

УДК 574.587(282.243.7)

**А.В. ЛЯШЕНКО**, д. б. н., с. н. с., пров. наук. спів.,  
Інститут гідробіології НАН України,  
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,  
e-mail: artemlyashenko@bigmir.net  
ORCID 0000-0003-0028-4974

**К.Є. ЗОРІНА-САХАРОВА**, к. б. н., ст. наук. спів.,  
Інститут гідробіології НАН України,  
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,  
e-mail: katerynazorinasakharova@gmail.com  
ORCID 0000-0001-6159-2642

## **ПРОЯВИ КРАЙОВОГО ЕФЕКТУ В УГРУПОВАННЯХ БЕНТОСНИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ ДЕЛЬТИ ДУНАЮ**

---

*Досліджено крайові ефекти в різноманітних угрупованнях бентосних безхребетних Кілійської дельти Дунаю на рівні окремих біотопів, гідробіоценозів та екосистем. Показано, що механізм виникнення КЕ проходить через утворення в перехідній зоні контактуючих угруповань нового сталого біотопу, відмінного за умовами існування від таких у контактуючих угрупованнях. Він стає доступним для існування додаткових (специфічних) видів, які відсутні в контактуючих угрупованнях. Запропонована оцінка прояву через співвідношення видового багатства перехідної зони до такого контактуючих угруповань.*

**Ключові слова:** крайовий ефект, видове багатство, бентосні безхребетні, дельта Дунаю.

Історія вивчення крайового ефекту (КЕ) нараховує майже сто років від перших робіт Отто Леопольда [35], який звернув увагу на необхідність урахування при обліках звірів у мисливських господарствах «ефекту узлісся», до сучасних досліджень, присвячених розкриттю механізмів виникнення цього явища [27, 30, 34, 42, 45, 46]. Вважається, що концепцію КЕ в екологію ввів Ю. Одум [12], який вбачав основними його проявами збільшення видового багатства (різноманіття) та щільності живих організмів на границях угруповань, тобто в деякій перехідній зоні, точні обриси якої визначити зазвичай доволі складно. Гідробіологічні дослідження присвячено переважно КЕ в зонах контакту прісних та солоних вод [22, 28, 33], сухопутних та водних біоценозів [1, 10, 16, 18, 19, 21, 25], а також в різних зонах контактів прісноводних об'єктів або морів [3, 5, 15, 26,

---

Ц и т у в а н н я: Ляшенко А.В., Зоріна-Сахарова К.Є. Прояви крайового ефекту в угрупованнях бентосних безхребетних дельти Дунаю. *Гідробіол. журн.* 2021. Т. 57. № 3. С. 21—39.

43]. Підсумовуючи, можна зазначити що на сьогодні загально визнаними є дві основні тези: перша — КЕ визначається як збільшення видового багатства (різноманіття), чисельності видів, продуктивності біотичних комплексів у відносно вузькій перехідній зоні між біотичними системами (угрупованнями, біоценозами тощо), а друга — виникнення КЕ не є обов'язковим.

Разом з цим, багато питань залишаються нез'ясованими, зокрема необхідність та достатність умов виникнення КЕ, рівень контактуючих систем, на якому спостерігається його прояв (популяції, угруповання, біоценози та екосистеми), кількісні критерії виникнення КЕ тощо. На їхнє з'ясування і спрямована ця робота.

Високе біотопічне різноманіття дельти Дунаю створює безліч різнотипних біологічних систем різного рівня організації, що контактують між собою, переходять одна в одну, утворюють прикордонні контактні зони тощо. Найвищим рівнем — рівнем контактуючих екосистем — є перехід річки в море, коли дельту розглядають як класичний екотон типу «річка — море» [23, 24, 33, 38, 41]. Другий рівень — в самій дельті, всередині екотону, де існує мережа різноманітних водойм та водотоків, які створюють сукупність перехідних зон на рівні гідробіоценозів (рукав — затока, рукав — озеро, ерик — затока, рукав — рукав, озеро — озеро, рукав — море і т. ін.) [38, 41]. Наступний рівень контактних зон ми визначаємо в межах одного водного об'єкта 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 їхні комбінації, наприклад взаємодія зообентосу заростей та чистоводдя, зоопланктону повітряно-водних рослин та занурених макрофітів тощо [38, 41]. Схематично ієрархія різнорівневих та різнотипних біологічних систем, що контактують, та перехідні зони поміж ними представлена на рисунку 1.

### Матеріал і методика досліджень

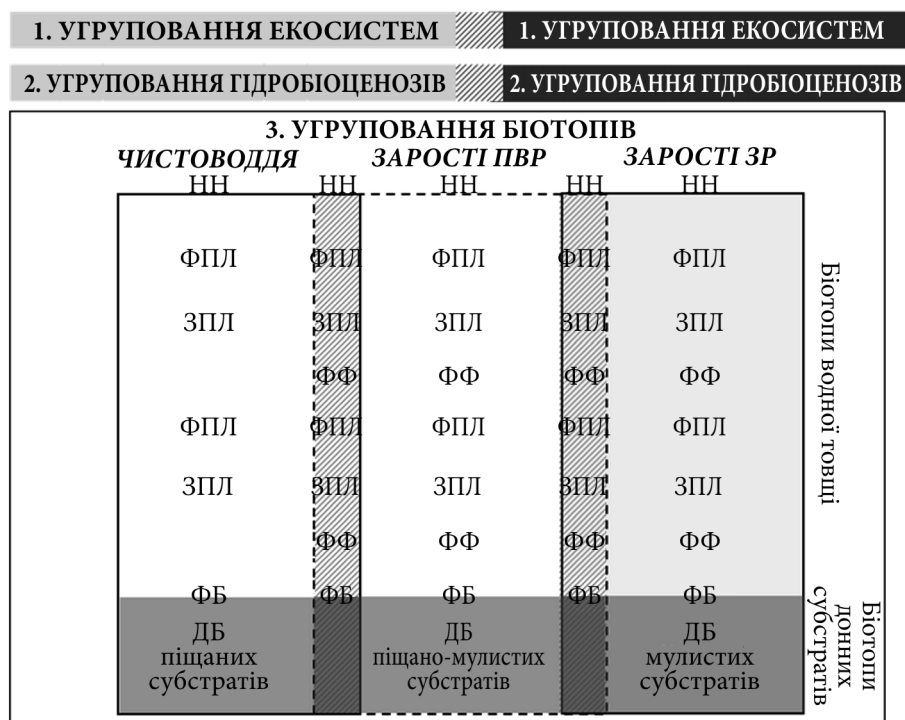
Наше розуміння рівнів та типів контактуючих систем на прикладі угруповань бентосних безхребетних (ББ) в дельті Дунаю наведено в таблиці 1. Дослідження КЕ проводили за динамікою видового багатства ББ в розумінні їх за [2] та окремо фауни фітофільних (ФФ) та донних (ДБ) безхребетних як складових ББ [37, 40].

Проби відбирали в контрастних біотопах.

I. На рівні біотопів у межах одного водного об'єкта досліджено угруповання безхребетних різнотипних монозаростей та зони їхнього змішування:

— рукава Білгородський: зарості *Sparganium erectum* L., 1753 (ПВР) — змішані зарості (ПВР+ЗР)<sup>1</sup> — зарості *Vallisneria spiralis* Linnaeus, 1753 (ЗР);

<sup>1</sup> Тут і в таблиці 2 жирним виділені перехідні (контактні) зони очікуваного КЕ.



**Рис. 1.** Схема контактів біологічних систем різного рівня організації в дельті Дунаю (штриховкою позначені перехідні ділянки екосистем, гідробіоценозів та угруповань): НН — нейстон; ФПЛ — фітопланктон; ЗПЛ — зоопланктон; ФФ — фітофільна фауна; ДБ — донні безхребетні

— затоки Бистрий Кут: зарості *Najas marina* Linnaeus, 1753 (ЗР) — змішані зарості (ЗР+РПЛ) — зарості *Trapa natans* L., 1753 (РПЛ).

II. На рівні гідробіоценозів, або їхніх частин (водних об'єктів) досліджено типові для дельти варіанти контактуючих угруповань безхребетних:

— прісноводного водотоку (рук. Білгородський) — **єрику** — солонуватоводної водойми (зат. Солоний Кут);

— прісноводного водотоку (передгірлова частина рук. Восточний)

— **єрику** — прісноводної водойми (оз. Ананькін Кут);

— прісноводних водотоків (витоків та серединних ділянок рукавів Бистрий і Восточний) — **їхніх гирлових ділянок** — їхнього передгірлового узмор'я (авандельти).

III. На рівні водних екосистем було досліджено угруповання безхребетних:

— верхньої частини дельти (верхів'я та серединні ділянки основних рукавів) — **переднього (морського) краю дельти** (гирлові ділянки рукавів та затоки) — передгірлового узмор'я (авандельти);

— нижньої частини Дунаю (від м. Дробета-Турну-Северин (Румунія) до м. Вилкове (Україна)) — *Кілійської дельти Дунаю* — північно-західного Причорномор'я.

Для дослідження зони контакту біотопів проби ФФ та ДБ відбирали влітку 2015 р., водотоку та різнотипних водойм — влітку 2015—2017 рр., для опису перехідних зон між рукавами і узмор'ям та зон контактів на екосистемному рівні використано результати багаторічних власних досліджень 2003—2018 рр. Загалом було проаналізовано більше 600 проб ББ. Також для аналізу зони контакту «річка — море» застосовували літературні свідоцтва щодо видового багатства ББ нижнього Дунаю [31, 32] та північно-західного Причорномор'я [17].

Проби ДБ відбирали стандартними гідробіологічними методами з використанням пробовідбірників (СДЧ-100, дночерпак Петерсена (мала модель), коробчатий пробовідбірник, гідробіологічний сачок, драга) [11]. Проби ФФ відбирали в заростях макрофітів різних екологічних типів [4, 6]. Видовий склад ББ визначали як загальний перелік видів ДБ та ФФ.

Приналежність виду до певного зоогеографічного комплексу встановлювали за літературними відомостями щодо його ареалу походження [7, 20, 29].

В екологічній структурі виділяли сім груп макробезхребетних по відношенню до течії (реобіонти, реофіли, реолімнофіли, лімнобіонти, лімнофіли, лімнореофіли, індіференти) та одинадцять — до солоності вод (гіпогалінні, гіпо-олігогалінні, гіпо-мезогалінні, гіпо-полігалінні, гіпо-еугалінні, оліго-мезогалінні, оліго-полігалінні, оліго-еугалінні, мезо-полігалінні, мезо-еугалінні, полі-еугалінні). Приналежність видів до певних екологічних груп встановлювали за базою даних розрахунку

Таблиця 1

**Типізація (рівні і типи) контактуючих угруповань ББ дельти Дунаю**

Рівні (ієрархія) контактуючих угруповань ББ	Типи контактуючих угруповань	Приклади проведених досліджень
I. Угруповання як біота певних біотопів (субстратів)	Біота субстрату 1 — перехідна зона — біота субстрату 2; біота чистоводдя — перехідна зона — біота заростей 1 — перехідна зона — біота заростей 2	ББ, ДБ та ФФ різних субстратів, наразі й різних типів макрофітів: повітряно-водних рослин (ПВР) — занурених рослин (ЗР); ЗР — рослин з плаваючим листям (РПЛ).
II. Угруповання як біота гідробіоценозів = населення водного об'єкту, або його частини	Водойма — перехідна зона — водотік; водойма — перехідна зона — водойма	ББ, ДБ та ФФ різнотипних водних об'єктів
III. Угруповання як біота екосистем = сукупності гідробіоценозів	Річка — дельта — море; дельта — передній край дельти — узмор'я; річка — плавні — суходіл	ББ нижнього Дунаю — Кілійської дельти — північно-західного Причорномор'я

біотичних індексів *ASTERICS* 4.04 [44] та за літературними свідченнями щодо їхніх ареалів.

### Результати досліджень

Загальні характеристики видового складу макробезхребетних на різних рівнях контактуючих угруповань наведено в таблиці 2.

**I.** В прибережній зоні рук. Білгородський від берегової лінії до глибини 0,5—0,7 м ПВР формує полосу рослинності шириною 1,0—1,5 м, перед якою розташовані плями ЗР. Їхні кромки перетинаються та утворюють ділянки змішаних заростей (ПВР+ЗР) з приблизно однаковим співвідношенням макрофітів обох типів. На ділянках ПВР+ЗР спостерігається збільшення видового багатства ФФ, що зумовлено максимальною присутністю тут *Mollusca* та *Insecta* (див. табл. 2). У донних угрупованнях видове багатство окремих груп організмів та загалом ДБ в перехідній зоні виявилось меншим, ніж у контактуючих угрупованнях. Для ББ кількість видів у перехідній зоні (ПВР+ЗР) дорівнює такій в ЗР (див. табл. 2), як і для ФФ, максимальні значення видового багатства визначають *Mollusca* та *Insecta*.

**I.** В мілководній зат. Бистрий Кут зарості ЗР та РПЛ утворюють як окремі плями, так і ділянки зі змішаним складом рослинності. На цих ділянках видове багатство ФФ та ДБ, а також ББ загалом вище, ніж в монозаростях. По окремих групах безхребетних в перехідній зоні спостерігається збільшення кількості видів молюсків ФФ та комах в усіх трьох угрупованнях (див. табл. 2).

**II.** Рук. Білгородській у своїй нижній (прикінцевій частині) розгалужується на два невеликі ерики, один з яких впадає в зат. Солоний Кут. Цей ерик (перехідна зона) характеризується більш різноманітною рослинністю, ніж рукав та затока, особливо безпосередньо у місці переходу — зоні зміни лотичних умов на лентичні та гідрохімічного режиму. Видове багатство ФФ в перехідній зоні найбільше за рахунок максимальної представленості ракоподібних та комах як порівняно з рукавом, так і з затокою (див. табл. 2). Видове багатство ДБ поступово зменшується від рукава до затоки за рахунок скорочення списку *Annelida* та *Insecta*, тоді як кількість видів ракоподібних, навпаки, збільшується. Для ББ видове багатство в ерику та рукаві однакове — вдвічі більше ніж у затоці, до того ж визначається наявністю лише самих комах, для інших таксонів, навпаки, — менше ніж у рукаві та затоці.

**II.** В нижній частині рук. Восточний з'єднується з прісноводним оз. Ананькін Кут протокою (єриком), яка характеризується різноманітною рослинністю та суттєвою зміною режиму течії (при водопілілі або нагонах з моря наповнюється водою з рукава, а в межінь — водами з озера) [41]. Видове багатство всіх угруповань в ерику вище ніж в рукаві та озері: тут зареєстровано найбільшу кількість фітофільних та бентосних комах, фітофільних молюсків та донних *Annelida* (див. табл. 2).

**II.** Ще одним яскравим прикладом перехідної зони другого рівня є місця впадіння рукавів в море, де перехідною зоною виступають саме гир-

Таблиця 2

## Динаміка таксономічної структури контактуючих угруповань: прояв КЕ

Рівні кон- тактуючих угруповань	Угруповання	Варіанти контактуючих угруповань	Кількість видів					Інші	Загалом
			Mollusca	Annelida	Crustacea	Insecta	Інші		
I	ФФ	ПВР	4	1	3	7	—	15	
		<b>ПВР+ЗР</b>	<b>10</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>12</b>	<b>1</b>	<b>33</b>	
	ДБ	ЗР	7	8	4	9	1	29	
		ПВР	2	5	1	8	—	16	
	ББ	<b>ПВР+ЗР</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>—</b>	<b>9</b>	
		ЗР	5	3	3	5	—	16	
		ПВР	5	6	3	13	—	27	
		<b>ПВР+ЗР</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>3</b>	<b>13</b>	<b>1</b>	<b>36</b>	
	ФФ	ЗР	8	8	7	12	1	36	
		ЗР	3	4	—	10	1	18	
		<b>ЗР+РПЛ</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>—</b>	<b>18</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	
		РПЛ	3	3	—	13	—	19	
ДБ	ЗР	2	3	—	5	1	11		
	<b>ЗР+РПЛ</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>—</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>14</b>		
ББ	РПЛ	—	1	—	2	1	4		
	ЗР	4	7	—	13	2	26		

Продовження табл. 2

Рівні кон- тактуючих угруповань	Угрупо- вання	Варіанти контактуючих угруповань	Кількість видів					Інші	Загалом
			Mollusca	Annelida	Crustacea	Insecta	—		
II	ФФ	ЗР+РПЛ	4	4	—	24	2	34	
		РПЛ	3	4	—	15	1	23	
		Рукав	11	11	6	18	1	47	
		Єрик	5	11	7	27	1	51	
		Сол. затока	—	4	5	5	3	17	
		Рукав	5	12	5	17	—	39	
		Єрик	2	11	6	13	—	32	
		Сол. затока	3	8	11	4	1	27	
		Рукав	11	18	8	29	1	67	
		Єрик	6	18	10	32	1	67	
		Сол. затока	3	9	10	6	3	31	
		Рукав	12	13	7	35	2	69	
		Єрик	13	10	7	41	3	74	
		Озеро	6	13	4	38	2	63	
		Рукав	6	17	7	32	1	63	
		Єрик	6	21	3	34	—	64	

Продовження табл. 2

Рівні кон- тактуючих утруп- вань	Утруп- вання	Варіанти контактуючих утруповань	Кількість видів					Інші	Загалом
			Mollusca	Annelida	Crustacea	Insecta			
		Озеро	—	13	3	21	1	38	
	ББ	Рукав	14	24	10	52	3	103	
		<b>Єрик</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>7</b>	<b>58</b>	<b>3</b>	<b>107</b>	
		Озеро	6	18	4	47	3	78	
	ФФ	Виток рук. Бистрий	14	17	14	31	2	78	
		<b>Гирло рук. Бистрий</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>18</b>	<b>38</b>	<b>1</b>	<b>85</b>	
		Узмор'я	1	6	6	8	—	21	
	ДБ	Виток рук. Бистрий	10	16	13	18	2	59	
		<b>Гирло рук. Бистрий</b>	<b>16</b>	<b>22</b>	<b>26</b>	<b>24</b>	<b>4</b>	<b>92</b>	
		Узмор'я	5	18	23	18	4	68	
	ББ	Виток рук. Бистрий	18	33	21	47	5	124	
		<b>Гирло рук. Бистрий</b>	<b>23</b>	<b>36</b>	<b>33</b>	<b>59</b>	<b>6</b>	<b>157</b>	
		Узмор'я	6	21	26	23	4	80	
	ФФ	Виток рук. Восточний	18	17	14	56	4	109	
		<b>Гирло рук. Восточний</b>	<b>27</b>	<b>24</b>	<b>17</b>	<b>51</b>	<b>6</b>	<b>125</b>	
		Узмор'я	1	6	6	8	—	21	



Продовження табл. 2

Рівні кон- такуючих угруповань	Угрупо- вання	Варіанти контактуючих угруповань	Кількість видів					Інші	Загалом
			Mollusca	Annelida	Crustacea	Insecta	—		
ДБ		Виток рук. Восточний	13	14	15	19	—	61	
		<b>Гирло рук. Восточний</b>	<b>24</b>	<b>24</b>	<b>22</b>	<b>51</b>	<b>4</b>	<b>125</b>	
ББ		Узмор'я	5	18	23	18	4	68	
		Виток рук. Восточний	23	31	20	76	6	156	
ІІІ	ББ	<b>Гирло рук. Восточний</b>	<b>39</b>	<b>45</b>	<b>28</b>	<b>97</b>	<b>11</b>	<b>220</b>	
		Узмор'я	6	21	26	23	4	80	
ББ		Верхні та середні ділянки дельти	38	55	30	114	10	247	
		Передній край дельти	60	64	61	189	19	393	
ББ		Узмор'я	6	22	30	23	4	85	
		Нижній Дунай	39	60	34	115	18	266	
		<b>Кілійська дельта Дунаю</b>	<b>64</b>	<b>74</b>	<b>67</b>	<b>206</b>	<b>20</b>	<b>431</b>	
		Північно-західне Причорномор'я	68	94	100	3	38	303	

лові ділянки рукавів. На відміну від витоків, гирла рукавів характеризуються суттєвим послабленням течії та значними площами мілководдя, багатого водною рослинністю. Цій перехідній зоні властива різка зміна гідрохімічного режиму, зокрема мінералізації вод: від прісних гіпогалінних в рукавах до  $\alpha$ -мезогалінних — в акваторіях передгирлового узмор'я (авандельти). До того ж, якщо у витоках рукавів прибережні ділянки представлені переважно сірими мулами, то в нижніх їхніх частинах донні біотопи більш різноманітні (пісок, замулений пісок, мул). Таким чином, відмінність гідробіоценозів рукавів та узмор'я не викликає сумнівів, а гирлова ділянка є зрозумілою перехідною зоною поміж ними, з чіткими, хоча й динамічними, межами. Для ДБ та ББ в гирлових ділянках рукавів Бистрий та Восточний зареєстровано максимуми видового багатства всіх таксономічних груп (див. табл. 2). Для ФФ безхребетних рук. Восточний зареєстровано зниження кількості видів комах від витoku до узмор'я, а для рук. Бистрий — для Annelida, що в цілому не впливає на динаміку загальної кількості видів, яка на обох гирлових ділянках має максимальні показники.

III. На третьому, найвищому за нашою класифікацією, рівні організації нами досліджено два приклади контактів. У першому ми розглядаємо Кілійську дельту як самостійну екосистему, а в другому — як перехідну зону між пониззям річки та морем (його північно-західною частиною). Дослідження багатства ББ нижнього Дунаю (від Джердапської греблі до м. Вилкове) загальною протяжністю близько 931 км та північно-західної частини Чорного моря (від п-ова Тарханкут до о. Зміїний) представлені в останні роки досить повно [17, 31, 32]. Узагальнені результати наших багаторічних спостережень [8, 9] надають можливість вибрати цілком порівнянний матеріал; разом з тим наявні матеріали не завжди дозволяють виділяти окремі складові комплексу, тому аналіз проведено нами за узагальненою кількістю видів усього угруповання (за ББ).

Дельту Кілійського рукава нижче м. Вилкове умовно можна розділити на три ділянки. Перша — відносно однорідна, представлена слабо зарослими, прісноводними, переважно глибоководними верхніми та середніми частинами рукавів. Друга — біотопічно найбільш різноманітна, являє собою морський край дельти, який включає гирла рукавів, пригирлові озера та затоки, водні об'єкти перехідної зони річки й моря, з різною солоністю та гідрологічним режимом, різним заростанням макрофітами. Третя — морські прибережні акваторії, з доволі динамічним гідролого-гідрохімічним режимом та солоністю, що наближена до морської. КЕ, як збільшення видового багатства ББ на ділянці морського краю дельти, простежується досить чітко: відбувається збільшення видового багатства всіх таксономічних груп безхребетних (табл. 2). Аналогічні результати було отримано й раніше [33].

Останній приклад: Кілійська дельта Дунаю як класичний екотон типу «річка — море» [23, 33, 38, 39]. Загалом видове багатство ББ річкової частини, дельти та моря становило 763 види. Порівняно з річковою та морською ділянками кількість видів у дельті Кілійського рукава в 1,6 та 1,4 раза

більша, що зумовлено розмаїттям як комах, так і молюсків, червів та ракоподібних (див. табл. 2). Морські акваторії значно відрізняються від обох прісноводних ділянок майже повною відсутністю комах, багатством ракоподібних та молюсків, наявністю таких морських безхребетних, як голотурії, коралові поліпи, немуртини та інші. Це підтверджує й аналіз спільних видів: для річки і дельти їх 190, для дельти і моря — 48, а для річки і моря — всього 13.

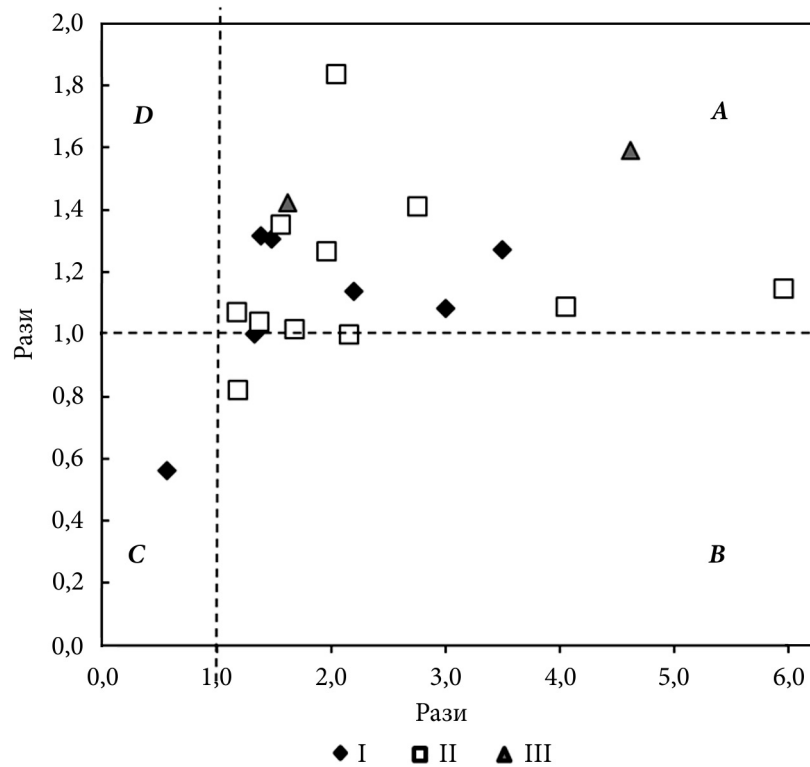
### Обговорення результатів досліджень

Всього нами розглянуто 20 прикладів контактуючих угруповань на трьох ієрархічних рівнях їхнього існування: окремих біотопів, гідробіоценозів та екосистем (див. табл. 1). У 16 випадках (80 %) у перехідній зоні зареєстровано КЕ, який проявився у збільшенні видового багатства угруповань безхребетних.

Випадків відсутності КЕ два: на I рівні — в угрупованнях заростей і на II — в системі рукав — ерик — солонувата затока. В обох випадках для донних безхребетних у перехідній зоні збільшення видового багатства зафіксовано не було, а відсутність КЕ для всього угруповання ББ, на наш погляд, є наслідком його відсутності в угрупованнях ДБ.

У угрупованнях ФФ безхребетних КЕ було зафіксовано в усіх випадках. Відсутність КЕ (в першу чергу, в угрупованнях ДБ) може бути зумовлена методичними труднощами визначення границь різних угруповань та перехідних зон поміж ними [41]: границі угруповань ФФ безхребетних визначати значно легше, ніж ДБ, завдяки їхній локалізації на помітних макрооб'єктах (вищій водній рослинності). Загалом ми вважаємо, що КЕ виникав в усіх випадках, але декілька разів ми не змогли зареєструвати.

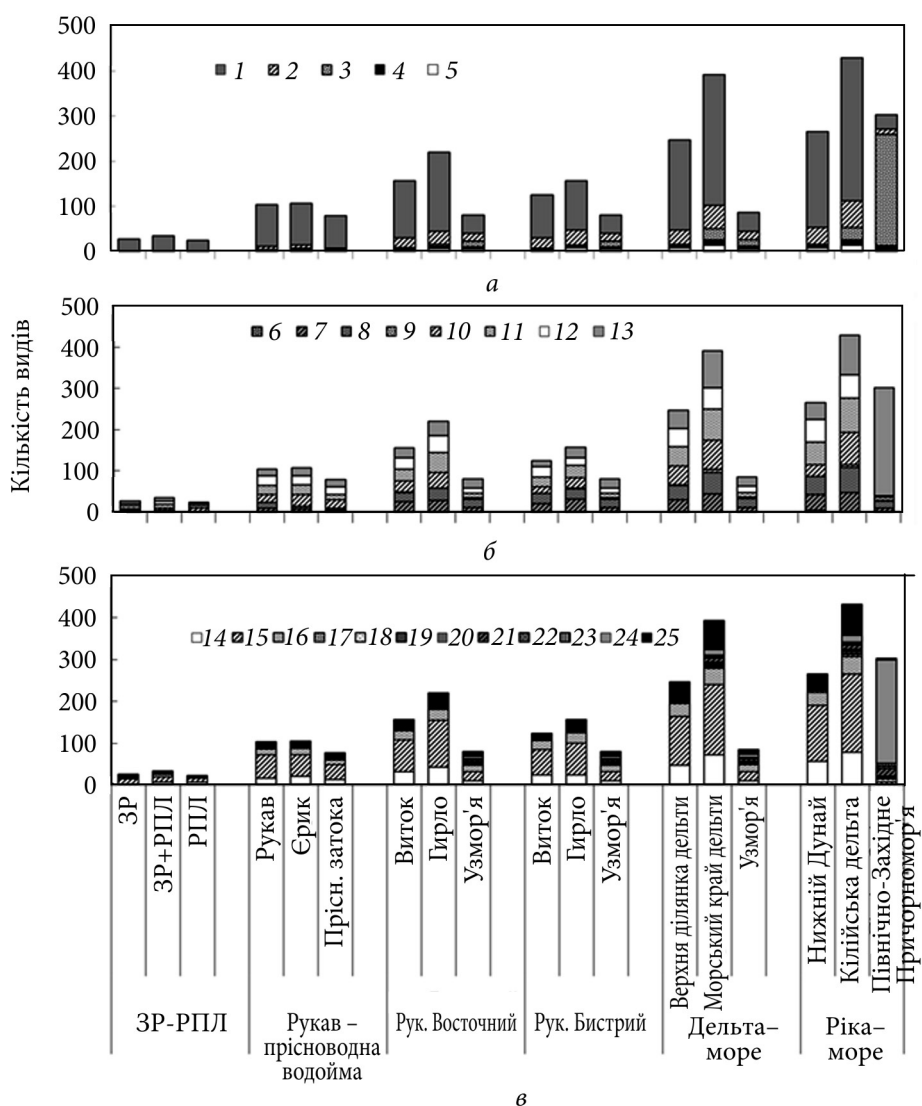
На рисунку 2 представлено спробу кількісного визначення величини прояву КЕ, яку ми оцінюємо через співвідношення кількості видів перехідної зони до такого в угрупованнях, що контактують. Точки на графіку — це приклади проведених досліджень відповідно табл. 2. У кожному прикладі маємо два результати, два значення, які 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 у двомірній системі координат. Штрихпунктирні лінії, які йдуть від позначки 1, відповідають випадкам, коли видове багатство перехідної зони дорівнює такому в одному з угруповань, точка їхнього перетину — в обох; вони ж розділяють всю площину на чотири зони: **A** — це поле безумовного КЕ, коли видове багатство в перехідній зоні більше за таке в обох угрупованнях; **B, D** — поля, де розташовано випадки, коли перевищення видового багатства зафіксовано лише по відношенню до одного з контактуючих угруповань; **C** — поле відповідає варіантам, коли видове багатство перехідної зони нижче за таке в обох контактуючих угрупованнях. Чим далі точка від штрихпунктирних ліній в полі **A**, тим більше перевищення, тим сильніший прояв КЕ.



**Рис. 2.** Крайовий ефект як співвідношення видового багатства перехідної зони до такого в контактуючих угрупованнях: I—III — рівні контактуючих угруповань; A, B, C, D — пояснення див. у тексті

За нашими результатами (діапазон змін — від 0,56 до 5,95 раза) лише в одному випадку видове багатство в обох контактуючих угрупованнях було вищим, ніж у перехідній зоні. У всіх інших випадках має місце перевищення кількості видів перехідної зони по відношенню до хоча б одного з контактуючих угруповань, у п'яти випадках перевищення незначні, точки розташовано поблизу штрих-пунктирних ліній. Переважна більшість точок, розташована у верхньому правому прямокутнику, показує перевищення цього показника у кілька разів і свідчить про визначений КЕ.

Різноманітність досліджених біотопів (див. табл. 1) дозволяє простежити зміни екологічної структури в контактуючих угрупованнях та перехідній зоні поміж ними. Зокрема, на рисунку 3 представлено екологічну структуру ББ за походженням видів та по їхньому відношенню до течії й солоності. В усіх наведених прикладах маємо КЕ різної величини, а також постійне змішування видів несхожої екологічної структури в перехідній зоні та проникнення видів в нехарактерні для них середовища, зокрема, лімнофільних — в річкові ділянки і навпаки, реофільних — в озерні та лиманні, прісноводних — в солонуватоводні акваторії тощо.



**Рис. 3.** Структура ББ у варіантах контактів з наявним крайовим ефектом: *а* — за походженням (1 — палеарктичні види; 2 — понто-каспійські види; 3 — борео-атлантичні види; 4 — види-чужинці; 5 — інші (не визначені до виду форми та види з сумнівним походженням)); *б* — по відношенню до течії (6 — реобіонти; 7 — реофіли; 8 — реолімнофіли; 9 — лімнобіонти; 10 — лімнофіли; 11 — лімнореофіли; 12 — індіференти; 13 — інші (морські форми та організми не визначені до виду)); *в* — по відношенню до солоності (14 — гіпогалінні; 15 — гіпо-олігогалінні; 16 — гіпо-мезогалінні; 17 — гіпо-полігалінні; 18 — гіпо-еугалінні; 19 — оліго-мезогалінні; 20 — оліго-полігалінні; 21 — оліго-еугалінні; 22 — мезо-полігалінні; 23 — мезо-еугалінні; 24 — полі-еугалінні; 25 — не визначенні до виду таксони)

Крім того, в усіх випадках виникнення КЕ завжди було зафіксовано певну кількість видів безхребетних, присутніх тільки в перехідній зоні. Зауважимо, що в масштабах всієї дельти, здебільшого це звичайні, широкі

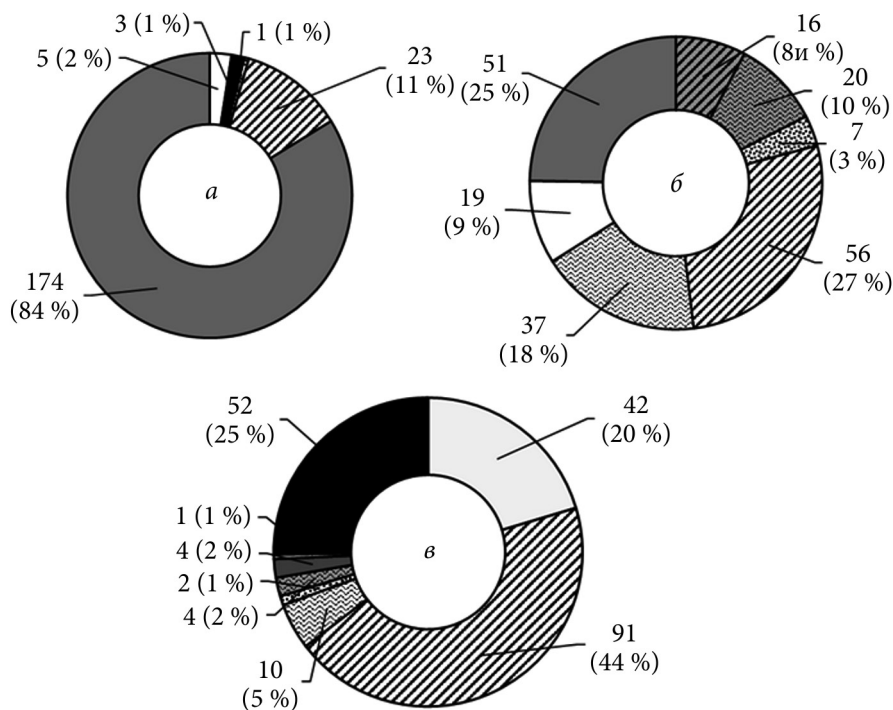
ко розповсюджені види, але в наших прикладах присутні тільки в перехідній зоні та відсутні в тих контактуючих угрупованнях, які цю зону формують. Наявність саме таких, присутніх тільки в перехідній зоні, видів сприяє виникненню КЕ та підвищує його значення.

Загалом кількість специфічних видів в перехідних зонах різних рівнів та при різних варіантах контактів угруповань змінювалась в доволі широкіх межах: від 8 до 43 (24—49 % від кількості видів у перехідній зоні) — для ФФ, від 2 до 66 (22—53 %) — для ДБ та від 8 до 206 (22—48 %) — для ББ. Тобто угруповання перехідних зон завжди містили значну кількість видів, відсутніх в угрупованнях, що контактують. Залежності між рівнем і типом контактів та кількістю специфічних видів нами не встановлено, найбільшу їхню частку було зареєстровано як для ДБ I рівня (57 % від загального видового багатства), так і для ББ III-го (48 %). Мінімальну частку було зафіксовано на першому рівні для угруповань ДБ та ББ.

Майже половина видів ББ Кілійської дельти (III рівень, екотон річка — море) є специфічними, такими, що зареєстровані нами тільки в її акваторіях. Найбільша кількість з них належить комахам (66 %) та молюскам (12 %). Зважаючи на зоогеографічні особливості дельти Дунаю як рефугіуму понто-каспійської фауни, очікуваною могла б бути приналежність більшості специфічних видів до цієї групи, але проведений аналіз показав (рис. 4, а), що ці безхребетні займають друге місце (11 %), після представників палеарктичної фауни (84 %), яка домінує і на річковій ділянці, і безпосередньо в дельті (рис. 3, а). Тобто, зоогеографічне походження видів не є ключовим фактором формування комплексу специфічних безхребетних дельти Дунаю.

Значущими для їхньої появи в Кілійській дельті, яка відрізняється, з одного боку, розгалуженою гідрографічною системою різнотипних водних об'єктів, а з іншого — прикордонним положенням між прісноводною річкою та солоним морем, можуть бути перехідні зони змін течії та солоності. В місцях їхнього постійного існування створюються специфічні умови, відмінні від таких в контактуючих біотопах та придатні для проживання гідробіонтів з інших угруповань.

На рисунку 4 (б) представлено результати аналізу екологічної структури специфічних видів по відношенню до швидкості течії, тобто розподіл від рео- до лімnobіонтів. В нижньому Дунаї представлені види різного ступеня реофільності, частка лімnobільних видів — незначна (див. рис. 3, б). В північно-західному Причорномор'ї ББ представлені морським комплексом, який важко класифікувати по відношенню до течії, і незначною кількістю евригалінних видів (ракоподібні, поліхети) різного ступеня реофільності та лімnobільності. В самій дельті частка лімnobільних видів зростає, реофільних — зменшується. Лише в дельті мешкають види-лімnobіонти (деякі личинки бабок, жуків, червоногих молюсків). Також в найбільш солоних акваторіях дельти постійно зустрічаються типові морські форми. Специфічні для дельти Дунаю види ББ представлені переважно лімnobіонтами, лімnobілами та лімнореофілами, меншу частку складають реофільні види (див. рис. 4, б).



**Рис. 4.** Структура специфічних видів ББ Кілійської дельти Дунаю: а — за походженням; б — по відношенню до течії; в — по відношенню до солоності (позначення — як на рис. 3)

В річковій частині нижнього Дунаю переважають гіпо-олігогалінні та гіпогалінні види, а евригалінні — присутні в незначній кількості (рис. 3, в). Морський бентос переважно складається з полі-еугалінних видів, також в ньому присутні солонуватоводні та у незначній кількості — евригалінні безхребетні. Прісноводні види зустрічаються і в бентосі північно-західного Причорномор'я, вони представлені переважно ракоподібними (мізидами та гаммаридами), які, ймовірно, виносяться з водами Дунаю [36]. В Кілійській дельті, як і прилеглих ділянках моря, присутні всі групи безхребетних за солоністю. Однак, на відміну від моря, тут, як і в Дунаї, переважають прісноводні види (гіпо- та гіпо-олігогалінні). Специфічна фауна дельти також складається переважно з гіпогалінних та гіпо-олігогалінних видів, частка евригалінних прісноводних видів складає лише 6 % (рис. 4, в). Можна стверджувати, що специфічні для дельти Дунаю ББ є переважно лімnofільними гіпо-олігогалінними видами палеарктичної фауни.

## Висновки

Проведені дослідження дозволяють стверджувати, що в Кілійській дельті Дунаю спостерігаються крайові ефекти, виражені у збільшенні видового багатства в перехідних зонах угруповань різних типів та рівнів організації. КЕ зафіксовано як для угруповань ББ загалом, так і для їхніх складових (ФФ та ДБ), на трьох ієрархічних рівнях організації безхребетних: угруповань окремих біотопів, гідробіоценозів та екосистем при різних варіантах контактів прісноводних водотоків та прісноводних і солонуватоводних водойм.

На нашу думку, виникнення крайового ефекту — явище закономірне, його відсутність може бути як об'єктивною [12, 13], так і суб'єктивною, внаслідок застосування неадекватних методичних підходів відбору матеріалів і визначення границь контактуючих угруповань та перехідної зони поміж ними [14, 39, 41]. Адекватний відбір матеріалів вимагає врахування масштабності об'єктів: дослідження угруповань різних рівнів ієрархії потребують різних прийомів відбору матеріалів.

Механізм виникнення КЕ проходить через утворення на границях контактуючих угруповань нового сталого біотопу, відмінного за умовами існування від таких на ділянках, що контактують. 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 КЕ. Крім того, в перехідній зоні присутні й види з контактуючих систем, як ті, що непристосовані для існування в умовах перехідної зони (випадкові), 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 КЕ, який можливо розглядати через співвідношення видового багатства перехідної зони до такого в контактуючих угрупованнях.

Загальний КЕ дельти Дунаю як типового екотону «річка — море» забезпечується всією ієрархією угруповань та зон їхньої взаємодії, різноманіттям сталих біотопів перехідних зон, що гарантують можливість існування не тільки видів з контактуючих систем, а й специфічних для зони перетину видів, сумою окремих КЕ, що виникають за взаємодії угруповань різних типів та рівнів організації.

### Список використаної літератури

1. Астахов М.В. Краевой эффект лососевой речки. *Проблемы изучения краевых структур биоценозов* : материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Саратов, 8—9 окт., 2008). Саратов, 2008. С. 14—18.



2. Водна Рамкова Директива ЄС 2000/60/ЄС. Основні терміни та їх визначення / EU Water Framework Directive 2000/60/EC. Definitions of Main Terms. Київ, 2006. 240 с.
3. Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. Ярославль : Филлигрань, 2015. 466 с.
4. Зимбалевская Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1985. 202 с.
5. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Номоконова В.И. Особенности структурной организации донных сообществ устьевых участков соленых рек бассейна оз. Эльтон. *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2014. Т. 16. № 5. С. 270—275.
6. Зорина-Сахарова Е.Е. Фитофильная фауна урбанизированных водоемов. *Биоразнообразие и качество среды антропогенно измененных гидроэкосистем Украины*. Киев : Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2005. С. 157—165.
7. Лопатин И.К. Зоогеография. Минск : Вышэйш. шк., 1989. 318 с.
8. Ляшенко А.В., Зорина-Сахарова К.Є. Видове багатство бентосних безхребетних пониззя Дунаю в Україні та Румунії. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів: зб. матеріалів VIII з'їзду Гідроекол. тов-ва України, присвяченого 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції* (Київ, 6—8 листоп., 2019). Київ, 2019. С. 57—60.
9. Ляшенко А.В., Зорина-Сахарова К.Є. Видове багатство макрофауни бентосних безхребетних пониззя Дунаю в Україні та Румунії. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56. № 4. С. 3—20.
10. Малышева Е.А., Мазей Ю.А., Ермохин М.В. Структурирование сообществ раковинных амёб в разных типах граничных структур в контактной зоне «вода — суша». *Поволж. экол. журн.* 2011. № 4. С. 455—468.
11. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ : Логос, 2006. 408 с.
12. Одум Ю. Основы экологии. Москва : Мир, 1975. 745 с.
13. Одум Ю. Экология. Москва : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
14. Остроумов С.А. Концепции экологии «экосистема», «биогеоценоз», «границы экосистем»: поиск новых определений. *Вестн. Моск. ун-та*. 2003. Сер. 16. Биология. № 3. С. 43—50.
15. Прокин А.А., Цветков А.И. Макрозообентос узлов слияния рек. *Поволж. экол. журн.* 2013. № 2. С. 200—216.
16. Сажнев А.С. Эколого-фаунистическая характеристика жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) переходной зоны «вода-суша» некоторых водоемов Саратовского правобережья Волги. *Тр. Рус. энтомол. об-ва*. 2014. Т. 85, № 2. С. 53—62.
17. Северо-западная часть Черного моря: Биология и экология. Київ, 2006. 700 с.
18. Соловьева В.В. Динамика флоры и растительности экотонов речных водохранилищ. *Вестн. СамГУ. Естественнонауч. серия*. 2008. № 2 (61). С. 324—338.
19. Сон М.О., Кошелев А.В., Кудренко С.А. Особенности колонизации и обитания морских и солоноватоводных беспозвоночных в биотопах контура «малый водоток — море». *Мор. экол. журн.* 2010. Т. IX. № 3. С. 78—82.
20. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Ленинград : Наука, 1970. 372 с.
21. Хаецкий Г.С. Водно-болотні антропогенні ландшафти Придністер'я як перехідні екотони. *Наук. вісн Чернівецьк. ун-ту. Географія*. 2012. № 612—613. С. 177—179.
22. Харченко Т.А. Концепция экотонов в гидробиологии. *Гидробиол. журн.* 1991. Т. 27. № 4. С. 3—9.
23. Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Воликов Ю.М. Макрозообентос та межі екотонів. *І з'їзд гідроекол. тов-ва України*. Київ : Молодь, 1994. С. 132.

24. Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Воликов Ю.Н. и др. Украинская часть низовьев Дуная. *Биоразнообразие и качество среды антропогенно измененных экосистем Украины*. Киев : Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2005. С. 104—140.
25. Шаповалова И.Б. Структурно-функциональная организация экосистем побережий островов в средней части Волгоградского водохранилища. *Аридные экосистемы*. 2009. Т. 15. № 3 (39). С. 13—25.
26. Экологическая биогеография контактных зон моря. Киев : Наук. думка, 1968. 160 с.
27. Cadenasso M.L., Pickett S.T.A., Weathers K.C., Jones C.G. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*. 2003. Vol. 53. P. 750—758.
28. Costanza R., Kemp M.W., Boynton W.R. Predictability, Scale, and Biodiversity in Coastal and Estuarine Ecosystems: Implications for Management. *AMBIO*. 1993. N 2—3. P. 88—96.
29. De Lattin G. Grundriss der Zoogeographie. Jena: Gustav Fisher Verlag, 1967. 602 s.
30. Fletcher R.J., Koford R.R. Spatial responses of bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) near different types of edges in northern Iowa. *Auk*. 2003. Vol. 120. P. 799—810.
31. Joint Danube Survey. Technical report of the International commission for the protection of the Danube River. ICPDR. 2002. <http://www.icpdr.org>
32. Joint Danube Survey 2. Final scientific report. ICPDR. 2008. <http://www.danube-survey.org>
33. Kharchenko T.A., Lyashenko A.V. Structural and functional parameters of macrozoobenthos of water ecotones and indicators of the ecotone boundaries. *Hydrobiol. J.* 1998. Vol. 34. № 2—3. P. 111—119.
34. Kingston S.R., Morris D.W. Voles looking for an edge: habitat selection across forest ecotones. *Can. J. Zool.* 2000. Vol. 78. P. 2174—2183.
35. Leopold O. Game Management. New York : Charles Scribner's Sons, 1933. 655 p.
36. 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.
37. 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. Vol. 45, N 6. P. 77—82.
38. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova Ye.Ye. Macroinvertebrates of the marine edge and fore-delta of the Kiliya branch of the Danube river delta. *Ibid.* 2015. Vol. 51, N 2. P. 3—20.
39. Liashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Display of the contact zone edge effects in the Danube Delta. Intern. l sci. conf., dedicated to 95th Anniversary of Academician of the NAS of Ukraine Yuvenaly Zaitsev «Achievements in studies of marginal effect in water ecosystems and their practical significance» : Book of abstracts (Odessa, Ukraine, June 13—14, 2019). Odessa, 2019. P. 36.
40. 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. Vol. 49, N 3. P. 27—40.
41. 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. Vol. 56. N 1. P. 3—23.
42. Lukyanova L.E. Effect of ecotone at the boundary of windfall- and fire-damaged forest biocenoses on the abundance of rodents and characteristics of their microhabitats. *Russian Journal of Ecology*. 2017. Vol. 48. P. 245—250.
43. Macreadie P.I., Connolly R.M., Jenkins G.P. et al. Edge patterns in aquatic invertebrates explained by predictive models. *Marine and Freshwater Research*. 2010. Vol. 61. P. 214—218.

44. Manual for the application of the AQEM system. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive: AQEM Consortium. Version 1.0. 2002. 202 p.

45. Paton P.W.C. Edge Effects on Wildlife. *Landscape and Land Capacity*. Boca Raton : CRC Press, 2020. P. 11—14.

46. Ries L., Fletcher Jr. R.J., Battin J., Sisk T.D. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2004. Vol. 35. P. 491—522.

Надійшла 03.08.2020

A.V. Liashenko, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Leading Researcher,  
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,  
12 Geroyiv Stalingrada Ave, Kyiv, 04210, Ukraine,  
e-mail: artemlyashenko@bigmir.net

K.Ye. Zorina-Sakharova, PhD (Biol.), Senior Researcher,  
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,  
12 Geroyiv Stalingrada Ave, Kyiv, 04210, Ukraine,  
e-mail: katerynazorinasakharova@gmail.com

#### DEMONSTRATIONS OF THE EDGE EFFECT IN THE BENTHIC INVERTEBRATE ASSEMBLAGES OF THE DANUBE DELTA

The edge effects (EE) in different types of benthic invertebrate assemblages of the Kiliya Danube Delta at the level of separate biotopes, hydrobiocenoses and ecosystems have been studied. It is shown that the mechanism of EE formation occurs through the formation of a new stable biotope in the transition zone of the contacting assemblages, which differs by its characteristics from those in the contacting assemblages. It becomes available for the existence for additional (specific) species that are absent in the contact assemblages. An assessment of the demonstration of EE through the ratio of the species richness of the transition zone to that in the contacting groups is proposed.

**Keywords:** edge effects, benthic invertebrates, the Danube Delta.