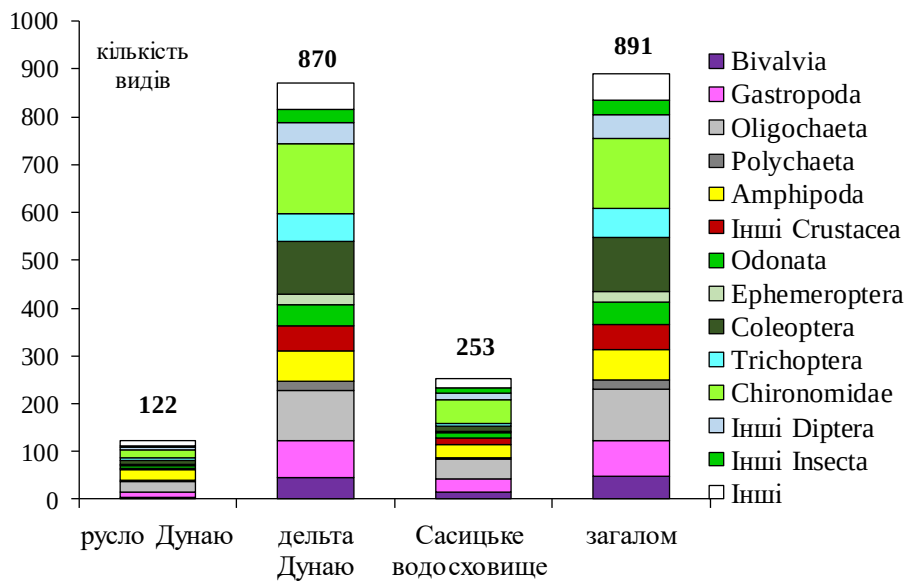


Рис. 1. Таксономічне багатство бентосних безхребетних різних ділянок пониззя Дунаю в Україні та Румунії (1948–2018 рр.).

Перелік видів бентосних безхребетних дельти Дунаю становить 870 видів, серед них найбільшим багатством видів вирізняються Insecta – 454, Annelida – 146, Mollusca – 122 і Crustacea – 115. Загальне видове багатство української частини дельти було вищим за таке румунської у 1,3 рази, що визначалось більшою кількістю видів майже в усіх таксономічних групах.

За результатами

наших досліджень за 2004–2018^орр. загальний склад бентосних безхребетних становив 488 видів, видове багатство бентосних безхребетних окремих ділянок значно відрізнялось (рис. 2). У співвідношенні таксонів вищого рівня окремих ділянок вирізнялося основне русло, де за представленістю домінували ракоподібні та кільчасті черви. На інших ділянках найбільшим видовим багатством характеризувалися комахи.

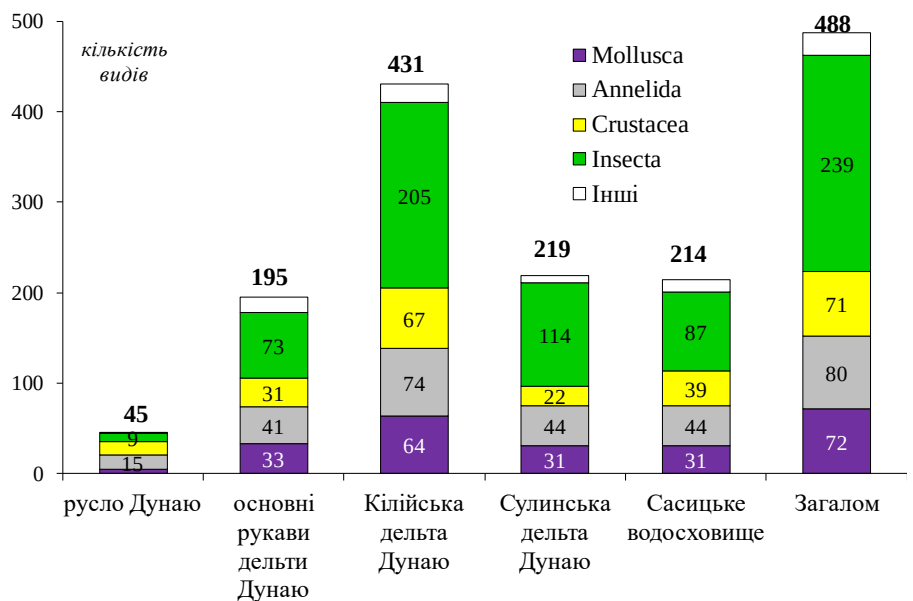


Рис. 2. Таксономічний склад бентосних безхребетних (2004–2018 рр.).

Екологічна структура бентосних безхребетних Кілійської дельти по відношенню до солоності вод представлена на рис. 3а, у складі бентосних безхребетних визначено 12 груп гідробіонтів, серед яких переважали гіпо-олігогалінні види (43%). Гіпогалінні види, як і види, що витримують значне осолонення (гіпо-мезогалінні) були представлені значно менше – 18% і 10% відповідно. Сумарна кількість солонуватоводних та морських видів не перевищувала 10% від загального видового багатства бентосних безхребетних дельти. Комахи представлені переважно гіпогалінними та гіпо-олігогалінними видами, ракоподібні гіпо-оліго– та гіпо-мезогалінними видами, кільчасті черви –

гіпогалинними, гіпо-оліго— та гіпо-мезогалинними видами, а молюски — гіпогалинними, гіпо-оліго— та полі-еугалинними видами.

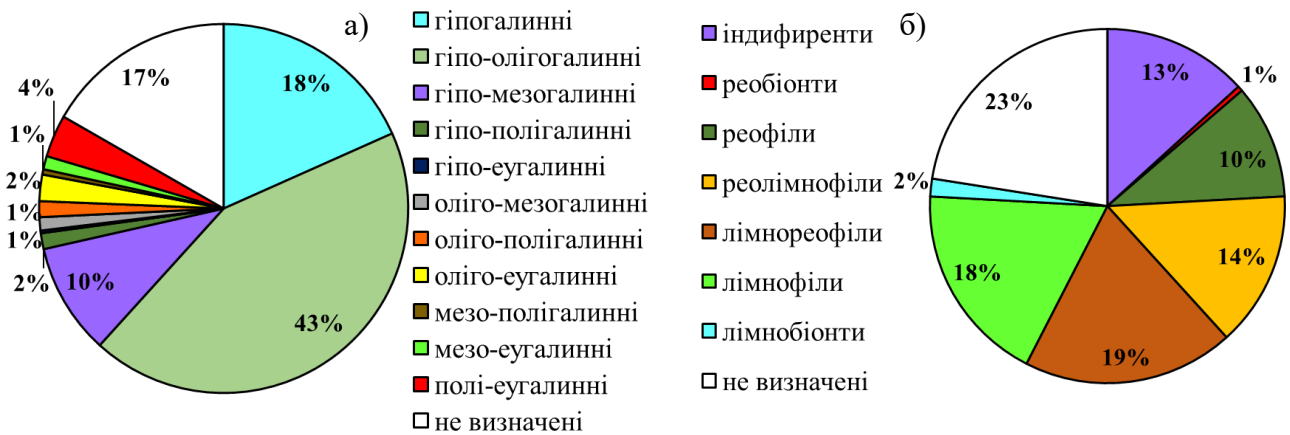


Рис. 3. Екологічна структура бентосних безхребетних Кілійської дельти Дунаю по відношенню видів до солоності вод (а) та течії (б).

У структурі по відношенню до течії (рис. 3б) серед бентосних безхребетних у Кілійській дельті найбільшою представленістю характеризуються лімно-реофільні (19%), лімнофільні (18%) та рео-лімнофільні (14%) види. Реофільних видів (10%), а лімнобіонти складають лише 2% від загального видового складу. Для всіх інших видів течія не має значення (індиферентні), або ж їх екологічний статус щодо цього фактору не визначено. Комахи переважно представлені лімнофільними видами, ракоподібні — рео-лімнофільними, молюски — переважно лімно-реофільними, а кільчасті черви — лімно-реофільними та індиферентними видами. Загалом у Кілійській дельті Дунаю переважають гіпо-олігогалинні лімно-реофільні види бентосних безхребетних.

Фауністична структура. Кілійська дельта Дунаю, регіон, який за зоогеографічним районуванням континентальних вод належить до понто-каспійської області (Лопатин, 1989), з боку суходолу оточений палеарктичною областю, а зі сторони моря межує з борео-атлантичною областю морської літоралі, тому представників цих трьох областей ми вважаємо аборигенними видами, а всіх інших — чужинцями.

Аналіз складу бентосних безхребетних Кілійської дельти за походженням видів, показав наявність представників п'яти чужорідних фауністичних комплексів, їх частка в загальному видовому багатстві не перевищує 2% (рис. 4.).

Палеарктична фауна — найбагатший зоогеографічний комплекс у Кілійській дельті. Загалом за 70 років (з 1948 по 2018 рр.) досліджень у складі

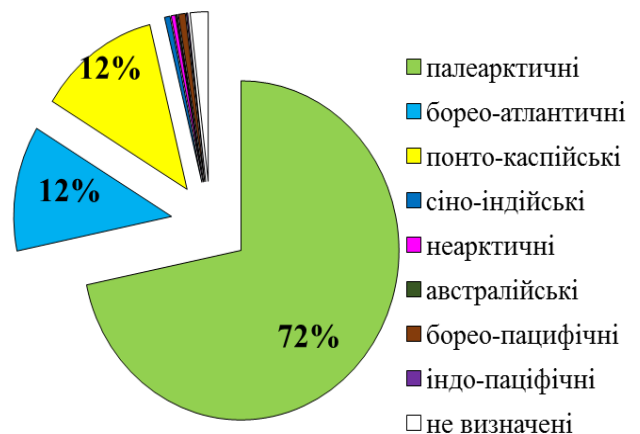


Рис. 4. Фауністична структура бентосних безхребетних Кілійської дельти.

бентосних безхребетних знайдено 510 видів палеарктичної фауни, найбільшим видовим багатством характеризувалися комахи.

У складі борео-атлантичної фауни було зареєстровано 85 видів, переважали молюски, ракоподібні та олігохети.

Понто-каспійська реліктова фауна в пониззі Дунаю представлена 90 видами, з яких у дельті зустрічались 88. У її складі переважали ракоподібні, зокрема амфіподи. Впродовж останніх 60-ти років рівень видового багатства понто-каспійської фауни не змінився, однак відзначені структурні перебудови (рис. 5), зокрема в наших зборах у

дельті були відсутні поширені раніше олігохети *Potamotheix bavaricus* (Oschmann), *P. vejdoskyi* (Hrabě), *P. mrazeki* (Hrabě), *P. danubialis* (Hrabě) та червоногі молюски *Theodoxus pallasi* Lindholm, *Caspihydrobia convexa* (Golic. et Starob.), *Clessiniola variabilis* (Eichwald), *Laevicaspia ismailensis* (Golikov & Starobogatov), *Laevicaspia lincta* (Milaschewitsch), *Clathrocaspia knipowitschii* (Makarov), а серед двостулкових була лише одноразова знахідка *Adacna laeviuscula* (Eichwald).

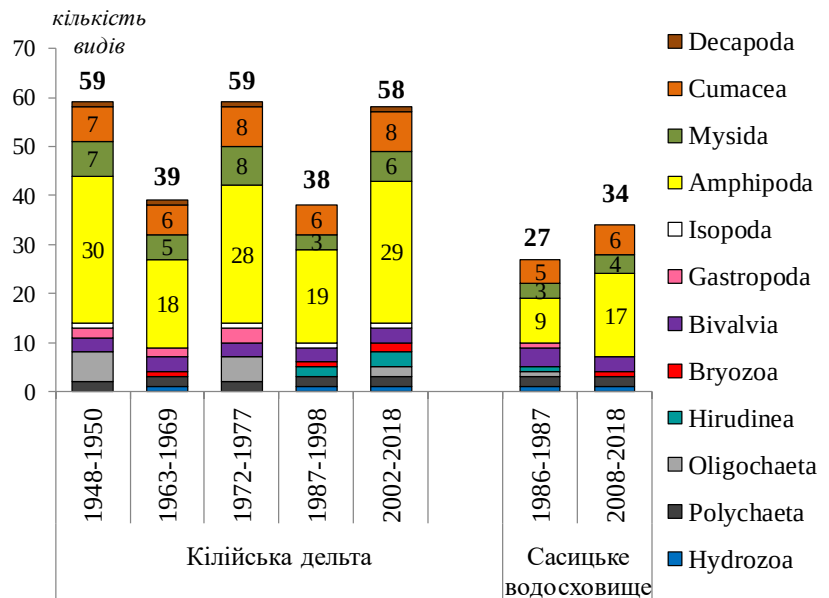


Рис. 5. Таксономічний склад бентосних безхребетних понто-каспійської фауни Кілійської дельти та Сасицького водосховища в різні періоди досліджень*.

* – 1948–1950 – (Марковський, 1955), 1963–1969 (Поліщук, 1974; Зимбалева, 1981), 1972–1977 – (Мороз, 1993), 1987–1998 – (Біорізноманіття..., 1999; Гидроэкология..., 1993); 1986–1987 – (Харченко, Ляшенко, 1990)

Для фауни понто-каспійських безхребетних Сасицького водосховища зареєстровано зростання видового багатства з 27 до 34 видів. У останні роки (2008–2018) нами не знайдені реліктові п'явки, малоштиткові черви та червоногі молюски. Зменшилась кількість видів двостулкових молюсків, змінився видовий склад мізид. У той же час були зареєстровані види, які раніше у водосховищі не зустрічались: мохуватки *Paludicella articulata* (Ehrenberg), двостулкові молюски *Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, амфіподи *Chelicorophium nobile* (G.O. Sars), *C. chelicorne* (G.O. Sars), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing), *Euxinia sarsi* (Sowinsky), *E. maeoticus* (Sowinsky), *Compactogammarus compactus* (G.O. Sars), *Pontogammarus abbreviatus* (G.O. Sars) і *Stenogammarus similis* (G.O. Sars), мізиди *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, *Paramysis ullskyi* Czerniavsky та *P. intermedia* (Czerniavsky), а також кумові ракоподібні *Schizorhamphus scabriusculus* (Sars). В цілому, не дивлячись на структурні перебудови, Сасицьке водосховище залишається багатим на представників понто-каспійської фауни.

Перші згадки про бентосних безхребетних чужорідних фаун у пониззі Дунаю знаходимо в роботі О. Остроумова (1898). Зараз їх перелік складає 17 видів, з яких найбільше – моллюсків: *Bivalvia* – 5 та *Gastropoda* – 3 види. Переважають представники сино-індійської фауни – 6 видів, 5 видів борео-пацифічної фауни, 4 види неарктичної фауни, а також по одному представнику австралійської та індо-пацифічної фаун.

Аналіз локалізації переважної більшості перших знахідок видів-чужинців в Кілійській дельті показав, що майже всі вони пов'язані з морським узбережжям і знаходяться в районі безпосереднього контакту прісних та солоних вод, на ділянках з найбільш нестабільними гідрохімічними та гідрологічними умовами, де спостерігається висока динамічність гідрохімічних та гідрологічних процесів і, як наслідок, існування вільних екологічних ніш.

Біотопічна структура бентосних безхребетних. Аналіз таксономічного складу біотопічних складових (донні безхребетні, фітофільні безхребетні та безхребетні епіфауни), а також їх узагальненої структури, показав, що внесок у видове багатство кожної з них, певною мірою, відповідає поширеності біотопу в дельті. Загалом на рівні великих таксонів їх структура доволі подібна, домінують комахи, які найбільшого розвитку набувають у заростях. Донні комплекси характеризуються максимальною кількістю видів моллюсків, ракоподібних та червів. Спільними для всіх трьох біотопів були 16% видів; специфічними, такими, що зазначені тільки в конкретному біотопічному угрупованні, були 20% видів бентосу, 24% фітофільної фауни і лише 5% видів обростань.

Особливості структури біотопічних складових бентосних безхребетних ілюструє і аналіз їх подібності, зокрема у водних об'єктах різного типу всі три складові розділяються на три окремі кластери (рис. 6): донні безхребетні, фітофільні безхребетні та безхребетні епіфауни. У рамках кожної групи чітко виділяються кластери водойм та водотоків, що вказує на вплив абіотичних факторів на формування фізіономіки угруповань. Загалом бентосні безхребетні різних біотопів мають відносно високі коефіцієнти подібності і, свідчать про правомочність їх розгляду і інтегрально, як цілісного угруповання, і диференційно, як самостійних окремих складових.

ОСНОВНІ УГРУПОВАННЯ БЕНТОСНИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ

Для встановлення механізмів формування загального різноманіття та структури угруповань бентосних безхребетних, явищ та процесів, що проходять за їхньої участі необхідним є упорядкування, класифікація та типізація характерних та розповсюджених спільнот, тобто опис ключових угруповань бентосних безхребетних. Ми розглядали угруповання бентосних безхребетних, як населення певних біотопів, границі яких відносно зрозумілі, та визначали їх за домінантами та структурними характеристиками.

Фітофільні безхребетні Кілійської дельти. У різнотипних водних об'єктах досліджено та виділено 14 угруповань фітофільних безхребетних. Найбільшим видовим багатством у прісноводних водоймах характеризувалися угруповання рослин з плаваючим листям (затока Ананькін Кут – 139 видів), у солонувато-водних – повітряно-водних рослини (вершина затоки Бадіка Кут – 26 видів), у водотоках –

угруповання повітряно-водних та занурених макрофітів (рукави Восточний (146 видів) та Очаківський (142 види)).

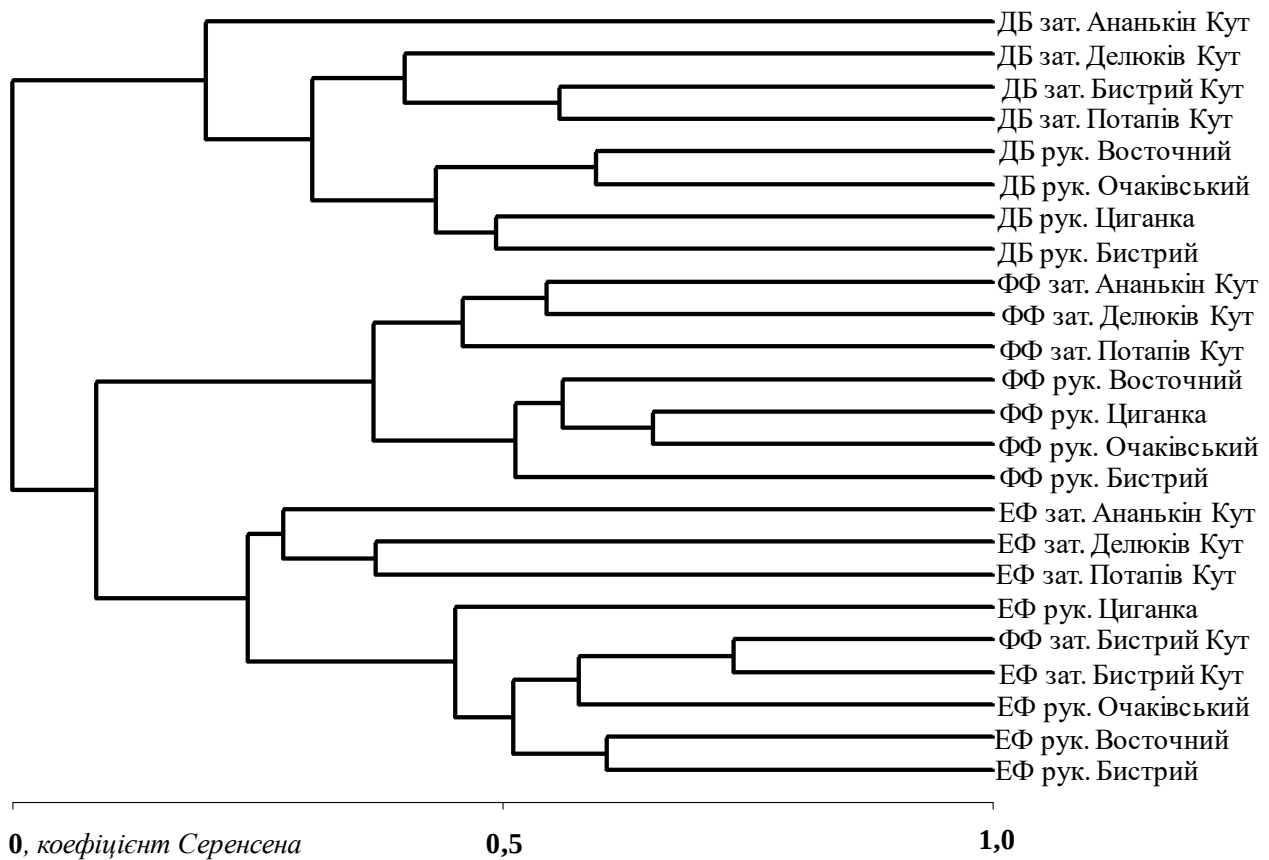


Рис. 6. Подібність видового складу донних безхребетних (ДБ), фітофільних безхребетних (ФБ) та безхребетних епіфауни (ЕФ) у різних водних об'єктах Кілійської дельти (за Серенсеном).

Максимальні показники чисельності ($13,48 \pm 2,43$ тис. екз/кг) та біомаси ($63,42 \pm 41,01$ г/кг) були зареєстровані в угрупованнях макроводоростей затоки Бадіка Кут, де значного розвитку сягали популяції бокоплавів. У прісних водоймах угруповання занурених рослин характеризувались вищими показниками чисельності ($4,29 \pm 1,92$ тис. екз/кг), ніж угруповання інших екологічних груп макрофітів, що було пов'язано з кількісним розвитком личинок Chironomidae. Показники біомаси угруповань прісних вод залежали від розвитку молюсків (як черевonoгих – у водоймах, так і двостулкових – у водотоках) і вищими були в акваторіях з помірним водообміном серед рослин з плаваючим листям (затока Потапів Кут – $4,08 \pm 1,85$ г/кг) або повітряно-водних макрофітів (рукав Білгородський – $26,41 \pm 54,73$ г/кг).

Донні безхребетні Кілійської дельти та узмор'я. На чотирьох поширених типах субстратів (чисті піски, замулені піски, сірі та чорні мули) в п'яти основних типах водних об'єктів виділено 29 угруповань донних безхребетних: у прісноводних затоках – 7 угруповань, в солонуватоводних затоках – 8, у водотоках – 10, на мезогалинному узмор'ї – 1, олігогалинному узмор'ї – 3 угруповання. Найбільше угруповань зареєстровано на сірих мулах – 9, на замулених пісках – 8, на чистих пісках – 7, а на чорних мулах – 5 угруповань.

Максимальні значення чисельності були зареєстровані в угрупованнях на чистих пісках ($18,46 \pm 38,93$ тис. екз/м² в затоці Бистрий Кут, $32,12 \pm 46,16$ тис. екз/м² в затоці Бадіка Кут; $44,40 \pm 39,90$ тис. екз/м² – в рукаві Восточний; $9,13 \pm 9,62$ тис. екз/м² – на олігогалинному узмор'ї), що обумовлено розвитком комах у водоймах і ракоподібних – у водотоках та на узмор'ї. Максимальні значення біомаси у солонуватоводних водоймах ($43,18 \pm 22,50$ г/м² у затоці Солоний Кут) та на узмор'ї ($28,29 \pm 44,94$ г/м²) також зареєстровані в угрупованнях на чистих пісках, а у прісноводних водоймах (затока Потапів Кут – $217,12 \pm 226,66$ г/м²) і водотоках (рукав Очаківський – $486,1 \pm 1509,5$ г/м²) в угрупованнях на сірих мулах, що пов'язано з розвитком ракоподібних та молюсків. Мінімальні значення кількісних показників характерні для угруповань чорних мулів.

Домінанти угруповань донних безхребетних змінювалися по мірі замулення та заростання: у прісноводних водоймах від хірономідно-гаммаридного комплексу на пісках до олігохетного або олігохетно-гастроподного на чорних мулах, а в солонуватоводних водоймах – від ракоподібних на пісках до олігохетно-поліхетного або ракоподібно-поліхетного комплексу видів на сірих мулах; в рукавах доміанти мінялися від ракоподібних на пісках до олігохетно-гастроподного комплексу на сірих та чорних мулах.

Дрифт гідробіонтів. Загалом у дрифті було зареєстровано 80 видів безхребетних (рис. 7), з яких у складі планктосток – 39, у складі бентосток – 41. У складі планктосток найбільш різноманітно були представлені ракоподібні (Cladocera і Copepoda), а в складі бентосток – олігохети. Загалом найчастіше зустрічались корофіїди *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars) (20%) і гіллястовусі ракоподібні *Bosmina longirostris* (O.F. Muller) (37%) та *Daphnia pulex* (Leudig) (25%). Інших організми траплялись значно рідше.

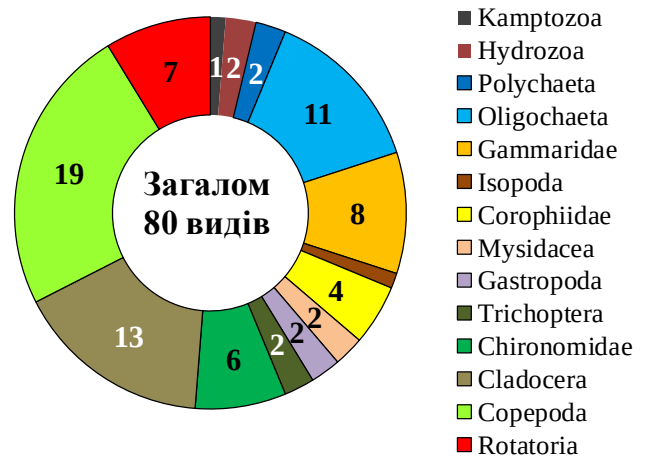


Рис. 7. Таксономічна структура дрифту безхребетних.

З током води на прибережні ділянки моря виноситься багатий комплекс гідробіонтів. У морі їх більша частина гине, і лише 10% дрифту безхребетних, евригалинні та евритопні організми, переважно ракоподібні, адаптуються до існування у відкритих водах передгірлового узмор'я. Виникнення заток у гирлах активних рукавів забезпечує ізоляцію акваторій від моря та опріснення їх вод, а також певну стабілізацію їх гідродинамічних характеристик, що створює передумови розвитку прісноводних видів, які складають більшість видів дрифту. Значна представленість безхребетних дрифту в прісноводних затоках (33%) і у відкритих прибережних акваторіях (44%) свідчить про його суттєвий вплив на формування та функціонування біоти морського узбережжя.

У дрифті за біомасою переважали планктонні водорості, частка тваринних організмів була незначною і змінювалась від 5% до 39% у різні сезони. Загалом, найбільший внесок у біомасу дрифту (79%) складають планктонні водорості, зоопланктон становить 20%, а бентосні безхребетні – лише 1%. У перерахунку на річний стік води через рукави Бистрий та Восточний за рік у море виноситься 27,1 тис. тон живих організмів.

Бентосні безхребетні лиману Сасик та Сасицького водосховища. У лимані Сасик виділяли 5 угруповань бентосних безхребетних (Гринбарт, 1967) *Abra* + *Brachiodontes* + *Cardium* на мулах різного характеру та замуленому піску, *Mytilus* на ракушняку та *Idotea* в заростях зостери і рдесників. Середня чисельність безхребетних складала 33187 екз/м², біомаса 193,48 г/м². Домінували молюски, за чисельністю – *Gastropoda*, а за біомасою – *Bivalvia*.

Після побудови водосховища За показниками кількісного розвитку, зустрічальністю видів, продукцією було виділено єдиний ценоз для всього водосховища – [*Dreissena* + *Hypanis*] + [*Chironomus* + *Limnodrilus*] та показано, що донна фауна Сасицького водосховища на ранніх «етапах» розвитку біоценозів, знаходилась на «хірономідній» стадії сукцесії (Харченко, Ляшенко, 1990).

В останні роки досліджень нами відзначене певне зниження кількісних показників бентосних безхребетних у порівнянні з 1986–1987 рр. (Харченко, Ляшенко, 1990), що відбулося за рахунок скорочення чисельності *Oligochaeta* та личинок *Chironomidae* у 3 рази, а також біомаси личинок *Chironomidae* у 30 разів, малощетинкових червів – у 5 разів, молюсків – у 2 рази. Як і у 80-тих роках минулого століття за чисельністю у складі донних безхребетних переважали малощетинкові черви, за біомасою – молюски. Відзначено збільшення частки ракоподібних та зменшення частки личинок *Chironomidae*, а також зміну домінуючих комплексів з хірономідно-олігохетно-дрейсеново-монодакнового (Харченко, Ляшенко, 1990) на олігохетно-дрейсеновий.

ЕКОЛОГІЧНІ СУКЦЕСІЇ УГРУПОВАНЬ БЕНТОСНИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ

Відповідно основним типам водних об'єктів (рукави, прісноводні та солонуватоводні водойми) ми виділяємо три основні типи сукцесій угруповань бентосних безхребетних (рис. 8).

Прісноводні водойми. Сукцесія гідробіоценозів прісноводних водойм розпочинається на прибережному олігогалінному узмор'ї із ізоляцією затоки від моря. Процес супроводжується появою вищої водної рослинності (зокрема занурених рослин) та замулення новоутвореної водойми, її опрісненням та поступовим заростанням.

До ізоляції передгирлове узмор'я відрізняється високим видовим багатством донних безхребетних, яке формується за рахунок морських видів узмор'я і прісноводних видів, що виносяться з рукавів дельти. Серед донних відкладів переважають чисті піски, макрофіти практично відсутні. За кількісними показниками домінують ракоподібні *Euxinia maeoticus* (табл. 1).

З початком ізоляції відбувається стабілізація гідрологічного режиму, що сприяє замуленню донних біотопів, з'являється вища водна рослинність. На перших

стадіях утворення прісноводних заток загальне видове багатство донних та фітофільних угруповань невисоке, за кількістю видів переважають Chironomidae та Oligochaeta. У складі фітофільних безхребетних кількісно домінують Corophiidae, у донних угрупованнях за чисельністю переважають Chironomidae, а за біомасою, як і на узмор'ї – Gammaridae (*Euxinia maeoticus*).

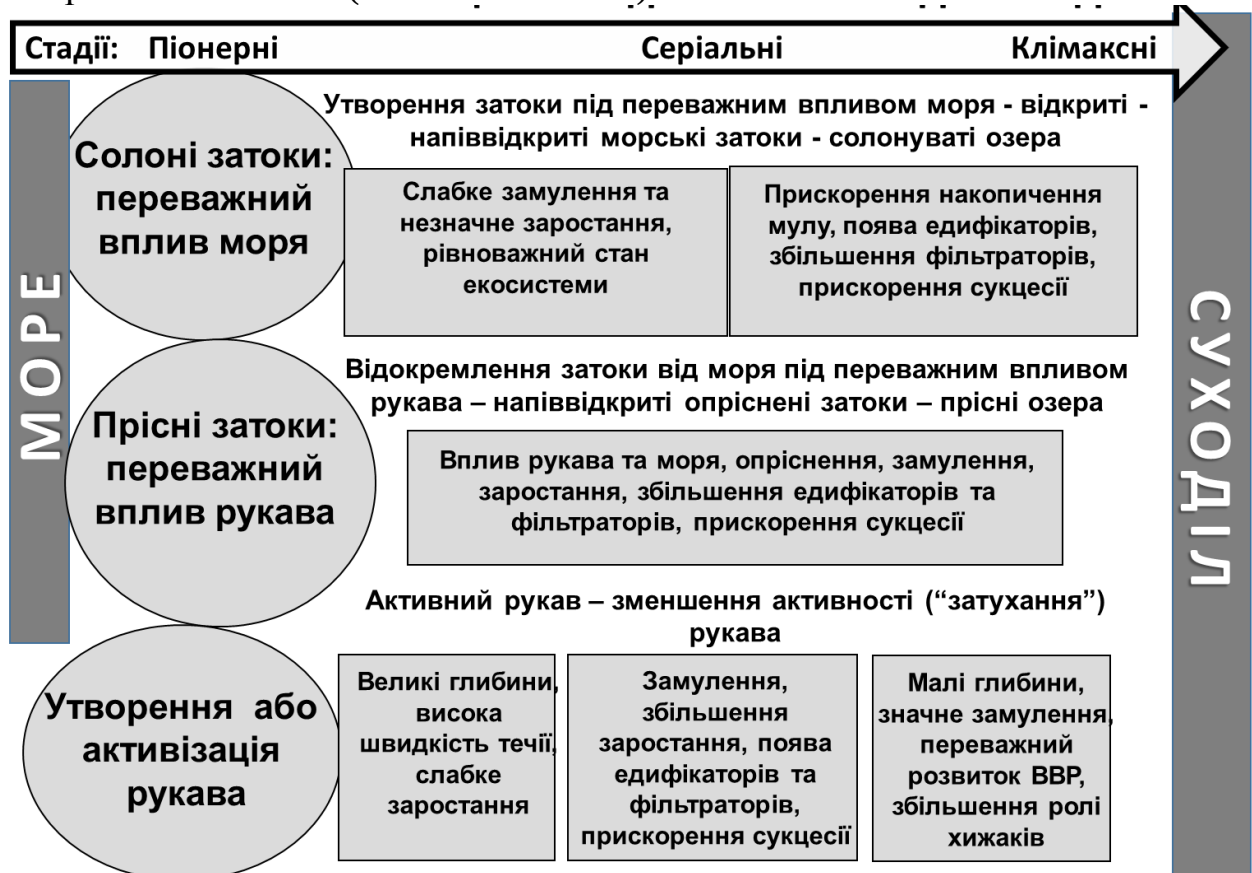


Рис. 8. Загальна схема сукцесій в Кілійській дельті Дунаю.

З посиленням ізоляції від моря за рахунок укріплення пересипу з одного боку та впродовж періоду високого водообміну з рукавом із другого, зростає видове багатство в усіх таксонах безхребетних. Для донних безхребетних видове багатство сягає свого максимуму (69 видів).

З подальшою ізоляцією водойми та зменшенням водообміну посилюється заростання водойми, збільшується різноманіття вищих водяних рослин та підвищується видове багатство фітофільних безхребетних. Максимальні показники (135 видів) зареєстровані нами в фітофільних угрупованнях затоки Ананьїн Кут. Індекс видового різноманіття Шеннона в угрупованнях фітофільних безхребетних зростає від відкритої затоки до максимальних значень у зарослих та замулених затоках.

У донних угрупованнях індекс Шеннона змінювався куполоподібно: поступово зростаючи та досягаючи максимальних значень на сірих мулах затоки Потапів Кут, і надалі, з посиленням замулення та заростання на чорних мулах знижуючись.

Чисельність фітофільних безхребетних мала два піки. Домінування ракоподібних на узмор'ї замінювалося на переважання личинок Chironomidae на середніх стадіях та Oligochaeta – у найбільш «зрілих» водоймах.

Характеристики угруповань бентосних безхребетних прісноводних водойм

Показник	Угруповання	Узмор'я	Прісноводні водойми (біотопи)				
			Бистрий Кут		Потапів Кут (сірі мули, ЗР+РПЛ)	Делюків Кут (чорні мули, РПЛ+ПВР)	Ананькін Кут (чорні мули, РПЛ)
		до ізоляції (чисті піски)	початок ізоляції (чисті піски, ЗР)	відкрита затока (замулені піски, ЗР)			
видове багатство	ФФ	–	21	86	97	121	135
	ДБ	50	31	69	33	37	54
чисельність	ФФ, тис. екз/кг	–	1,30±0,93	4,27±2,16	1,72±1,59	1,70±1,00	2,04±1,81
	ДБ, тис. екз/м ²	9,13±9,62	18,46±36,36	30,82±34,01	21,88±16,70	5,39±5,65	6,41±8,57
біомаса	ФФ, г/кг	–	0,38±0,11	3,15±1,02	3,40±1,90	2,95±2,43	2,70±2,57
	ДБ, г/м ²	28,29±44,94	15,76±22,93	42,22±33,15	217,12±226,66	17,21±15,86	6,67±7,09
індекс Шеннона, біт/екз	ФФ	–	2,34±1,37	1,91±0,49	2,70±0,45	2,73±0,45	2,85±0,31
	ДБ	1,45±0,77	1,02±0,37	2,41±1,05	2,59±0,60	1,75±0,74	1,97±0,71
домінанти (чисельність + біомаса)	ФФ	–	Corophiidae (<i>Chelicorophium curvispinum</i>)	Chironomidae+ Gammaridae (<i>Cricotopus silvestris</i>)	Chironomidae+ Gastropoda (<i>Cricotopus silvestris</i> + <i>Radix auricularia</i>)	Chironomidae, Oligochaeta + Gastropoda (<i>Stylaria lacustris</i> + <i>Radix auricularia</i>)	
	ДБ	Gammaridae (<i>Euxinia maeoticus</i>)	Chironomidae + Gammaridae (<i>Cricotopus silvestris</i> + <i>Euxinia maeoticus</i>)	Chironomidae, Oligochaeta + Bivalvia (<i>Limnodrilus</i> sp. + <i>Corbicula fluminea</i>)	Oligochaeta + Gastropoda (<i>Tubifex</i> + <i>Viviparus viviparus</i>)	Oligochaeta (<i>Limnodrilus</i> sp.)	

Примітки: у таблицях 1–3 ЗР – занурені рослини, РПЛ – рослини з плаваючим листям, ПВР – повітряно-водні рослини

Чисельність донних безхребетних зростала від початку ізоляції водойми до стадії відкритої затоки (Бистрий Кут), а в подальшому, при посиленні замулення, дещо знижувалась. Chironomidae за чисельністю переважали на початкових стадіях, надалі домінували представники Oligochaeta.

Біомаса угруповань фітофільних безхребетних зростала від перших до середніх стадій (затока Потапів Кут) за рахунок збільшення біомаси Corophiidae, зі збільшенням ізоляції значного розвитку набували Gastropoda.

Біомаса донних безхребетних на початку відокремлення водойми дещо знижувалась, а в подальшому на середніх стадіях зростала за рахунок розвитку Bivalvia та Gastropoda. Максимальні значення біомаси донних безхребетних були обумовлені значним розвитком *Viviparus viviparus* на сірих мулах напівізолюваної затоки Потапів Кут.

На чорних мулах розвиток молюсків суттєво знижувався, домінуючі комплекси були представлені Oligochaeta. Загалом домінування за біомасою в угрупованнях донних безхребетних прісноводних заток змінювалося від Gammaridae на пісках через переважання Bivalvia та Gastropoda на сірих мулах до домінування Oligochaeta на чорних мулах.

Солонуватоводні затоки. Затока Бадіка Кут з п'ятьма затоками, що утворились у різні часи в процесі відгалуження водойми від моря, була обрана модельною для вивчення сукцесії угруповань бентосних безхребетних солонуватоводних заток. Найбільш мористий I затон характеризувався піщаними донними відкладами, серед макрофітів значного розвитку сягали занурені рослини *Zannichellia palustris* L. та макроводорості (*Cystoseira* sp., *Ceramium* sp.). У II затоні донні відклади піддавалися незначному замуленню, а серед макрофітів переважали макроводорості р. *Enteromorpha*. У III затоні тип донних відкладів не змінювався (замулені піски + черепашник), проте макрофіти сягали більшого різноманіття, ніж у попередніх частинах затоки. У серединній частині затоки (IV затон) донні відклади були представлені сірими мулами, а рослинність урізноманітнювалась новими видами занурених макрофітів. Вершина затоки (V затон) характеризувалася наявністю переважно сірих мулів, але траплялися і чорні мулисті ґрунти, рослинність була представлена переважно повітряно-водними макрофітами.

Видове багатство фітофільних та донних безхребетних по мірі віддалення затонів від моря змінювалося за схожим трендом (табл. 2): найближчий до моря I-ий затон характеризувався значним багатством морських форм ракоподібних; у II-му затоні, зафіксоване найменше видове багатство бентосних безхребетних, у складі фітофільних угруповань за рахунок зменшення кількості видів ракоподібних, а в донних – малоштитинових червів.

Подальша стабілізація умов та зменшення впливу моря (III–V затони) призводить до поступового збільшення видового багатства бентосних угруповань, за рахунок комах – у фітофільних угрупованнях, а в донних угрупованнях – також і за рахунок Oligochaeta.

Максимальні значення загального числа видів зафіксовані у вершині затоки на сірих мулах (31 вид) та серед заростей повітряно-водних макрофітів (26 видів).

Характеристики угруповань бентосних безхребетних солонуватоводної затоки

Показник	Угруповання	Затони затоки Бадіка Кут (біотопи)				
		I (море) (чисті піски, ЗР)	II (замулені піски, ЗР)	III (замулені піски, ЗР)	IV (сірі мули, ЗР)	V (вершина) (сірі мули, чорні мули, ПВР)
видове	ФФ	11	8	17	18	26
багатство	ДБ	18	14	22	26	31
чисельність	ФФ, тис. екз/кг	13,48±2,43	3,18±2,66	2,96±1,65	1,60±0,93	1,93±0,90
	ДБ, тис. екз/м ²	30,15±23,83	56,62±57,53	10,72±4,05	11,84±8,94	10,36±8,10
біомаса	ФФ, г/кг	63,42±41,01	5,76±1,62	3,60±2,01	1,08±0,02	0,98±0,32
	ДБ, г/м ²	23,80±10,20	43,83±46,13	11,45±6,54	8,36±5,49	31,30±30,39
індекс Шеннона, біт/екз	ФФ	1,48±0,49	1,18±0,37	1,33±0,35	1,29±0,12	1,62±0,20
	ДБ	2,51±0,13	1,41±0,61	2,12±0,55	2,03±0,68	2,34±0,91
домінанти чисельність + біомаса	ФФ	Gammaridae (<i>Gammarus aequicauda</i>)	Chironomidae+ Isopoda (<i>Tanytarsus mendax</i> + <i>Idotea baltica</i>)	Chironomidae+ Gammaridae (<i>Cladotanytarsus mancus</i> + <i>Gammarus aequicauda</i>)	Chironomidae+ Odonata (<i>Cricotopus silvestris</i> + <i>Ischnura elegans</i>)	Chironomidae (<i>Glyptotendipes cauliginellus</i>)
	ДБ	Chironomidae + Gammaridae (<i>Paratanytarsus lauterborni</i> + <i>Gammarus aequicauda</i>)	Chironomidae, Cumacea + Gammaridae (<i>Schizorhamphus eudorelloides</i> + <i>Gammarus aequicauda</i>)	Corophiidae (<i>Corophium volutator</i>)	Oligochaeta + Chironomidae (<i>Paranais litoralis</i> + <i>Chironomus</i> sp.)	Oligochaeta + Polychaeta (<i>Paranais litoralis</i> + <i>Hediste diversicolor</i>)

Значення індексу різноманіття Шеннона змінювалися аналогічно показнику видового багатства для фітофільних та донних угруповань, дещо знижуючись у II від моря затоні та зростаючи в подальшому напрямку до вершини.

Чисельність фітофільних безхребетних найвищою була у I від моря затоні за рахунок значного розвитку *Gammarus aequicauda* Martynov. У II затоні зареєстроване різке зменшення показника за рахунок його зниження у ракоподібних (в 11 раз). Далі від моря, у наступних затоках, загальна чисельність залишалась загалом на однаковому рівні з тенденцією незначного зниження. Зміна домінантів за чисельністю відбувалась від Gammaridae до різних видів личинок Chironomidae.

Аналогічно динаміці чисельності відбувалися зміни біомаси фітофільних безхребетних, максимальні значення якої зареєстровані в найбільш мористому затоні. Домінантами по біомасі в перших затоках були різні види ракоподібних, далі до вершини – комахи.

Чисельність донних безхребетних зростала у II затоні за рахунок збільшення кількості Cumacea, а в подальшому – поступово зменшується за рахунок зниження чисельності всіх Crustacea. Біомаса донних безхребетних мала два піки: у II затоні за рахунок розвитку Cumacea та Gammaridae, а також у вершині затоки – за рахунок – Polychaeta. Загалом домінування за чисельністю в угрупованнях донних безхребетних солонуватоводних заток змінювалися від личинок Chironomidae через Crustacea до Oligochaeta, а за біомасою – від ракоподібних через Chironomidae до Polychaeta.

Водотоки. Еволюція гідробіоценозів рукавів відбувається паралельно їх природному «затуханню», зменшенню їх активності до, так званого, «відмирання» рукава, пов'язаного зі зниженням водного стоку, швидкості течії, глибин, збільшенням заростання і замулення, з часом рукав перетворюється на старицю. Структура заростей в рукавах різної активності зазнає певних змін: у прибережній частині зі зменшенням швидкостей течії та наявністю мілководдя серед домінуючої повітряно-водної рослинності з'являються занурені макрофіти, а при відсутності мілководної зони та течії – макрофіти з плаваючим листям.

Більшість рукавів знаходилася на серединних стадіях розвитку, разом з тим, потужний рукав Бистрий можна віднести до більш ранніх стадій, а рукав Білгородський та старицю Отножний – до прикінцевих. Динаміка показників бентосних безхребетних у рукавах різної активності, розташованих у послідовності зменшення швидкості течії, на наш погляд, відображає сукцесію їх угруповань (табл. 3).

Видове багатство фітофільних безхребетних змінювалося куполоподібно, зростаючи зі зменшення активності водотоку, досягаючи максимуму при середніх швидкостях течії в рукавах Восточний (146 видів) та Очаківський (142 види), і в подальшому знижуючись у Білгородському та Отножному. Така динаміка була обумовлена видовим багатством Chironomidae та черевоногих молюсків Gastropoda (за максимальними показниками в рукаві Восточний), а також Oligochaeta та Crustacea (з максимальними показниками в рукаві Очаківський).

Характеристики угруповань бентосних безхребетних водотоків

Показник	Угруповання	Рукави (біотопи)				
		Бистрий (сірі мули, ПВП)	Очаківський (сірі мули, ПВР+ЗР)	Восточний (сірі мули, ПВР+ЗР)	Білгородський (сірі мули, ПВР+ЗР)	Отножний (чорні мули, РПЛ)
видове багатство	ФФ	94	142	146	70	48
	ДБ	71	81	80	63	32
чисельність	ФФ, тис. екз/кг	2,21±1,99	5,64±7,73	1,55±0,87	0,53±0,46	1,39±1,69
	ДБ, тис. екз/м ²	7,30±4,38	12,21±5,31	7,53±3,89	8,00±6,29	8,49±7,78
біомаса	ФФ, г/кг	11,85±15,55	23,23±32,46	15,98±8,78	26,41±54,73	1,26±0,88
	ДБ, г/м ²	74,25±96,16	192,19±95,52	163,40±84,83	109,6±156,5	40,13±23,36
індекс Шеннона, біт/екз	ФФ	2,03±0,51	2,23±0,54	2,57±0,22	2,79±0,33	3,03±0,40
	ДБ	2,18±0,28	2,36±0,36	2,21±0,30	2,54±0,51	3,02±0,21
домінанти (чисельність + біомаса)	ФФ	Chironomidae+ Bivalvia (<i>Cricitopus silvestris</i> + <i>Dreissena polymorpha</i>)	Chironomidae+ Gastropoda (<i>Cricotopus silvestris</i> + <i>Esperiana esperi</i>)	Corophiidae+ Gastropoda (<i>Chelicorophium curvispinum</i> + <i>Esperiana esperi</i>)	Chironomidae+ Gastropoda (<i>Chelicorophium curvispinum</i> + <i>Dreissena polymorpha</i>)	Oligochaeta (<i>Dero obtusa</i> + <i>Planorbis planorbis</i>)
	ДБ	Oligochaeta + Gastropoda (<i>Limnodrilus</i> sp. + <i>Lithoglyphus naticoides</i>)		Oligochaeta+ Gastropoda (<i>Limnodrilus</i> sp. + <i>Esperiana esperi</i>)	Oligochaeta+ Gastropoda (<i>Limnodrilus</i> sp. + <i>Microcolpia daudebartii</i>)	Oligochaeta+ Gastropoda (<i>Dero obtusa</i> + <i>Hippeutis complanatus</i>)

Видове багатство донних безхребетних мало аналогічну динаміку: максимуми в рукавах середньої активності (рукав Очаківський – 81 та рукав Восточний – 80 видів) зумовлені найбільшим видовим багатством Chironomidae, Gastropoda та Crustacea. Зі зниженням активності рукава відбувалося і зниження загальної кількості видів в усіх групах донних безхребетних (особливо ракоподібних – більше ніж у 2 рази).

Індекс видового різноманіття Шеннона в угрупованнях фітофільних безхребетних поступово зростав від активного рукава Бистрий до стариці Отножний, а для донних угруповань, разом із збереженням загального тренду до зростання, зазначені незначні коливання середньорічних значень у рукавах помірної активності.

Чисельність фітофільних безхребетних зменшувалася відповідно зниженню чисельності Chironomidae. Проте в сильно зарослому рукаві–стариці Отножний було відзначено збільшення чисельності, у першу чергу, за рахунок Oligochaeta. Домінуючі види за чисельністю змінювалися в ряду Chironomidae – Crustacea – Oligochaeta.

Біомаса фітофільної фауни мала два піки – у рукаві Очаківський середньої активності та в «затухаючому» Білгородському рукаві, що обумовлено розвитком Gastropoda або Bivalvia, відповідні групи та види молюсків були домінантами в фітофільних угрупованнях.

Динаміка чисельності та біомаси донних безхребетних, як і їх видового багатства, мала куполоподібний характер. Загальна чисельність донних угруповань була обумовлена чисельністю Oligochaeta, які переважали за цим показником в усіх досліджених угрупованнях з домінуванням в більшості водотоків *Limnodrilus* sp., а в рукаві Отножний – *Dero obtusa* d'Udekem (див. табл.°3). Зміни загальної біомаси були обумовлені розвитком різних видів Gastropoda.

Лиман Сасик та Сасицьке водосховище. Лиман Сасик існував в імпульсно-стабілізованому режимі, обумовленому періодичністю його зв'язку з морем через прорани в пересипі (рис. 9), що відокремлював його від моря. То розмиваючись, відкриваючи утворенням кількох проранів доступ морських вод у лиман, то закриваючи їх, і формуючи повністю закриту, відокремлену від моря водойму, існування екосистеми мало циклічний характер. На стадії повної ізоляції практично все живе в Сасику гинуло. Коли ж морські води розмивали пересип, солоність знижувалась, лиман оживав, за рахунок його заселення морськими і солонуватоводними організмами.

У перший рік опріснення лиману (1980 р.) видове багатство бентосних безхребетних різко зменшилося до 17 видів (табл. 4). Значно знизилися кількісні показники Polychaeta, Isopoda, Gastropoda. Найбільш поширеними були амфіподи *Gammarus aequicauda* (Martynov), зазначений масовий розвиток личинок Chironomidae. У наступному році морська донна фауна майже повністю загинула (Левина, 1984), зареєстровані переважно прісноводні види з незначною частиною морських евригалінних форм, з'явилися солонуватоводні каспійські ракоподібні та молюски дрейсени, домінували личинки Chironomidae. Загалом у 1981–1982 рр. у водосховищі було зареєстровано 70 таксонів бентосних безхребетних.

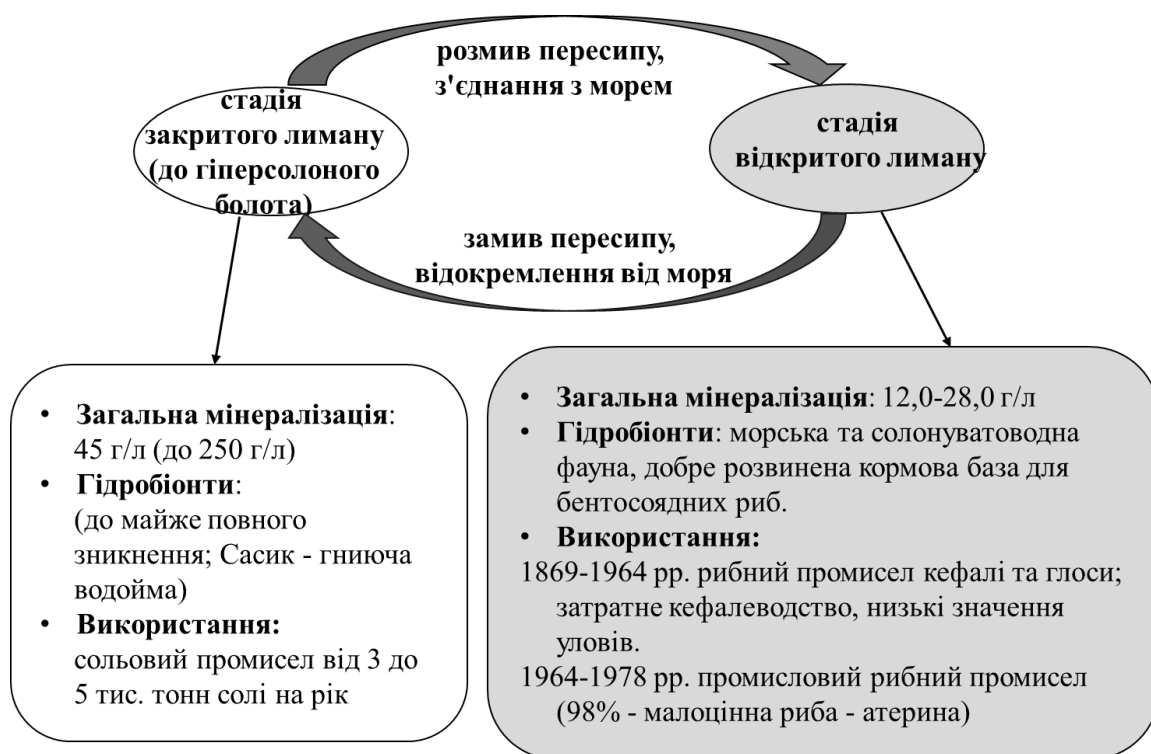


Рис. 9. Схема екологічної сукцесії лиману Сасик.

Таблиця 4

Багаторічні зміни в угрупованнях донних безхребетних лиману Сасик та Сасицького водосховища

Показник	Періоди				
	Лиман	Водосховище			
	1955–1979	1980	1981–1982	1986–1987	2009–2018
видове багатство	49	17	70	110	122
чисельність, тис. екз/м ²	19,43	–	–	26,28	14,43±11,31
біомаса, г/м ²	366,67	–	13,00	181,83	56,02±208,34
домінанти (чисельність + біомаса)	Gastropoda, Polychaeta + Bivalvia (<i>Ecrobia ventrosa</i> , <i>Nephtys hombergii</i> + <i>Cerastoderma edule</i>)	Chironomidae + Gammaridae (<i>Chironomus plumosus</i> + <i>Gammarus aequicauda</i>)	Chironomidae (<i>Chironomus plumosus</i> , <i>Chironomus salinarius</i>)	Chironomidae, Oligochaeta + Bivalvia (<i>Chironomus plumosus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> + <i>Dreissena polymorpha</i> , <i>Monodacna colorata</i>)	Oligochaeta + Bivalvia <i>Limnodrilus</i> sp. + <i>Dreissena polymorpha</i>

Примітки: 1955–1979 – за (Бурнашов, Чепурнов, 1956; Єнакі та ін., 1973), 1980 – за (Степаненко, 1986), 1981–1982 – за (Степаненко, 1986, Левина, 1984), 1986–1987 – за (Харченко, Ляшенко, 1990).

У 1986–1987 рр. зареєстроване зростанням видового багатства бентосних безхребетних до 110 видів з найбільшою представленістю личинок Chironomidae і Oligochaeta. Домінуючими групами за чисельністю, біомасою і зустрічальністю до середини 80-х стають двостулкові молюски *D. polymorpha* і *Monodacna colorata* (Eichwald) (див. табл. 4). Високими показниками розвитку характеризуються також личинки Chironomidae, а серед Oligochaeta домінували *L. hoffmeisteri*.

У Сасицькому водосховищі «хірономідна» стадія (Мордухай-Болтовской, 1961) була тривалою (до середини 90-х років XX ст.) і обумовлювалась роботою насосних станцій, що забезпечували імпульсно-стабілізований режим експлуатації водойми, який перешкоджав утворенню сталих угруповань (Ляшенко и др., 2010). Коли іригаційний комплекс майже повністю припинив свою роботу, змінились абіотичні умови (зменшилась проточність, збільшилось замулення та обміління, замулення заростей на мілководді), що стало причиною змін біотичних підсистем. У донних угрупованнях поряд зі зменшенням кількісних характеристик збільшилася частка лімnofільних і пелофільних організмів. У різних частинах Сасицького водосховища відзначено розвиток двостулкових молюсків *Dreissena polymorpha* (Pallas) та *Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov. Максимальні значення чисельності обумовлені розвитком типових мешканців мулистих ґрунтів – малоцетинкових червів р. *Limnodrilus*.

Загалом для гідробіоценозу та угруповань Сасицького водосховища можна визначити декілька стадій сукцесії: період антропогенно спричиненої екологічної катастрофи 1979–1980 рр., період «хірономідної» стадії до середини 90-х років XX ст. У подальшому сукцесія водойми проходить в умовах істотно меншого втручання людини, превалюють природні процеси, спрямовані на поступове заболочування внаслідок зменшення глибин за рахунок абразії берегів та надходження дунайської зависі і заростання.

ПРОЯВ КРАЙОВОГО ЕФЕКТУ ТА МЕХАНІЗМИ ЙОГО ВИНИКНЕННЯ В УГРУПОВАННЯХ БЕЗХРЕБЕТНИХ РІЗНИХ РІВНІВ ОРГАНІЗАЦІЇ

Високе біотопічне різноманіття, притаманне дельті Дунаю, створює безліч різнотипних біологічних систем різного рівня організації, що контактують між собою, переходять одна в одну, утворюють прикордонні контактні зони. Найвищим рівнем (III) контактуючих екосистем є перехід річки в море, коли дельту розглядають як класичний екотон типу річка–море. Другий рівень (II) – у самій дельті, всередині екотону, де існує мережа різноманітних водойм та водотоків, які створюють сукупності перехідних зон на рівні гідробіоценозів (рукав–затока, рукав–озеро, ерик–затока, рукав–рукав, озеро–озеро, рукав–море і т. ін.). Найнижчий рівень (I) контактних зон визначаємо в межах одного водного об'єкту при зміні біотопів: переходи між заростями та чистоводдям, між різними типами донних відкладів, водної товщі, обростань твердих субстратів тощо. Це рівень гідробіологічних угруповань зоопланктону, фітопланктону, макрзообентосу, фітофільної макрофауни та їх комбінації, наприклад, взаємодія зообентосу заростей та чистоводдя.

З усіх прикладів контактуючих угруповань на трьох ієрархічних рівнях їх існування (окремих біотопів, гідробіоценозів та екосистем) у 80% у перехідній зоні зареєстрований крайовий ефект, виражений у збільшенні видового багатства угруповань безхребетних. Випадків відсутності крайового ефекту два: на I і на II рівнях для змішаних заростей повітряно-водних та занурених рослин і в системі рукав–єрик–солонувата затока. В обох випадках для донних безхребетних у перехідній зоні збільшення видового багатства зафіксовано не було, що стало наслідком відсутності крайового ефекту для угруповання бентосних безхребетних загалом. В угрупованнях фітофільної фауни безхребетних позитивний результат був зафіксований в усіх випадках.

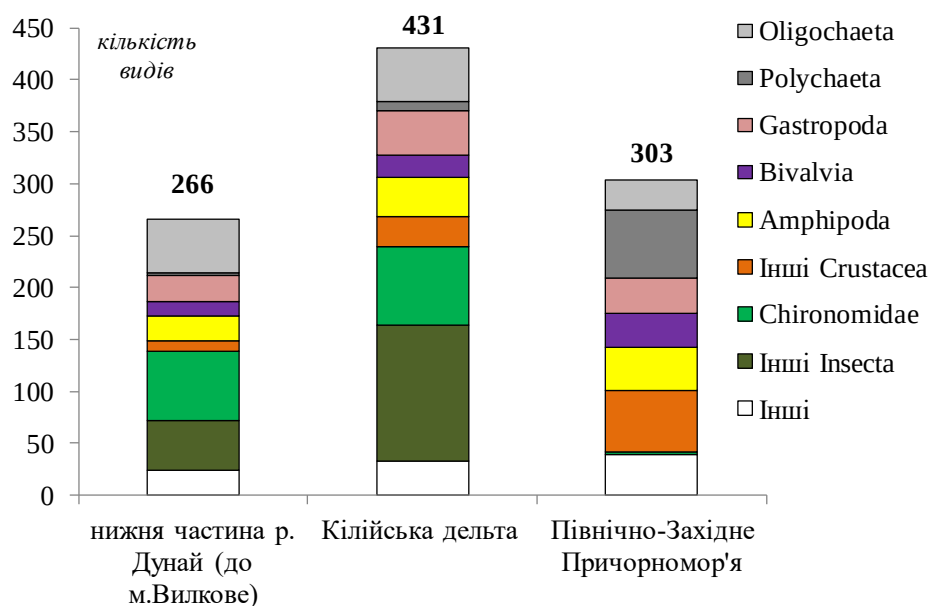


Рис. 10. Видове багатство та таксономічна структура бентосних безхребетних контактуючих екосистем річки Дунай та Чорного моря

На рис. 10 представлені результати аналізу видового багатства на рівні контакту екосистем пониззя Дунаю та моря, класичного екотону типу річка–море, де саме дельта розглядається перехідною зоною. Чітко видно збільшення кількості видів у дельті у порівнянні з річковою та морською ділянками. Морські

акваторії значно відрізняються від обох прісноводних ділянок майже повною відсутністю комах, більшим багатством ракоподібних та молюсків, наявністю таких морських безхребетних, як голотурії, немертини та інші. Це підтверджує й аналіз спільних видів: для річки й дельти їх 190, для дельти й моря 48, а для річки і моря всього 13. До того ж у дельті зареєстровано багато оригінальних, зустрінутих тільки тут видів безхребетних. У масштабах всієї дельти, здебільшого це звичайні, широко розповсюджені види, але в наших прикладах, присутні тільки в перехідній зоні, та відсутні в тих контактуючих угрупованнях, які цю зону формують. Наявність саме таких, присутніх тільки в перехідній зоні, видів сприяє виникненню крайового ефекту та підвищує його величину.

Загалом, кількість специфічних видів в перехідних зонах різних рівнів та при різних варіантах контактів угруповань змінювалась в доволі широких межах): від 8 до 43 (24%–49% від кількості видів у перехідній зоні) для фітофільної фауни, від 2 до 66 (22%–53%) для донних безхребетних та від 8 до 206 (22%–48%) для бентосних безхребетних загалом. Тобто угруповання перехідних зон завжди містили значну кількість видів, відсутніх в угрупованнях, що контактують. Залежності між рівнем

та типом контактів та кількістю специфічних видів нами не встановлено, найбільший їх відсоток був зареєстрований, як для донних безхребетних I рівня (57% від загального видового багатства), так і для бентосних безхребетних III-го (48%). Мінімальний відсоток було зафіксовано на першому рівні для угруповань донних та бентосних безхребетних.

На рис. 11 представлена спроба кількісного визначення прояву крайового ефекту, який ми пропонуємо оцінювати через співвідношення кількості видів перехідної зони до такого в угрупованнях, що контактують. Точки на графіку – це приклади проведених досліджень. У кожному прикладі, маємо два результати, два значення, що показують у скільки разів видове багатство перехідної зони більше (менше) ніж в одному угрупованні та в другому. На графіку це формалізовано у відстанях від осей, які визначають положення точки в двомірній системі координат. Штрих пунктирні лінії, що йдуть від позначки 1, відповідають випадкам, коли видове багатство перехідної зони дорівнює такому в одному з угруповань, точка їх перетину – в обох; вони ж розділяють всю площину на чотири зони: А – це поле безумовного крайового ефекту, коли видове багатство в перехідній зоні більше за таке в обох угрупованнях; В, D – поля, де розташовані випадки, коли перевищення видового багатства зафіксовано лише по відношенню до одного з контактуючих угруповань; С – поле відповідає варіантам, коли видове багатство перехідної зони нижче за таке в обох контактуючих угрупованнях. Чим далі точка від штрих пунктирних ліній в полі А, тим більше перевищення, тим сильнішим є прояв крайового ефекту.

За нашими результатами (діапазон змін від 0,56 до 5,95 раз) лише в одному випадку видове багатство в обох контактуючих угрупованнях було вище ніж в перехідній зоні. У всіх інших випадках має місце перевищення кількості видів перехідної зони по відношенню хоча би до одного з контактуючих угруповань, у п'яти випадках перевищення не значні, точки розташовані поблизу штрих пунктирних ліній. Переважна більшість точок, розташовані в верхньому правому прямокутнику, показують перевищення у кілька разів і свідчать про визначений крайовий ефект.

Таким чином, механізм виникнення крайового ефекту проходить через утворення на границях контактуючих угруповань нового сталого біотопу,

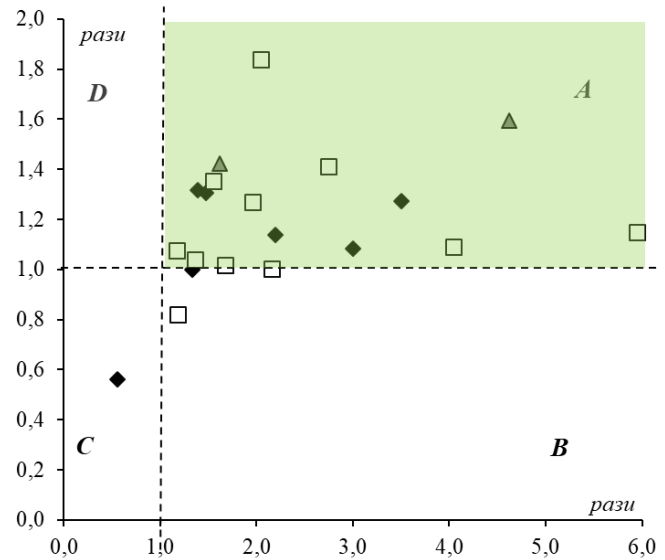


Рис. 11. Крайовий ефект, як співвідношення видового багатства перехідної зони до такого в контактуючих угрупованнях; I–III рівні контактуючих угруповань; А, В, С, D – пояснення див. у тексті.

відмінного за умовами існування від таких у контактуючих угрупованнях. Перехідна зона стає доступною для існування специфічних видів, які відсутні в контактуючих угрупованнях. Вони потрапляють сюди в силу дії різних чинників, як з обох контактуючих угруповань (гідробіоценозів, екосистем), так і з інших, більш віддалених, внаслідок міграційної активності, активних пошуків їжі, місць розмноження, вселення повітряно-водних організмів тощо. Ті з них, для яких умови перехідної зони є придатними, лишаються і сприяють виникненню крайового ефекту. Крім того в перехідній зоні присутні й види з контактуючих систем, як ті, що непристосовані для проживання в умовах перехідної зони, так і види космополіти. Таким чином видова структура перехідної зони складається із специфічних видів, випадкових видів та видів контактуючих угруповань. Чим більше специфічних видів, тим сильнішим буде прояв крайового ефекту, який можливо розглядати через співвідношення видового багатства перехідної зони до такого в контактуючих угрупованнях.

Загальний крайовий ефект дельти Дунаю, як типового екотону «річка–море», забезпечується всією ієрархією біотичних угруповань та зон їх взаємодії, різноманіттям сталих біотопів перехідних зон, що гарантують можливість проживання не тільки видів з контактуючих систем, але й специфічних саме для зони перетину видів, сумою окремих крайових ефектів, що виникають за взаємодії угруповань різних типів та рівнів організації.

КОНЦЕПЦІЯ ФОРМУВАННЯ СТРУКТУРИ, РОЗВИТКУ ТА ВЗАЄМОДІЇ УГРУПОВАНЬ БЕНТОСНИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТА ФУНДАМЕНТАЛЬНІ ЗАСАДИ ТЕОРІЇ СУКЦЕСІЙ РІЗНОТИПНИХ ВОДНИХ ОБ'ЄКТІВ ДЕЛЬТИ ВИСУНЕННЯ

Узагальнюючи матеріали проведених досліджень та переходячи до концепції, тобто основних принципів, формування біорізноманіття, розвитку та взаємодії угруповань бентосних безхребетних перехідних вод пониззя Дунаю та обґрунтування засад теорії сукцесій гідробіоценозів дельти висунення, зазначу, що ми розглядаємо її (концепцію), як пояснення, або розуміння, яким чином, завдяки чому, яким чинникам, саме тут утворився та існує унікальна екосистема, що має загальносвітову та європейську значущість.

Перше, це розташування дельти Дунаю на перехресті трьох зоогеографічних областей, між потужною слабкозарегульованою рікою та унікальним сильно опрісненою безприливним внутрішньоконтинентальним морем, у зоні класичного екотону типу річка–море.

На мапі нашої планети дельта Дунаю – маленька цяточка в палеарктичній області на території Євразії, яка до того ж межує з борео-атлантичною областю, куди входить Чорне море, що є залишком міоценового Сарматського моря і яке впродовж мільйонів років існування зберігало його своєрідні характеристики (як то невисоку солоність та сталий кисневий режим), що й обумовило збереження в естуаріях великих річок ендемічних реліктових організмів, представники унікальної в планетарному масштабі понто-каспійської фауни.

Рідкісна понто-каспійська фауна поруч з іншими аборигенними фауністичними комплексами (палеарктична та борео-атлантична фауни), а також

видами-вселенцями є важливим компонентом механізму формування біорізноманіття дельти Дунаю.

Дельті Дунаю притаманна також висока насиченість гідрографічної мережі, де представлені усі основні типи водних об'єктів поверхневих континентальних вод: від різноманіття водотоків (рукавів, протоків, гирл, каналів, єриків, стариць) до розмаїття водойм (внутрішньодельтових та придельтових озер, заток, приморських лагун та лиманів) та заболочених плавнів. Кожний водний об'єкт має свою внутрішню багатокomпонентну структуру: різні типи субстратів, рослинності, солоності, швидкостей течії тощо. Ця біотопічна різноманітність зумовлює різноманіття біологічне: біотопи заселяють гідробіоти у відповідності своїм потребам та можливостям, за своїми екологічними преференціями.

Біотопічне різноманіття Кілійської дельти підвищує розмаїття ключових чинників довкілля з широкими діапазонами їх прояву, завдяки чому утворюється безліч різнотипних біологічних систем різного рівня організації, що взаємодіють поміж собою, переходять одна в одну і формують прикордонні контактні зони.

Насиченість дельти різнотипними біотопами і угрупованнями та їх мозаїчність підвищує частоту їх контактів, сприяє створенню перехідних зон зі специфічними умовами існування, відмінними від таких в угрупованнях, що контактують. Їх можуть заселяти не тільки види із контактуючих біотопів, але й особливі, специфічні види, не обов'язково відсутні в екосистемі дельти загалом, але відсутні в контактуючих угрупованнях. Розвиток таких видів, пристосованих до специфічних умов перехідних зон, посилює багатокomпонентність системи, а наявність саме таких, присутніх тільки в перехідній зоні, видів сприяє виникненню крайового ефекту та підвищує його силу і загальне видове багатство дельти.

Ще однією важливою складовою механізму формування біорізноманіття Кілійської дельти є розмаїття екологічних сукцесій. Екологічна сукцесія – процес поступової зміни складу, структури і функцій гідробіоценозу (його угруповань) під впливом внутрішніх (автогенні сукцесії) або зовнішніх (алогенні сукцесії) чинників.

Сукцесії гідробіоценозів та угруповань водойм Кілійської дельти Дунаю починаються з формування заток при впадінні рукавів у море. Потужність рукава, або його водність, зумовлює характер сукцесії за солоністю, яка стає головним фактором, що спрямовує еволюцію гідробіоценозів у солонуватоводних або в прісноводних затоках. На початкових етапах розвитку головним рушієм сукцесій стає ізолюваність затоки від моря та інтенсивність зв'язку з ним, що забезпечує загальний діапазон солоності та періодичність її збурення. Комбінації та зміни величин визначальних чинників сукцесії зумовлюють швидкість проходження її початкових стадій. У найпростішому випадку чим менша утворена водойма, тим скоріше вона перетвориться в плавні та суходіл, а її угруповання та гідробіоценоз загалом пройдуть всі стадії від піонерних до клімакських. Просування дельти, наростання пересипу від моря послаблює зв'язок із ним та підвищує вплив рукава, за рахунок прісних річкових вод з високим вмістом завислих речовин проходить опріснення та замулення затоки.

Утворення заток Кілійської дельти починається на передгирлових ділянках авандельти. Ці надзвичайно цікаві та порівняно маловивчені акваторії характеризуються критичними для існування багатьох гідробіотів умовами:

потужним прибіжно-хвильовим впливом, смугою змішування морських та річкових вод, критичною солоністю. Все це визначає акваторії авандельти, як зону екологічної катастрофи, що виділяється суттєвим зниженням біотичних показників (Lyashenko, Zorina-Sakharova, 2015). Тут відсутня вища водяна рослинність, збіднена донна фауна, яка хоча має достатньо високе таксономічне різноманіття за рахунок широкої представленості екологічних груп, але характеризується їх низькою наповнюваністю: тут зустрічається мало видів з великої кількості надвидових таксонів, що обумовлено динамічністю умов довкілля.

Чисельність та біомаса бентосних безхребетних авандельти підвладні систематичним флуктуаціям, кількісні характеристики визначають декілька видів безхребетних, наприклад, гамариди *Euxinia maeoticus*, які періодично сягають масового розвитку в сотні тисяч екземплярів і в декілька кілограмів. Тут перебувають непостійні комплекси гідробіонтів, енергетичні потоки формують декілька видів безхребетних, що відносяться як до морських, так і до прісноводних форм. Загалом такі характеристики цілком відповідають класичним початковим стадіям сукцесій біоценозів (Одум, 1986).

Порівняно високе таксономічне багатство та інші характеристики східної авандельти певною мірою забезпечуються дрифтом гідробіонтів. Сюди потоки води з рукавів приносять велику кількість організмів. Багато з них одразу гинуть, але види, що виживають складають 33–44% зареєстрованої тут фауни безхребетних.

Прісноводні затоки формуються на потужних рукавах, коли потік прісних вод спроможний витискувати солоні морські води, тому з часом, по мірі закривання водойми вплив моря швидко слабшає. Формування затоки, її відокремлення від моря спричиняє розвиток прісноводного біоценозу, з появою вищих водяних рослин посилюється процес замулення, зростає видове бентосних безхребетних, різноманіття швидко сягає деякого оптимуму і незважаючи на зміну структури угруповань, стабілізується. Певне зменшення показників різноманіття відзначене для донних безхребетних при поглинанні затоки дельтою, зменшенні зв'язку не тільки з морем, але й з рукавом, істотному замуленні та заростанні. Для показників кількісного розвитку угруповань донних та фітофільних безхребетних загалом характерна куполоподібна динаміка з мінімальними значеннями на початкових стадіях, максимумами на середніх стадіях та зниженні, як чисельності, так і біомаси із суттєвим замуленням та заростанням водойм.

Солонуватоводні затоки формуються на слабких рукавах у північній частині дельти і більш підвладні впливу моря. Загальна динаміка видового багатства та видового різноманіття характеризується зниженням на початкових стадіях сукцесії і подальшим зростанням до передклімаксних стадій. Чисельність та біомаса бентосних безхребетних найбільші на початкових стадіях сукцесії, з розвитком угруповань відбувається їх поступове зменшення. Зміни домінантів бентосних угруповань впродовж сукцесії солонуватоводних заток ілюструє тривалість впливу моря: на початкових і навіть середніх та прикінцевих стадіях в угрупованнях присутні солонуватоводні види. Море важко, з великим небажанням поступається прісноводній біоті.

Еволюція рукавів проходить у напрямі зменшення їх активності до, так званого, «відмирання» рукава, пов'язаного зі зниженням водного стоку, швидкості

течії, глибин, збільшенням заростання і замулення, перетворенням рукава на старицю, плавні і суходіл. Динаміка видового багатства бентосних безхребетних має вигляд куполоподібної кривої, з поступовим збільшенням цього показника до максимальних значень у водотоках середньої активності та зниженням при подальшому затуханні рукава. Визначальною, у першу чергу, буде швидкість течії, її змінення, послаблення з часом «затухання» рукава буде змінювати структуру угруповань.

Безсумнівно, окрім течії на формування угруповань здійснюють вплив й інші фактори. З віком, зі зменшенням течії у водотоках відбувається перерозподіл співвідношення субстратів, утворюються додаткові біотопи (заводи, плеса, мілини, ями тощо) і їх населення в тій чи іншій мірі приймає участь у формуванні загальної структури гідробіоценозу. Далі, на останніх стадіях у стариці спостерігатися певне спрощення структури за рахунок стабілізації оточуючого середовищу, зменшення розмаїття біотопів, відбувається суцільне заростання та замулення, що супроводжується зникненням низки видів безхребетних.

Узагальнюючи отримані матеріали щодо всіх трьох типів сукцесій, відзначимо, що хоча більшість водних об'єктів знаходяться на середніх стадіях, у кожному з них можна знайти біотичні угруповання на різних стадіях, а також прослідкувати практично повну сукцесію від початкових етапів до кінцевих.

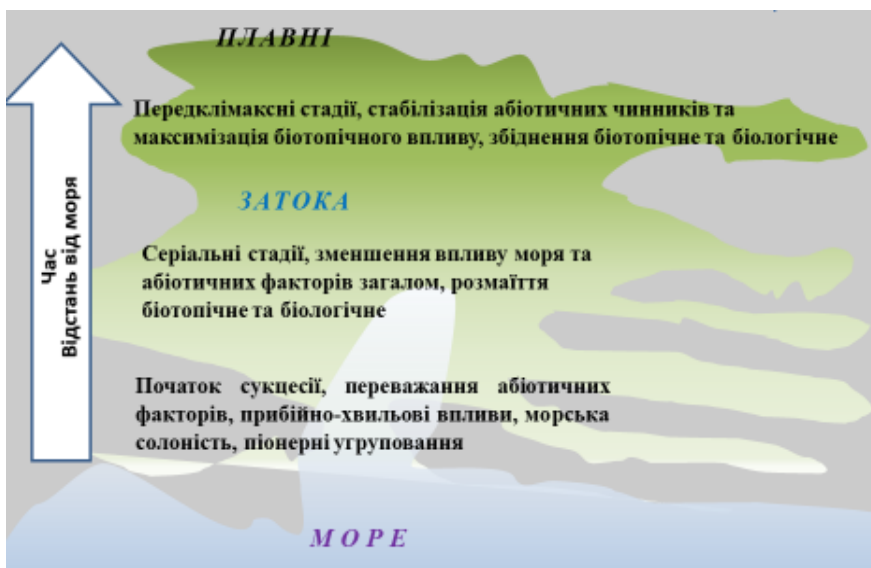


Рис. 12. Схема просторово-часового континууму сукцесії.

На рисунку 12 наведена схема, цього цікавого явища, яке ми називаємо просторово-часовим континуумом сукцесії, коли на вході в затоку зі сторони моря розташовані найбільш ранні, піонерні стадії, а в найбільш віддалених від гирла та найстарших за віком частинах — передклімаксні та клімаксні стадії. Між ними в різних частинах водного об'єкту в залежності від комплексу абіотичних і біотичних

умов можна визначити низку проміжних стадій сукцесії. Впродовж просторово-часового розвитку водного об'єкту та його біотичної складової спостерігається закономірна зміна значення впливу абіотичних та біотичних чинників на рух сукцесії, її швидкість, напрямок, фізіономіку угруповань, тощо. На початковій стадії процесом керують абіотичні чинники, за комплексної дії яких формується водний об'єкт, а біотична складова має підпорядковане значення і на створення майбутньої екосистеми впливає мало.

По мірі формування водного об'єкту, у ньому з'являються нові біотопи зі своїми абіотичними характеристиками. Вони заселяються гідробіонтами, які своєю

життєдіяльністю починають змінювати середовище. Значення біотичної складової екологічної сукцесії зростає. Останні стадії сукцесії, після повної ізоляції водойми, контролюються переважно біотичним чинниками: максимізується заростання макрофітами та замулення, змінюється хімічний склад води (в першу чергу мінералізація та кисневий режим), зменшуються глибини, загалом уся водойма (або її частина) набуває однаковості, біотопічне і біотичне різноманіття спрощується, залишається обмежена кількість доволі стабільних угруповань, що створюють сталий гідробіоценоз, який може існувати відносно тривалий час.

Розглядаючи розвиток водних об'єктів та сукцесії їх угруповань, як поступовий еволюційний процес без потужних катастрофічних впливів та збурень, логічним є їх розташування за віком виникнення. В такому разі однотипні водні об'єкти повинні складати зрозумілу послідовність зі зміною домінуючої стадії сукцесії їх гідробіоценозу в залежності від часу утворення водойми. Але насправді, чим довше існує водний об'єкт, тим більшою є вірогідність виникнення в його історії катастрофічних зовнішніх збурень, що з'являються зокрема внаслідок штормів і можуть сягати такої сили, коли руйнуються біотопи, змінюються границі водойми або її частини, зупиняються сукцесії, або ж відкидаються на попередні стадії – відбуваються петлі



Рис. 13. Ілюстрація явища зворотної петлі сукцесії на прикладі розвитку затоки Потапів Кут.

зворотної сукцесії (Одум, 1986). Це явище нам вдалося дослідити на прикладі трансформації затоки Потапів Кут: на рисунку 13 наведене фото одного і того ж місця в цій водоймі в різні роки її існування. В процесі досить тривалого розвитку до 2010 року сформувалася ізольована від моря прісноводна сильно заросла

водойма, що відповідала другій половині сукцесії, її кінцевим передклімаксімним стадіям, але внаслідок потужного шторму частково був зруйнований пересип, який відгороджував затоку від моря. Надходження морських вод змінило солоність водойми, промило донні відклади, суттєво зменшило заростання, зруйнувавши прісноводні асоціації, та занесло у водойму галофільні види. В результаті весь гідробіоценоз повернувся на стадію першої половини сукцесії, до її ізоляції від моря. Для досягнення передклімаксіального стану водоймі знову потрібний час для заростання, замулення тощо, це і є зворотна петля сукцесії.

Узагальнена схема сукцесій водних об'єктів дельти Кілійського рукава (тобто дельти висунення) представлена на рисунку 14. На шляху від моря, де разом з формуванням водного об'єкту зароджується гідробіоценоз, до плавнів та суходолу, де вони припиняють своє існування, їх розвиток проходить у протиборстві з факторами абіотичного середовища, що здійснюють руйнівний вплив на біотопічне і біологічне різноманіття. На початкових стадіях превалюють абіотичні фактори, коли їх впливи достатньо потужні, вони гальмують, зупиняють чи повертають сукцесію

гідробіоценозу назад. З розвитком посилюється вплив біотичних факторів, зростає спроможність угруповань опиратися зовнішнім збуренням. Передклімаксні і клімаксні стадії знаменують практично повну перемогу біоти: звичні зовнішні дії неспроможні здійснювати впливи на розвиток угруповань.

Узагальнення проведених досліджень приводить до розуміння механізму формування біорізноманіття, розвитку та взаємодії гідробіоценозів перехідних вод пониззя Дунаю, його схема наведена на рисунку 15.

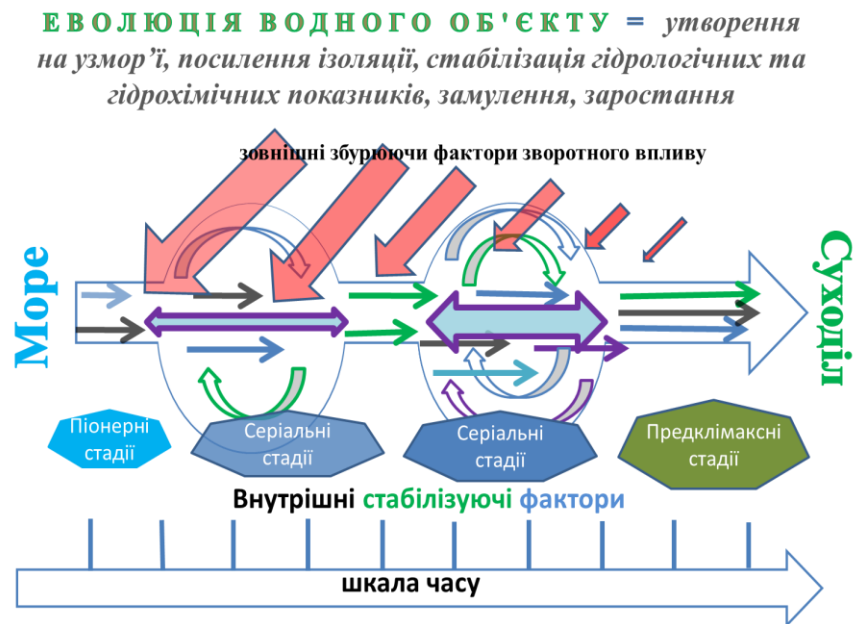


Рис. 14. Загальна схема екологічної сукцесії.



Рис. 15. Схема механізму формування біорізноманіття, розвитку та взаємодії гідробіоценозів перехідних вод пониззя Дунаю.

Основними його блоками є, по-перше, природне розташування дельти на перетині трьох зоогеографічних областей та в місці впадіння потужної слабкозарегульованої ріки у внутрішнє, сильно опріснене і малоприпливне море, рефугіум фауни попередніх епох, завдяки чому в формуванні біорізноманіття приймають участь представники декількох фауністичних комплексів; по-друге – наявність повномасштабної та добре розвиненої гідрографічної мережі представленої широким спектром водних об'єктів поверхневих континентальних вод; по-третє – розмаїття ключових факторів довкілля та ширина діапазонів їх проявів, що сприяє високому біотопічному різноманіттю; і останнє – динамічність природних процесів дельти висунення, яка обумовлює просторово-часовий континуум екологічних сукцесій та повноту представленості їх стадій.

ВИСНОВКИ

Запропоновано комплексну концепцію формування структури, розвитку та взаємодії угруповань бентосних безхребетних перехідних вод пониззя Дунаю та обґрунтовані фундаментальні засади теорії сукцесій різнотипних водних об'єктів дельти висунення в основу якої покладено багатокomпонентність абіотичної та біотичної складових екосистеми. Взаємодія її різноманітних елементів спричиняє системний (емерджентний) ефект з утворення нових біотопів, придатних для існування не тільки популяцій угруповань, що контактують, але й нових, специфічних для перехідної зони видів, що сприяє підвищенню біорізноманіття.

1. На основі власних багаторічних досліджень та аналізу доступних літературних джерел встановлено, що у водоймах пониззя Дунаю відзначено мешкання 891 виду бентосних безхребетних, у тому числі на українській ділянці – 720, а румунській – 510. Оригінальними зборами (2004–2018 рр.) для водних об'єктів пониззя Дунаю відзначена присутність 488 видів бентосних безхребетних.

2. Встановлено, що в таксономічній структурі бентосних безхребетних пониззя Дунаю переважали комахи, зокрема личинки Chironomidae (86 видів), а також малощетинкові черви (55 видів) та черевоногі молюски (45 видів). В основному руслі найвищий відсоток у видовому багатстві мали ракоподібні та кільчасті черви (по 33%), на інших ділянках пониззя Дунаю – комахи (37–52%).

3. По відношенню до течії в Кілійській дельті найбільшою представленістю характеризуються лімнореофільні (19%), лімнофільні (18%) та реолімнофільні (14%) види, реофільних видів – 10%, а лімnobіонти складають 2% від загального видового складу. У структурі по відношенню до солоності води переважають гіпо-олігогалінні види (43%), частка гіпогалінних та гіпо-мезогалінних видів становить 18% і 10% відповідно, сумарна кількість солонуватоводних та морських видів не перевищує 10%.

4. Структура угруповань бентосних безхребетних дельти Дунаю за походженням складається з представників трьох граничних областей (палеарктичної (72%), борео-атлантичної (12%) та понто-каспійської (12%)), інші види є представниками чужорідних фаун (2%). У багаторічному аспекті в Кілійській дельті встановлено зменшення видового багатства безхребетних борео-атлантичної фауни та збільшення кількості видів-вселенців. У складі понто-каспійської фауни спостерігається зникнення частини видів і поява нових представників.

5. У різнотипних водних об'єктах Кілійської дельти виділено та досліджено 14 угруповань фітофільних безхребетних, які пов'язані з різними екологічними типами заростей макрофітів. Найбільше видове багатство у водоймах зареєстроване для угруповання рослин з плаваючим листям затоки Ананькін Кут (139 видів), а у водотоках в угрупованні повітряно-водних та занурених рослин рукава Восточний (146 видів).

6. Виділено та описано 29 угруповань донних безхребетних Кілійської дельти та передгирлового узмор'я. Найбільша кількість видів характерна для угруповань найпоширенішого субстрату: сірі мули для прісноводних, солонуватоводних заток та рукавів (91, 59 та 158 видів відповідно) та піски на узмор'ї (59 видів). Домінанти угруповань змінювались по мірі замулення та заростання біотопу.

7. Встановлено, що прісними водами з дельти на узмор'я виноситься 80 видів безхребетних. Значна представленість безхребетних дрифту в прісноводних затоках (33%) і в відкритих прибережних акваторіях (44%) свідчить про його суттєвий вплив на формування та функціонування біоти морського узбережжя.

8. Встановлено, що сукцесії угруповань бентосних безхребетних заток починаються на морському краю дельти разом з утворенням нових водойм, за час еволюції угруповання проходять певні стадії (початкова, декілька проміжних серіальних, передклімакса, клімакса) що визначаються зміною їх домінантів та структурно-функціональних характеристик. Тривалість певних стадій в першу чергу залежить від гідрологічного режиму і може різнитися від десятків до сотень років.

9. Встановлено що для угруповань донних безхребетних усіх типів водних об'єктів протягом сукцесії характерна куполоподібна динаміка кількісних показників з максимальними значеннями в серединних стадіях. Для видового багатства в солонуватоводних затоках та індексу Шеннона в рукавах характерне лінійне зростання від початкових до клімакських стадій, а в інших випадках їх динаміка відповідає динаміці кількісних показників.

10. Куполоподібна динаміка кількісних показників фітофільної фауни характерна лише протягом сукцесії прісноводних водойм та водотоків, а в солонуватоводних водоймах спостерігається лінійне зменшення цих показників від початкових до клімакських стадій. Видове багатство у водоймах зростає протягом сукцесії з максимальними значеннями в зрілих водних об'єктах, а в водотоках – змінюється куполоподібно з максимумами на серединних стадіях.

11. Встановлено, що лиман Сасик до перебудови характеризувався циклічною сукцесією, пов'язаною з періодичним зв'язком водойми з морем. Для донних угруповань Сасицького водосховища характерним є лінійне зростання видового багатства протягом сукцесії цієї водойми та куполоподібні зміни кількісних показників з максимумами в кінці 80-х років XX століття.

12. Показано, що закономірне проходження сукцесії у водних об'єктах дельти відбувається в умовах протидії факторів абіотичного середовища, які здійснюють руйнівний вплив на біотопічне і, як наслідок, біологічне різноманіття; а за їх катастрофічних впливів можливе повернення угруповань на попередні стадії розвитку – виникнення, так званої, зворотної петлі сукцесії, яка спостерігалась у затоці Потапів Кут.

13. Встановлено, що механізм виникнення крайового ефекту проходить через утворення на границях контактуючих угруповань нового сталого біотопу, відмінного за умовами існування від таких у контактуючих угрупованнях, у перехідній зоні створюються умови для існування додаткових (специфічних) видів, які відсутні в контактуючих угрупованнях. Частка таких видів в угрупованнях бентосних безхребетних становила 8–40% загального видового багатства. Співвідношення кількості видів перехідної зони до такого в угрупованнях, що контактують характеризує силу прояву крайового ефекту.

14. Загалом формування біорізноманіття, функціонування та взаємодії угруповань перехідних вод пониззя Дунаю, як типового екотону річка–море, забезпечується всією ієрархією біотичних систем, різноманіттям сталих біотопів перехідних зон, що гарантують можливість проживання не тільки видів з контактуючих систем, але й специфічних саме для зони перетину видів, сумою окремих крайових ефектів, що виникають за взаємодії угруповань різних типів та рівнів організації.

15. Встановлено, що механізми формування біорізноманіття пониззя Дунаю забезпечуються багатокомпонентністю унікальної природної екосистеми, яка включає природне розташування дельти, наявність повномасштабної та добре розвиненої гідрографічної мережі, високе біотопічне різноманіття за рахунок розмаїття ключових факторів довкілля та просторово-часовий континуум екологічних сукцесій, і підтримуються ієрархією біотичних систем дельти, насиченістю різнотипними біотопами і угрупованнями та різноманіттям перехідних зон поміж ними.

Список основних наукових праць, опублікованих за темою дисертації

Колективні монографії

1. Александров Б.Г., Харченко Т.А., **Ляшенко А.В.**, Парчук Г.В. Гідробіонти. Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. Київ. 1999. С. 157–161. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні розділу монографії).

2. Романенко В.Д., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Харченко Т.А., Дубина Д.В., Ємельянова Л.В., **Ляшенко А.В.**, Жукинський В.М., Давидов О.А., Зоріна-Сахарова К.Є. Науково-практична інструкція щодо природокористування і ресурсозбереження в біосферних резерватах України (на прикладі Дунайського біосферного заповідника). Київ: ЛОГОС, 2006. 88 с. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні монографії).

3. **Ляшенко А.В.**, Афанасьєв С.О., Санду К., Зоріна-Сахарова К.Є., Мантурова О.В., Гулейкова Л.В., Дьяченко Т.М., Савицький О.Л., Маковський В.В., Абрам'юк І.І., Думітраче А., Іоніка Д. Hydrobiocenoses of the transboundary sections of the Ukrainian and Romanian parts of the Danube delta: Гідробіоценози транскордонних ділянок української та румунської дельти Дунаю. Київ: Кафедра, 2018. 312 с. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні монографії).

4. Afanasyev S., **Lyashenko A.**, Iarochevitch A., Lietytska O., Zorina-Sakharova K., Marushevskaya O. Pressures and Impacts on Ecological Status of Surface Water Bodies in Ukrainian Part of the Danube River Basin. *Human Impact on Danube Watershed Biodiversity in the XXI Century*. Springer. 2020. P. 327–358. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні розділу монографії).

Статті у іноземних фахових виданнях, індексованих у базах даних Scopus та/або Web of Science Core Collection

5. **Lyashenko A.V.**, Meteletska Z.G. Saprobological Characterization of Water Quality in the Sasyk Reservoir Based on the Analysis of Macrozoobenthos. *Hydrobiol. J.* 1999. V.35. i.1. P. 122–129. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

6. Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.**, Bashmakova I.Kh. Biological Diversity of Aquatic Cenoses and Water Quality in the Lower Reaches of the Danube River within the Territory of Ukraine. *Hydrobiol. J.* 2000. V.36. i.2. P. 3–29. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

7. Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.**, Bashmakova I.Kh. Retrospective Analysis of Water Quality in the Lower Reaches of the Danube. *Hydrobiol. J.* 2001. V.37. i.4. P. 70–85. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

8. **Liashenko A.V.**, Volikov Yu.N. Saprobological Characteristics of the Ecological State of Lake Yalpuh in terms of Organisms of Macrozoobenthos. *Hydrobiol. J.* 2002. V.38. i. 3. P. 120–129. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

9. **Liashenko A.V.**, Meteletska Z.G. Long-term Changes in Macrozoobenthos of the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2002. V.38. i. 6. P. 50–57. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

10. **Liashenko A.V.**, Protasov A.A. Use of the Indices of Macrozoobenthos Diversity as Indicators of the State of Aquatic Ecosystems. *Hydrobiol. J.* 2003. V.39. i. 4. P. 20–30. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

11. Korniyushin A.V., **Liashenko A.V.** Fauna of Mollusks of the Lower Reaches of the Danube River within the Territory of Ukraine. *Hydrobiol. J.* 2004. V.40. i. 3. P. 3–18. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

12. Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.**, Volikov Yu.N., Etingova A.A. Biodiversity of the Wetland Complex of the Danube Delta within the Boundaries of Ukraine and a

Forecast of Its Changes at the Implementation of the Project of Shipping through the Biosphere Reserve. *Hydrobiol. J.* 2004. V.40. i. 4. P. 3–21. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

13. **Liashenko A.V.**, Sylayeva A.A., Etingova A.A., Makovskiy V.V. Comparative Characteristics of Biodiversity of Macroinvertebrates Ecological Groups in the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2005. V.41. i. 2. P. 17–35. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

14. **Liashenko A.V.**, Sinitsyna O.O., Voloshkevich Ye.V. Bottom Invertebrates as Alien Newcomers in Water Bodies of the Lower Reaches of the Danube. *Hydrobiol. J.* 2005. V.41. i. 6. P. 56–65. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

15. Zhukinskiy V.N., Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.** Adventive Species and Changes in the Area of Distribution of Aboriginal Hydrobionts in Surface Water Bodies of Ukraine. Report I. Aquatic Invertebrates. *Hydrobiol. J.* 2007. V.43. i.2. P. 3–16.

16. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye., Makovskiy V.V. Modern state of the macrofauna of invertebrates of the Ukrainian part of the lower reaches of the Danube river. *Hydrobiol. J.* 2007. V. 43. i. 4. P. 21–34. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

17. Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., **Lyashenko A.**, Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine. *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. N 3. p. 215–242. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

18. Zhukinskiy V.N., Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.** Adventitious Species and Changes in Natural Habitats of Native Aquatic Organisms in the Surface Water Bodies of Ukraine. Report 2. Actinopterygian Fishes. *Hydrobiol. J.* 2007. V. 43. i. 5. P. 3–22. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

19. Zhukinskiy V.N., Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.** Adventive Species and Changes in the Area of Distribution of Aboriginal Hydrobionts in the Surface Water Bodies of Ukraine. Report 3. Concluding Discussion. *Hydrobiol. J.* 2008. V. 44. i. 3. P. 3–22. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

20. Afanasyev S.A., **Liashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye., Romanenko Ye.A. Phytophilous macrofauna as the index of the ecological state of water bodies of the Kiliya delta of the Danube river. *Hydrobiol. J.* 2008. v.44. i.4. P. 3–13. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

21. Zorina-Sakharova Ye.Ye., **Lyashenko A.V.**, Voloshkevich Ye.V. Phytophilous Fauna of Water Bodies of the Kiliya Delta of the Danube River: the Main Characteristics and the Peculiarities of Its Development. *Hydrobiol. J.* 2009. V. 45. i.2. P. 35–42. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

22. Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.**, Zhukinskiy V.N. Ecological Indication and Aquatic Ecosystems' Status Assessment by Characteristics of Biodiversity and Hydrobionts' Habitats Quality. *Hydrobiol. J.* 2009. V. 45. i.3. P. 3–15. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

23. Burgess R.M., Terletska A.V., Milyukin M.V., Povolotskii M., Demchenko V.Y., Bogoslavskaya T.A., Topkin Y.V., Vorobyova T.V., Petrov A.N., **Lyashenko A.V.**, Ho K.T. Concentration and distribution of hydrophobic organic contaminants and metals in the estuaries of Ukraine. *Marine Pollution Bulletin.* 2009. V. 58. i. 8. P. 1103–1115. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

24. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye. Comparative characteristics of the indices of invertebrates macrofauna diversity in the Ukrainian and Romanian sections of the Danube river Delta. *Hydrobiol. J.* 2009. V. 45. i. 6. P. 17–32. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

25. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.Y., Makovskyi V.V. *Dreissena bugensis* Andr. (Mollusca, Bivalvia) in the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2010. V. 46. i. 3. P. 112–115. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

26. **Lyashenko A.V.**, Makovskiy V.V. Mollusks of the Genus *Corbicula* in the Ukrainian Section of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2011. V. 47. i.3. P. 39–47. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

27. Romanenko V.D., **Lyashenko A.V.**, Afanasyev S.A., Konovets I.M., Kipnis L.S., Zorina-Sakharova Ye.Ye., Terletska A.V., Milyukin M.V., Demchenko V.Ya., Burgess R.M., Kho K.T. Comprehensive Characteristics of Bottom Sediments of Water Bodies of Various Types in the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2011. v. 47. i.5. P. 3–20. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

28. Burgess R.M., Konovets I.M., Kipnis L.S., **Lyashenko A.V.**, Grintsov V.A., Petrov A.N., Terletska A.V., Milyukin M.V., Povolotskii M., Demchenko V.Y., Bogoslavskaya T.A., Topkin Y.V., Vorobyova T.V., Portis L.M., Ho K.T. Distribution, magnitude and characterization of the toxicity of Ukrainian estuarine sediments. *Marine Pollution Bulletin.* 2011. V.62. P. 2442–2462. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

29. Romanenko V.D., Afanasyev S.A., **Liashenko A.V.**, Vasenko A.G. Conceptual Principles of Monitoring of Biodiversity and Bioresources of the Water Bodies of the Lower Danube. *Hydrobiol. J.* 2012. v. 48. i.3. P. 3–13. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

30. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye., Makovskiy V.V., Sanzhak Yu.O. Modern State of the Ponto-Caspian Complex of the Macrofauna of Invertebrates in the Lower Reaches of the Danube River within the Territory of Ukraine. *Hydrobiol. J.* 2012. v. 48. i.4. P. 18–37. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

31. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye. Biological Indication of the Water Quality of the Kiliya Danube Delta by Aquatic Invertebrates' Fauna. *Hydrobiol. J.* 2012. V.48. i.6. P. 51–72. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

32. Diachenko T.N., **Liashenko A.V.** The Giant Reed (*Arundo donax*) in the Kiliya Danube Delta. *Hydrobiol. J.* 2013. V.49. i.1. P. 109–112. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

33. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye., Sanzhak Yu.O., Makovskiy V.V. Comparative Characteristics of the Taxonomic Composition of the Macrofauna of the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2013. v. 49. i.3. P. 27–40. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

34. **Liashenko A.**, Zorina-Sakharova K. Macroinvertebrates of the Marine Edge and Fore-Delta of Kyliya Branch of the Danube River. *Acta zool. bulg.* 2014. Suppl. 7. P. 19–25. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

35. **Liashenko A.**, Zorina-Sakharova K. The Influence of the Invertebrate Drift on the Communities of the Danube Delta Marine Edge. *Acta zool. bulg.* 2014. Suppl. 7. P. 27–31. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

36. Zorina-Sakharova K., **Liashenko A.**, Marchenko I. Effects of Salinity on the Zooplankton Communities in the Fore Delta of Kyliya Branch of the Danube River. *Acta zool. bulg.* 2014. Suppl. 7. P. 129–133. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

37. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova Ye.Ye. Macroinvertebrates of the Marine Edge and Fore-delta of the Kiliya Branch of the Danube River Delta. *Hydrobiol. J.* 2015. v. 51. i.2. P. 3–20. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

38. **Liashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.Ye. Hydrological-Hydrochemical Characteristic of the Sasyk Liman and the Sasyk Reservoir. *Hydrobiol. J.* 2017. V. 53. i.2. P. 97–107. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

39. **Liashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.Ye. Hydroecological Characteristics of the Sasyk Liman and the Sasyk Reservoir. *Hydrobiol. J.* 2017. V. 53. i.3. P. 26–43. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

40. Marchenko I.S., **Lyashenko A.V.** Comparative Characteristics of Zooplankton of the Sasyk Reservoir. *Hydrobiol. J.* 2017. V. 53. i.6. P. 49–59. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

41. **Liashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.Ye. Succession of Hydrobiocenoses of the Sasyk Liman and the Sasyk Reservoir. *Hydrobiol. J.* 2018. V. 54. i.4. P. 14–29. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

42. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.Ye., Guleykova L.V., Pogoryelova M.S. Peculiarities of the Structural and Functional Characteristics of Contact Hydrobiocenoses. *Hydrobiol. J.* 2020. V. 56. i.1. P. 3–23. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

43. Zorina-Sakharova K.Ye., **Lyashenko A.V.** Macroinvertebrates-Invaders in the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2020. V. 56. i.3. P. 46–61. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

44. Ho K.T., Konovets I.M., Terletskaaya A.V., Milyukin M.V., **Lyashenko A.V.**, Shitikova L.I., Shevchuk L.I., Afanasyev S.A., Krot Yu.G., Zorina-Sakharova K.Ye., Goncharuk V.V., Skrynnyk M.M., Cashman M.A., Burgess R.M. Contaminants, mutagenicity and toxicity in the surface waters of Kyiv, Ukraine. *Marine pollution* . 2020. V. 155, June 2020, 111153. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

45. **Lyashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.Ye. Species Richness of Benthic Invertebrates of the Lower Reaches of the Danube River in Ukraine and Romania. *Hydrobiol. J.* 2020. V. 56. i.6. P. 3–19. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

Статті у наукових фахових виданнях України

46. Оксик О.П., Зимбалевская Л.Н., Протасов А.А., Плигин Ю.В., **Ляшенко А.В.** Оценка состояния водных объектов Украины по гидробиологическим показателям: бентос, перифитон и зоофитос. *Гидробиол. журн.* 1994. Т. 30. № 4. С. 31–35. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

47. Харченко Т.А., **Ляшенко А.В.** Оценка качества дунайской воды по сапробиологическим показателям. *Водные ресурсы.* 1993. Т. 20. № 4. С. 514–519. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

48. **Ляшенко А.В.** Многолетние изменения сообществ макрозообентоса украинской части низовий Дуная. *Наукові записки Тернопільського нац. пед. універ. Серія: біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія.* 2005. №3 (26). С. 268–271.

49. Харченко Т.А., **Ляшенко А.В.**, Зорина-Сахарова К.Є. Оцінка оригінальності складу ценозів естуаріїв України за показниками біорізноманітності макрозообентосу. *Природничий альманах. Серія: Біологічні науки.* 2006. Вип. 8. С. 273–282. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

50. Зорина-Сахарова К.Є., **Ляшенко А.В.** Оцінка екологічного стану рукавів Кілійської дельти Дунаю за структурними характеристиками фітофільної фауни. *Наукові записки Тернопільського нац. пед. універ. Серія: Біологія.* 2008. № 3 (37). С. 62–65. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

51. **Ляшенко А.В.**, Зорина-Сахарова К.Е., Маковский В.В. Находка дрейссены бугской *Dreissena bugensis* в Килийской дельте Дуная (Украина). *Вестн. зоологии*. 2009. Т.43. № 1. С. 92. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

52. Санжак Ю.О., **Ляшенко А.В.** Эпифауна затопленной древесины водотоков Килийской дельты Дуная. *Природничий Альманах*. 2009. № 9 (12). С. 185–193. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

53. **Ляшенко А.В.**, Зорина-Сахарова Е.Е., Маковский В.В., Санжак Ю.О., Процепова В.Н. Структурно-функциональная характеристика макрозообентоса и рыбопродуктивность Сасыкского водохранилища. *Рибогосподарська наука України*. 2010. № 2. С. 60–66. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

54. Зорина-Сахарова Е.Е., **Ляшенко А.В.**, Марченко И.С. Влияние солёности на структуру зоопланктона акваторий переднего края Килийской дельты Дуная. *Наукові записки Тернопільського нац. пед. універ. Серія: Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 251–255.

Патенти і авторські свідоцтва

55. Пат. КМ № 61226 Україна Шкребок коробчастий перифітичний / **А.В. Ляшенко**, С.М Малина, Ю.О. Санжак; опубл. 11.07.2011. Бюл. Промислова власність, № 13.

56. Пат. В. № 101701 Україна Спосіб біоіндикації якості вод / **А.В. Ляшенко**, К.Є. Зорина-Сахарова; опубл. 25.04.2013. Бюл. Промислова власність, № 8.

57. А.с. № 82747. Україна. Твір наукового характеру «BiotMetrix» / Ю.М. Воликов, **А.В. Ляшенко**; заявл. 12.11.2018; опубл. 25.01.2019. Бюл. № 51.

Опубліковані праці, які додатково відображають наукові результати дисертації

58. Харченко Т.А., **Ляшенко А.В.** Макрозообентос, его продуктивность и значение в процессах формирования качества воды в водохранилище. *Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения*. Киев: Наук. думка, 1990. С. 157–186. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні розділу монографії).

59. Kharchenko T.A., **Liashenko A.V.** Macrozoobenthos. *Black Sea Biological Diversity. Ukrainian national report. Black Sea Environmental Series. V.7*. New York: United Nations Publications, 1998. P. 53–58. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні монографії).

60. Харченко Т.А., **Ляшенко А.В.**, Зорина-Сахарова Е.Е., Маковский В.В., Шалаева А.В., Воликов Ю.Н. Структурно-функциональные характеристики зооценозов разнотипных водоемов и водотоков (биоценотическое разнообразие, качество воды, самоочистительный потенциал) А. Украинская часть низовий Дуная. *Биоразнообразие и качество среды антропогенно измененных гидросистем Украины*. Киев: ИГБ НАН Украины, 2005. С. 104–140. (Участь у проведенні

натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні розділу монографії).

61. **Ляшенко А.В.** Макрозообентос. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод*. Київ: ЛОГОС, 2006. С. 101–118. (Участь у проведенні натурних досліджень, лабораторна обробка проб макробезхребетних, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні розділу монографії).

62. Sanzhak Yu. O., **Lyashenko A.V.**, Gontar V.I. First finding of freshwater bryozoans *Lophopodella carteri* Hyatt, 1866 in the Kylian delta of the Danube River. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2012. №3. P. 29–33. (Участь у проведенні натурних досліджень, аналіз та узагальнення матеріалів, участь у написанні статті).

Тези доповідей та матеріали конференцій:

63. Харченко Т.А., **Ляшенко А.В.**, Воліков Ю.М. Макрозообентос та межі екотонів. *Перший з'їзд гідроекологічного товариства України*: Тез. доп. I З'їзду гідроекол. тов. Укр. (Київ, 16 – 19 листопада 1993 р.). Київ, 1994. С. 132.

64. **Lyashenko A.V.** Die Wassegutecharakteristik der Linksuferigen Nebenflüsse der Donau im Territorium der Ukraine. *Ecology and water protection in the catchment area of the Danube*: Wissenschaftliche Kurzreferate 30 Arbeitstagung der IAD (Zuoz, 29.08.–02.09.1994). Schweiz, 1994. P. 385–389.

65. **Lyashenko A.V.**, Silayeva A.A. Macrozoobenthos of the Ukrainian Danube Delta and its Saprobological description. *River-landscape and water management*: Wissenschaftliche Referate Limnologische Berichte 31 Konferenz der IAD (Baja, 26.08.–30.08.1996). Hungary, Baja, 1996. P. 375–378.

66. **Lyashenko A.V.**, Kchartshenko T.A. Saprobological indication by macrozoobenthos of Ukrainian part of the Danube in the connection with changes in the velocity of river flow. *Effects of flow velocity on the Danube-biocenoses*: Wissenschaftliche Referate Limnologische Berichte 32 Konferenz der IAD (Viena, 1–6 sept. 1997), Wien: IAD, 1997. Band 1. P. 427–429.

67. Kchartshenko T. A., **Lyashenko A.V.**, Zorina E.E. Macrozoobenthos of the lower reaches of the Danube under conditions of diverse velocity regime of the river. *Effects of flow velocity on the Danube-biocenoses*: Wissenschaftliche Referate Limnologische Berichte 32 Konferenz der IAD (Viena, 1–6 sept. 1997). Wien: IAD, 1997. Band 1. P. 301–303.

68. **Ляшенко А.В.**, Воликов Ю.Н. Сапробиологическая характеристика озера-лимана Ялпуг по макрозообентосу. *Другий з'їзд гідроекологічного товариства України*: Тез. доп. II з'їзду гідроекол. тов. України. (Київ, 27–31 жовтня 1997 р.). Київ, 1997. Т. 1. С. 75–76.

69. **Lyashenko A.V.** Macrozoobenthos of the lower Danube's Ukrainian part. *Biodiversity as indicator of aquatic ecosystem quality and restoration*: Limnological Reports. Proceedings of the 34th Conference IAD (Tulcea, August 27–30, 2002). Tulcea, 2002. P. 309–316.

70. **Lyashenko A.V.** Saprobological water quality assessment of the lower Danube's Ukrainian part based on macroinvertebrates. *Biodiversity as indicator of aquatic ecosystem quality and restoration*: Limnological Reports. Proceedings of the 34th Conference IAD (Tulcea, August 27–30, 2002). Tulcea, 2002. P. 557–564.

71. Romanenko V.D., **Lyashenko A.V.** Biodiversity and succession in Ukrainian estuarine section of the Danube. *Biodiversity as indicator of aquatic ecosystem quality and restoration: Limnological Reports. Proceedings of the 34th Conference IAD* (Tulcea, August 27–30, 2002). Tulcea, 2002. P. 697–705.

72. **Lyashenko A.**, Korniyushin A. Malacofaunae of Ukrainian Danube. *XVIII krajowe seminarium malakologiczne: Pr. XVIII krajowe seminarium malakologiczne* (Szczecin–Lubin, 24–26 kwietnia 2002). Szczecin: Wyd. Uniwersytetu Szczecińskiego, 2002. P. 39.

73. **Ляшенко А.В.**, Харченко Т.А. Екологічні проблеми Кілійської дельти Дунаю. *Гідрометеорологія і охорона навколишнього середовища – 2002: Тез доп. Ювілейна міжнародна конференція, присвячена 70-річчю утворення Одеського держ. екол. ун-ту – Тез. доп. до Одеса 2002.* – с. 216–217.

74. **Ляшенко А.В.**, Синицина О.О., Волошкевич Е.В. Види-вселенці донних беспозвоночних в низов'ях Дунаю. *Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття: Мат. конф. до 80-річчя Канівського природного заповідника* (Канів, 9–11 вересня 2003 р.). Канів, 2003. С. 235–236.

75. **Lyashenko A.V.**, Sinitsyna O.O., Voloshkevich E.V. Malze – osiedlency dolnego Dunaju. *XIX Krajowe seminarium malakologiczne: Pr. XIX krajowe seminarium malakologiczne* (Slupsk, 22–24 wrzesnia 2003). Slupsk, 2003. P. 24.

76. **Lyashenko A.V.**, Sinitsyna O.O., Voloshkevich E.V. Alien species within Ukrainian lower Danube's reaches. *Scientific Concepts and Implementation of Sustainable Transboundary River Basin Management: Limnological Reports. Proceedings of the 35th Conference IAD* (Novi Sad, April 19–23, 2004). Novi Sad, 2004. P. 583–588.

77. **Ляшенко А.В.** Качество воды Сасыкского водохранилища. *Другий Міжнародний водний форум «АКВА Україна-2004»: Мат. наук.-практич. конф.*, (Київ, 21–23 вересня 2004 р.). Київ, 2004. – С. 120–122.

78. **Lyashenko A.**, Zorina-Sakharova K., Makovskiy V. Comparative evaluation of invertebrates macrofauna from Kyliya Danube delta. *50 Years International Association for Danube Research: Proceedings 36th International Conference of IAD* (Vienna. 05.09.–08.09.2006). Vienna, 2006. P. 255–259.

79. Afanasyev S., **Lyashenko A.** Development of standard procedures for ecological monitoring of Danube River Basin water bodies in Ukraine. *50 Years International Association for Danube Research: Proceedings 36th International Conference of IAD* (Vienna. 05.09.–08.09.2006). Vienna, 2006. P. 352–355.

80. Зоріна-Сахарова К.Є., **Ляшенко А.В.**, Маковський В.В. Оцінка рівня подібності між різними комплексами макрофауни безхребетних Кілійської дельти Дунаю. *Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований: Сб. трудов Междунар. научн. конф. (Херсон 24–27 июля 2006 г.).* Херсон, 2006. С. 60–64.

81. **Ляшенко А.В.**, Зорина-Сахарова Е.Е. Методические подходы экоиндикации состояния водных экосистем. *Мониторинг природных и техногенных сред: Мат. Всеукр. научн. конф. (Симферополь, 24–26 апреля 2008г.).* Симферополь: ДИАЙПИ, 2008. С. 187–189.

82. Маковський В.В., **Ляшенко А.В.** Порівняльна характеристика видового різноманіття макрозообентосу в водних об'єктах дельти Дунаю. *Мониторинг*

природных и техногенных сред: Мат. Всеукр. научн. конф. (Симферополь, 24–26 апреля 2008г.). Симферополь: ДИАЙПИ, 2008. С. 80–83.

83. Sandu C., **Lyashenko**^oA. Ecological impacts of dredging the Bystroe Channel. *Environmental Research and Mitigation of Water Pollution in Romania and in the Lower Danube Region*: International ESTROM Conference (Bucharest, 3–5 September 2008). Bucharest, 2008. P. 88.

84. Romanenko V., Afanasyev S., **Lyashenko** A. Hydroecological investigations of the Danube River in Ukraine, history, present time, trends. *The Danube River Basin in a Changing World*: Proceedings 37th International Conference of IAD (29.10. – 1.11. 2008 Chisinau). Chisinau, 2008 – P. 209–213.

85. Romanenko V., Afanasyev S., Burgess R., Ho K., **Lyashenko** A., Kipnis L., Konovets I., Terletskaaya A., Milyukin M. Assessment of sediment contamination, toxicity and benthic community composition in Ukrainian part of Danube delta. *The Danube River Basin in a Changing World*: Proceedings 37th International Conference of IAD (29.10. – 1.11. 2008 Chisinau). Chisinau, 2008 – P. 199–203.

86. **Lyashenko** A., Zorina-Sakharova K. Ecological characteristic of Danube delta water body objects. *The Danube River Basin in a Changing World*: Proceedings 37th International Conference of IAD (29.10. – 1.11. 2008 Chisinau). Chisinau, 2008 – P. 163–167.

87. Афанасьев С.А., Ляшенко А.В., Васенко А.Г. Биологический мониторинг дельты Дуная. *Екологічна безпека: проблеми і шляхи вирішення*: Зб. наук. ст. IV Міжнар. наук.-практ. конф. (Харків, 10–14 вересня, 2008 р.). Харків: Райдер, 2008. Т. 2. С. С. 112–117.

88. Sandu C., Bloesch J., **Lyashenko** A., Afanasyev S. Anthropogenic impact on aquatic ecosystems in the Danube river basin – lessons from the past. *Екологічна безпека: проблеми і шляхи вирішення*: Зб. наук. ст. IV Міжнар. наук.-практ. конф. (Харків, 10–14 вересня, 2008 р.). Харків: Райдер, 2008. Т. 2. С. 270–275.

89. Burgess R., Petrov A., Nevrova E., Sergeeva N., Revkov N., Grintsov V., **Lyashenko** A., Afanasiev S., Kipnis L., Konovets I., Terletskaaya A., Milyukin M., Povolotskii M., Ho K. Evaluating Causes of Ecological Impairments to the Benthos of Ukrainian Estuaries. *Protecting ecosystem health: facing the challenge of a globally changing environment. SETAC Europe: Abstract book 19th Annual Meeting* (Göteborg, 31 May – 4 June 2009). Göteborg. 2009. P. 267–268.

90. **Lyashenko** A., Zorina-Sakharova K., Makovckiy V., Sanzhak Y., Protsepova V. Actual state and fish production of Sasyk Reservoir . *Large River Basins – Danube meets Elbe. Challenges – Strategies – Solutions*: Book of Abstracts 38th IAD Conference (Dresden, Germany, 22–25 June 2010). Dresden, 2010. P. 83.

91. Romanenko V., **Lyashenko** A., Afanasyev S., Konovets I., Zorina-Sakharova K., Kipnis L., Burgess R. M., Ho K, T., Terletskaaya A., Milyukin M. Comparative assessment of the ecological state of sediments in the Ukrainian part of the Danube Delta, Dnipro and Boh Estuary. *Large River Basins – Danube meets Elbe. Challenges – Strategies – Solutions*: Book of Abstracts 38th IAD Conference (Dresden, Germany, 22–25 June 2010). Dresden, 2010. P. 103.

92. **Lyashenko** A., Zorina-Sakharova K., Makovckiy^oV., Sanzhak Y. The actual state of relict Pontic-Caspian invertebrate fauna of the Lower Danube within the area of

Ukraine. *Large River Basins – Danube meets Elbe. Challenges – Strategies – Solutions: Book of Abstracts 38th IAD Conference* (Dresden, Germany, 22–25 June 2010). Dresden, 2010. P. 125.

93. Ляшенко А.В., Зорина-Сахарова Е.Е., Санжак Ю.О., Маковский В.В. Инвазивные виды макробеспозвоночных авандельты Килийского рукава Дуная. *Перспективы, пути и методы решений*: Мат. III Международной конф. (Херсон, 17–19 мая 2012 г.). Херсон, 2012. С. 71–74.

94. **Liashenko A.**, Zorina-Sakharova K. Bioindication of water quality on macrofauna invertebrates within Kyliya Danube Delta. *Living Danube: Book of Abstracts 39th IAD Conference* (Szentendre, Hungary, 21–25 August 2012.). Szentendre: Göd/Vácrátót, 2012. P. 157–164.

95. **Liashenko A.**, Zorina-Sakharova K. Comparative description of the Lower Danube macrozoobenthos. *Living Danube: Book of Abstracts 39th IAD Conference* (Szentendre, Hungary, 21–25 August 2012.). Szentendre: Göd/Vácrátót, 2012. P. 203–210.

96. **Liashenko A.V.**, Zorina-Sakharova K.YE. Display of the contact zone edge effects in the Danube Delta. *Achievements in studies of marginal effect in water ecosystems and their practical significance: Book of abstracts International scientific conference, dedicated to 95th Anniversary of Academician of the NAS of Ukraine Yuvenaly Zaitsev* (Odessa, June 13–14 2019). Odessa, 2019. P. 36.

97. Sandu C., Hein T., Bloesch J., Cyfka B., **Lyashenko A.** Hidrology and limnology – key tools in river basin management. *On hydrological forecasting and hydrological bases of water management: Book of abstracts XXVIII Conference of the Danubian countries* (Kyiv, Ukraine, November 6–8, 2019). Київ, 2019. P. 53.

98. **Ляшенко А.В.**, Зоріна-Сахарова К.Є. Видове багатство бентосних безхребетних пониззя Дунаю в Україні та Румунії. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів*: Збірник мат. VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції (Київ, 6–8 листопада 2019). Київ, 2019. С. 57–60.

99. **Ляшенко А.В.**, Зоріна-Сахарова К.Є. Крайові ефекти в перехідних (контактних) зонах Кілійської дельти Дунаю. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів*: Збірник мат. VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції (Київ, 6–8 листопада 2019). Київ, 2019. С. 60–62.

100. Sandu C., Hein T., Bloesch J., Cyfka B., **Lyashenko A.** Гідробіологія та гідрологія – ключові інструменти управління річковими басейнами. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів*: Збірник мат. VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції (Київ, 6–8 листопада 2019). Київ, 2019. С. 301–303.

Подяки

Автор висловлює щирю вдячність науковому консультанту, член-кореспонденту, д.б.н., професору С.О.°Афанасьєву, д.б.н. головному науковому співробітнику В.І. Юришинцю, та к.б.н. К.Є.°Зоріній-Сахаровій за допомогу в проведенні досліджень, оформленні роботи та за всебічну підтримку.

Анотація

Ляшенко А.В. Бентосні безхребетні пониззя Дунаю. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.17 «Гідробиологія» (03 – Біологічні науки). – Інститут гідробиології НАН України, Київ, 2021.

В роботі встановлено закономірності формування таксономічного складу та кількісних характеристик бентосних безхребетних, досліджено основні типи сукцесій в дельті в різнотипних водних об'єктах пониззя Дунаю. Показано, що механізм виникнення крайового ефекту проходить через утворення на границях контактуючих угруповань нового сталого біотопу, у перехідній зоні створюються умови для існування специфічних видів, які відсутні в контактуючих угрупованнях.

Запропонована концепція формування біорізноманітності, структури та функціонування угруповань бентосних безхребетних дельти Дунаю, основними чинниками якої є 1) природне розташування дельти на перетині трьох зоогеографічних областей та в місці впадіння потужної слабкозарегульованої річки у внутрішнє, сильно опріснене і малоприпливне море, рефугіум фауни попередніх епох, завдяки чому в формуванні біорізноманіття приймають участь представники декількох фауністичних комплексів; 2) наявність повномасштабної та добре розвиненої гідрографічної мережі представленої широким спектром водних об'єктів поверхневих континентальних вод; 3) розмаїття ключових факторів довкілля та ширина діапазонів їх проявів, що сприяє високому біотопічному різноманіттю; 4) динамічність природних процесів дельти висунення, яка обумовлює просторово-часовий континуум екологічних сукцесій та повноту представленості їх стадій.

Ключові слова: бентосні безхребетні, пониззя Дунаю, структурні характеристики угруповань, сукцесія, крайовий ефект, біорізноманітність.

Аннотация

Ляшенко А.В. Бентосные беспозвоночные низовий Дуная. – Квалификационная научная работа на правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.17 «Гидробиология» (03 – Биологические науки). – Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, 2021.

В работе установлены закономерности формирования таксономического состава и количественных характеристик бентосных беспозвоночных, изучены основные типы сукцессий в дельте в разнотипных водных объектах низовий Дуная. Показано, что механизм возникновения краевого проходит через возникновения образования на границах контактирующих сообществ нового стабильного, в переходной зоне возникают условия пригодные для существования специфических видов, отсутствующих в контактирующих сообществах.

Предложена концепция формирования биоразнообразия, структуры и функционирования сообществ бентосных беспозвоночных дельты Дуная, основными факторами которой являются: 1) природное расположение дельты на пересечении трёх зоогеографических областей и в месте впадения мощной слабозарегулированной реки во внутреннее сильноопреснённое и малопривливное море, рефугиум фауны предшествующих эпох, вследствие чего в формировании биоразнообразия принимают участие представители нескольких фаунистических комплексов; 2) наличие полномасштабной и хорошо развитой гидрографической сети, представленной широким спектром водных объектов поверхностных континентальных вод; 3) разнообразие ключевых факторов окружающей среды и ширина диапазонов их проявления, что способствует высокому биотопическому разнообразию; 4) динамичность природных процессов дельты выдвигания, обуславливающая пространственно-временной континуум экологических сукцессий и полноту представленности их стадий.

Ключевые слова: бентосные беспозвоночные, низовья Дуная, структурные характеристики сообществ, сукцессия, краевой эффект, биоразнообразие.

Abstract

Liashenko A. Benthic invertebrates of the lower Danube. – Manuscript.

Thesis for the degree of Doctor of Biological Sciences in the specialty 03.00.17 «Hydrobiology» (03 – Biological Sciences). – Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine, Kyiv, 2021.

The regularities of taxonomic composition formation and quantitative characteristics of benthic invertebrates in different water bodies of the delta are established; the main types of successions in the delta, as well as interaction of communities at different levels of organization and manifestations of the edge effect are investigated. The complex concept of structure formation, benthic invertebrate communities evolution and interaction in the Danube delta is offered.

The analysis of the component composition and structure features of the benthic invertebrate biotopic components showed the possibility of its dualistic study: the competence to consider integrally as a whole community, and differentially, as independent individual components. The physiognomy of benthic invertebrates is primarily determined by the composition of Oligochaeta, Crustacea and larvae of Chironomidae; and for the phytophilous fauna by the composition of Insecta and Mollusca.

The benthic invertebrates of the Danube are characterized by high species and taxonomic richness. As a result of literature analysis for the period 1946 to 2018 and by own researches for the period 1982 to 2018 the general list of benthic invertebrates was created for the first time. The list includes 891 species of the lower reaches of the Danube in Ukraine and Romania with the modern names of species and their synonyms. 720 species were listed on the Ukrainian section and 510 - on the Romanian section. According to own collection in 2004–2018, the list of benthic invertebrate water bodies of the lower Danube in Ukraine and Romania numbered 488 species. The largest number of species, both in the delta as a whole and in its parts, is registered among Insecta, in particular the larvae of Chironomidae, as well as Oligochaeta and Gastropoda.

The structure of benthic invertebrates by origin was studied for the first time. It is shown that the aboriginal species of the delta should be considered representatives of the Ponto-Caspian fauna (12% of the total species composition) and the inhabitants of the Palearctic (72%) and Boreo-Atlantic (12%) regions. All other species belong to alien faunal complexes; their share does not exceed 2%. It was found that the location of the first findings vast majority was associated with the delta front edge - a zone of environmental stress, where there is a high dynamics of hydrochemical and hydrological processes and, as a result, competition and freeing of ecological niches is possible.

The successions of benthic invertebrate communities of the main types of delta water bodies are described for the first time. It is shown that the initial stages of succession are characterized by monodominant communities of invertebrates; the most diverse in composition are the average serial stages, developing in the process of strengthening the insulation of reservoirs at a sufficiently high level of water exchange. For the final (pre-climacteric and climacteric) stages with strong overgrowth and siltation, a certain simplification of the structure of assemblages is noted.

It is shown that the regular passage of succession in the water bodies of the delta occurs in the counteraction to the abiotic environment factors, which have a destructive effect on the biotope and, as a consequence, biological diversity; and under their catastrophic influences it is possible for the communities to return to the previous development stages – the emergence of the so-called reverse loop of succession.

For the first time, edge effects in transitional zones of different type water bodies contacting communities were studied at three hierarchical levels of their organization: communities of separate biotopes, hydrobiocenoses and ecosystems at different types of contacts between freshwater watercourses and freshwater and brackish reservoirs. It is established that the mechanism of the edge effect occurrence passes through the formation of a new sustainable biotope at the boundaries of the contacting communities. In the transition zone conditions are created for the existence of specific species that are absent in the contacting assemblages. The share of such species in benthic invertebrate communities was 8–40% of the total species richness. The ratio of the number of species in the transition zone to that in the contacting communities characterizes the strength of the manifestation of the edge effect.

The concept of biodiversity formation, structure and functioning of benthic invertebrate communities of the Danube Delta is proposed. The main factors of which are 1) the natural delta location at the intersection of three zoogeographical regions and the confluence of a powerful poorly regulated river into the inland, highly desalinated, low tide sea; refugium of previous epochs fauna, due to which species richness is formed by representatives of three zoogeographical regions; 2) the presence of a full-scale and well-developed hydrographic network, represented by a wide range of continental surface water bodies; 3) the diversity of key environmental factors and the ranges breadth of their manifestations, which leads to high biotope diversity; 4) the dynamics of natural processes of the extension delta, which determines the spatio-temporal continuum of ecological successions and the completeness of their stages representation.

Keywords: benthic invertebrates, lower reaches of the Danube, structural characteristics of communities, succession, edge effect, biodiversity.