

Стигобионтные элементы в родниковых сообществах Западного Закавказья

Д.М. Палатов^{1, 2*}, А.М. Соколова^{2, 3}

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119992, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, корп. 12.

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Россия, Москва, Ленинский проспект, д. 33

³ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 119334, Россия, Москва, ул. Вавилова, д. 26

*trips@yandex.ru

Поступила в редакцию: 28.01.2018

Принята к печати: 06.03.2018

Опубликована онлайн: 30.01.2019

DOI: 10.23859/estr-180128

УДК 574.587 (1-924.7)

URL: http://www.ecosysttrans.com/publikatsii/detail_page.php?ID=95

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online

На основании оригинального материала приводятся сведения о представленности стигобионтных по происхождению видов макробеспозвоночных в сообществах родникового зообентоса Западного Закавказья. В качестве модельных районов выбраны два наиболее изученных и в то же время максимально различающихся по ряду свойств районов: бассейны рек Хоста – Кудепста (Краснодарский край) и Мюссерская возвышенность (Абхазия). Описаны встречаемость, обилие и положение стигобионтных видов в структурной организации кренальных сообществ. Примерно в 50% случаев отмечено доминирование стигобионтов, чаще наблюдаемое в гелокренах с изменчивым объемом стока, чем в реокренах, стабильно связанных с водотоками. Стиго- и кренобионтные первичноводные беспозвоночные (раки и моллюски) проявляют ярко выраженный локальный видовой эндемизм. Родниковые сообщества при определенных условиях можно рассматривать как островные.

Ключевые слова: зообентос, креналь, гелокрены, реокрены, локальный эндемизм, *Belgrandiella*, *Niphargus*.

Палатов, Д.М., Соколова, А.М., 2019. Стигобионтные элементы в родниковых сообществах Западного Закавказья. *Трансформация экосистем* 2 (1), 94–102.

Введение

Сообщества родниковых водоемов часто слагаются фаунистическими элементами различного экологического генезиса. Здесь могут быть обнаружены оксифильные и реофильные группы, свойственные малым рекам и ручьям; убиквисты, характерные для малых водоемов любого типа; типичные обитатели временных луж; облигатные кренобионты и т.д. (Чертопруд, 2006). Особую группу кренальных организмов составляют стигобионтные по происхождению виды, выносимые в родниковые водоемы из грунтовых вод, имеющие соответствующие морфологические черты и приспособления (депигментация, характерная

диспропорциональность тела и пр.). Как правило, массовые внедрения стигобионтов в родниковые сообщества происходят в регионах, в недавнем геологическом прошлом не подвергавшихся повальному оледенению (Чертопруд и Песков, 2007). В их число входит и Западное Закавказье, где обсуждаемая группа представлена ракообразными: амфиподами родов *Anopogammarus* (Gammariidae), *Niphargus* (Niphargidae), отдельными видами *Synurella* (Crangonictidae), изоподами *Proasellus*, а также гастроподами *Belgrandiellinae* (Hydrobiidae), некоторыми олигохетами (*Stylodrilus*, Rhyacodrilinae) и турбелляриями (*Dendrocoelopsis*) (Турбанов и др., 2016). В части родниковых сообществ стиго-

морфные виды перехватывают доминирование у специализированных комплексов кренобионтных амфибиотических насекомых. В этом случае получившиеся ассоциации предложено называть троглокренальными (Чертопруд, 2010, 2011). С изучаемой территории они известны, но описаны лишь в общем виде (Чертопруд, 2010). Цель данной работы – описать состав и встречаемость стигобионтного комплекса видов в кренальных сообществах на примере двух крупных родниковых районов – бассейнов рек Хоста и Кудепста (Краснодарский край, Россия) и бассейнов Мюссерской (Квакпукской) возвышенности (Гудаутский район, Абхазия) на территории Западного Закавказья.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили 55 количественных проб макробентоса, собранных в родниковых водоемах на территории Западного Закавказья в период с 2008 по 2014 г. Из них в бассейне Малой и Большой Хосты отобрано 27 проб, в бассейне Кудепсты – 15 проб, на территории Мюссерской возвышенности в пределах Пицундо-Мюссерского заповедника – 13 проб.

Пробы отбирали из родников всех типов (реокрены, лимнокрены, гелокрены), со всех доступных микробиотопов с помощью гидробиологического скребка площадью 0.02 м² с ячейей 0.25–1 мм или (в случае пленочных водоемов с максимальной глубиной в несколько миллиметров) тотальным сбором организмов с субстрата (камни, мокрые скалы, листовой опад). Площадь одной пробы составляла, как правило, 0.1 м². Животные на месте извлекались непосредственно из скребка, в котором отфильтровывался и промывался донный субстрат. Фиксация производилась немедленно, 70% раствором этанола.

Идентификация организмов осуществлялась с использованием литературы, содержащей первоописания видов и определительные ключи по исследуемым стигобионтным группам (Бирштейн, 1936, 1952; Мартынов, 1932; Старобогатов, 1962). Препарация моллюсков выполнена с применением акупунктурных игл под бинокулярным стереомикроскопом Carton TRIO 0750. При идентификации членистоногих для анализа диагностически значимых структур конечностей (антенн, гнатоподов, переоподов, плеоподов, тельсона, уроподов и т.д.) изготавливались временные глицериновые препараты. Просветление покровов достигалось путем выдерживания изучаемых объектов в растворе молочной кислоты. Изучение препаратов выполнено при помощи светового микроскопа Olympus CX21.

Основной мерой обилия таксона при изучении структуры сообществ выбрана величина метаболизма, рассчитываемая по формуле (Кучерук и Савилова, 1985):

$$D = k \cdot N^{0.25} \cdot B^{0.75},$$

где D – величина метаболизма, мл O_2/m^2 ; N – численность организмов, экз./м²; B – их биомасса, г; k – коэффициент, специфичный для каждой группы беспозвоночных. Используются значения k , приведенные в работе Алимова (1979). Интенсивность метаболизма пропорциональна скорости питания и дыхания организма и более адекватно отражает его роль в сообществе, чем его численность и биомасса. Поскольку интенсивность обмена веществ у мелких животных выше, чем у крупных, при увеличении размеров тела скорость метаболизма растет медленнее, чем биомасса.

Для сравнения кренальных сообществ использовалось главным образом относительное обилие – доли каждого вида в суммарном метаболизме сообщества. Абсолютные величины (суммарный метаболизм и биомасса сообществ) также сравнивались, но имели второстепенное значение.

Структурная иерархия сообществ описывалась на основе классификации Ульфстранда (Ulfstrand, 1968), разработанной для амфибиотических насекомых. При этом доминирующий вид должен составлять не менее 25% от общего объема сообщества, субдоминанты – не менее 10%. В случае если доля определенного таксона в суммарном метаболизме сообщества составляла 75% и более, такой таксон назывался сверхдоминантным.

Физико-географические и геологические особенности районов исследования

Выбор районов исследования обусловлен следующими особенностями. Несмотря на близкое географическое расположение, они существенно отличаются по ряду геологических и гидрологических характеристик (Рис. 1). Соседствующие бассейны рек Хосты и Кудепсты находятся в пределах единого биоспелеологического района (Бирштейн и Левушкин, 1967), их долины промыты в мощных слоях известняковых пород, богатых разнообразными карстовыми полостями, в том числе большими обводненными пещерами. Здесь расположены крупные известняковые массивы – Алек (верховья Малой и Большой Хосты), Воронцовский (верховья Кудепсты), Ахунский (междуречье Хосты и Мацесты) и др. (Дублянский и др., 1985). В таких условиях родниковые водоемы часто непосредственно соединены с подземными резервуарами, откуда вымывание стигобионтов происходит достаточно регулярно. Как из пещерных, так и из родниковых водоемов района описано некоторое количество узколокальных стигобионтных эндемиков (Бирштейн, 1952, 1967; Мартынов, 1932).

Совершенно иная ситуация наблюдается в пределах Мюссерской возвышенности. В геологическом смысле она представляет собой свое-

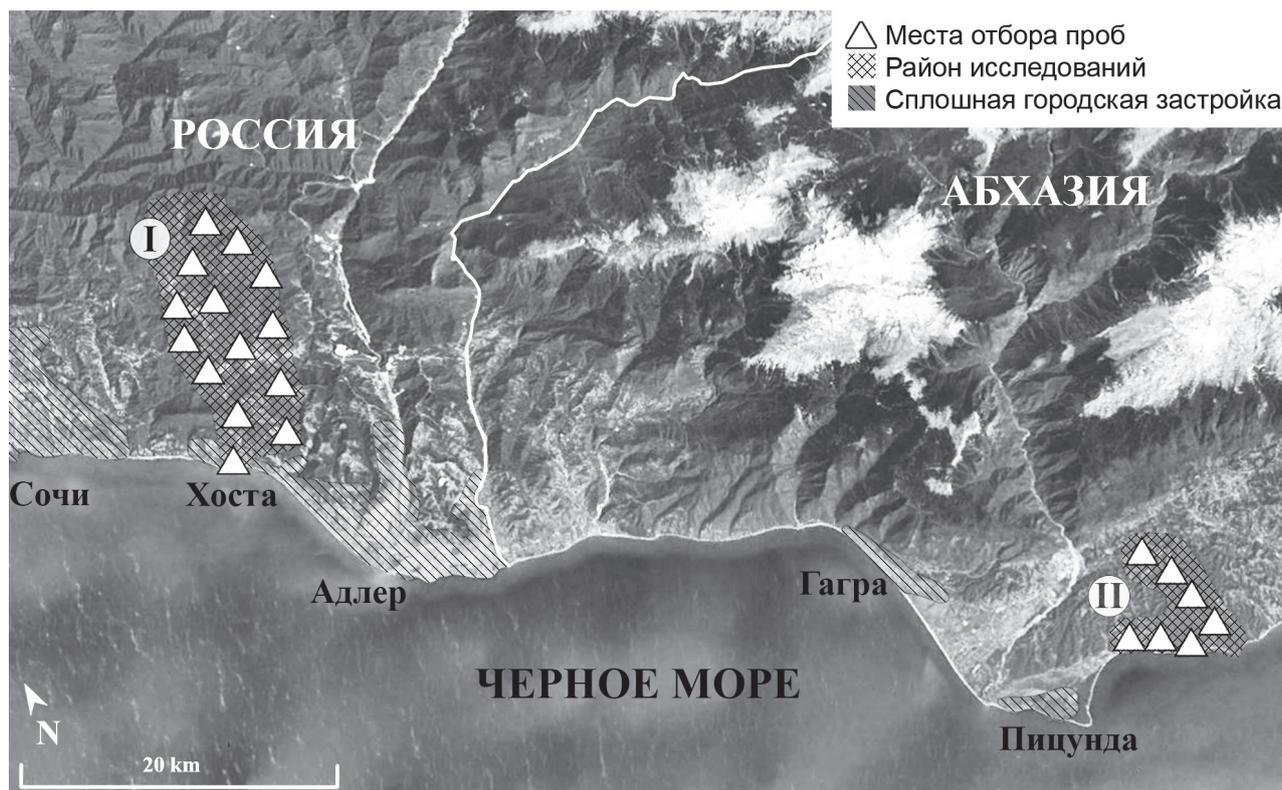


Рис. 1. Карта района исследований. Римскими цифрами обозначены районы исследований: I – бассейн Хосты и Кудепсты; II – бассейн Мюссерской возвышенности.

образный остров, отделенный от южных склонов Бзыбского и Гагринского хребтов Большого Кавказа широкой ложбиной – Калдахварским коридором. Характерен низкогорный холмисто-грядовый рельеф с высотами, не превышающими 250–270 м, сложенный конгломератными породами (Бебия и др., 1987). Здесь полностью отсутствуют карстовые формы рельефа (пещеры, воронки и пр.), родниковые водоемы не имеют прямой связи с подземными водами. Непосредственно с территории Мюссерской возвышенности стигобионтные формы ранее не были известны.

Таким образом, сравнение кренобионтной фауны (в данном случае ее стигобионтного компонента) этих геологически различных, но географически близких районов представляет интерес в контексте изучения родников как островных местообитаний, выявления потенциальных способностей крено- и стигобионтных форм к расселению и локальному видообразованию.

Результаты

Стигиобионтные беспозвоночные в родниковых сообществах: видовой состав и встречаемость

Всего в родниках обследованной территории удалось обнаружить восемь видов, так или иначе связанных с подземными водами, обладающих признаками стигоморфии. Шесть видов найдено

в родниках бассейнов рек Хоста и Кудепста, четыре – в родниках Мюссерской возвышенности. Количественные показатели их представленности в кренальных сообществах изучаемых регионов приведены в Таблице 1.

Бассейны Хосты и Кудепсты

В этом районе обнаружено шесть видов: два вида брюхоногих моллюсков *Belgrandiellinae*, три вида амфипод *Niphargus*, один вид изопод *Proasellus*.

- *Belgrandiella caucasica* Starobogatov, 1962 (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae)

Вид мелких (высота раковины 1–1.5 мм) гастропод, характерный для родниковых и пещерных водоемов Западного Кавказа как минимум на участке от Туапсе до Псоу. Описан из водотока Красноалександровской пещеры, отмечен нами также в пещере Долгая, ряде родников в окр. Туапсе и Лазаревского (Палатов и Винарский, 2015; Соколова и Палатов, 2015). В родниковых водоемах бассейнов Хосты и Кудепсты встречается достаточно часто – обнаружен в 52% проб. Равномерно расселен по всему району исследований – от низкогорных источников в пригородах г. Хоста до родников в истоках основных рек района на абсолютных высотах 800–900 м. Достаточно эврибионтен, населяет водоемы различного типа – от реокренов и подруслых потоков горных рек (например, обнаружен в гипорее р. Мал. Хоста) до гелокренов и едва заметных высачиваний на склонах долин.

Таблица 1. Данные о встречаемости, плотности и средней доле по метаболизму для стигобионтных видов, зарегистрированных в составе родниковых сообществ изученных районов.

Название вида	Встречаемость, %	Средняя плотность, экз. на пробу	Средняя доля в сообществах по метаболизму, %
Бассейны Хосты и Кудепсты			
<i>Belgrandiella caucasica</i>	52	19.4	3.5
« <i>Paladilhioopsis</i> » sp.	21	6.3	0.7
<i>Proasellus</i> cf. <i>infirmus</i>	38	13.7	13.5
<i>Niphargus abchasicus</i>	48	20.7	45
<i>Niphargus</i> cf. <i>pseudolatimanus</i>	31	3.9	20.3
<i>Niphargus</i> cf. <i>gurjanovae</i>	1	6	13.4
Бассейн Мюссерской возвышенности			
<i>Belgrandiella</i> sp.	54	27.2	3
<i>Proasellus</i> cf. <i>infirmus</i>	31	1.5	2.8
<i>Niphargus derzhavini</i>	62	41.4	42.3
<i>Niphargus</i> cf. <i>gurjanovae</i>	15	5.5	2.4

Образует массовые скопления (до 90 экз. на пробу) на опаде и древесных субстратах. Несмотря на столь значительную численность, роль в суммарном метаболизме сообществ у этого вида невелика (в силу крайне малой индивидуальной биомассы) и составляет в среднем 3–4%, в отдельных случаях – до 9% от показателей суммарного метаболизма сообщества.

Вид обладает значительной конхологической и анатомической изменчивостью. Ранее рассматриваемые популяции были описаны в качестве отдельного вида *B. nemethi* Schütt, 1993. Однако при сравнении топотипических материалов стабильных отличий, разграничивающих эти два вида, нам обнаружить не удалось (Рис. 2А, С, D), поэтому в данной работе *B. nemethi* рассматривается как младший синоним *B. caucasica*.

• «*Paladilhioopsis*» sp. (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae)

Не имея возможности изучить половую систему самца данного вида (в сборах присутствуют только самки), мы воздерживаемся от уверенного определения его родовой и видовой принадлежности. Конхологически он близок к описанному из водотоков Красноалександровской пещеры *Paladilhioopsis orientalis* Starobogatov, 1962 (Рис. 2В). В родниковых водоемах изучаемого района вид относительно редок, его встречаемость составляет 21%. Плотных скоплений он также не образует, обычно обнаруживается 3–4 экз. на пробу, максимум – 27 экз. на пробу (родник в долине р. Кудепста под д. Красная Воля). Доля в суммарном метаболизме сообщества, как правило, ниже 1%, в единственном случае достигала 5%. Вид распространен спорадично, наиболее часто встречаясь в родниках среднего течения рек Хоста и Кудепста на абсолютной высоте 150–200 м.

Представители рода «*Paladilhioopsis*» в Закавказье свойственны преимущественно пещерным местообитаниям и в родниках встречаются редко. Возможно, все эти встречи связаны исключительно со случайными выносами моллюсков из гипорейных водотоков. В бассейнах Хосты и Кудепсты «*Paladilhioopsis*» sp. встречался преимущественно в мощных реокренах со стабильным водорасходом. В гелокренах не обнаружен.

• *Proasellus* cf. *infirmus* (Birstein, 1936) (Crustacea: Isopoda: Asellidae)

Обнаруженные особи *Proasellus* морфологически близки к описанному из родников долины Гумисты (Центральная Абхазия) *Proasellus infirmus* (Birstein, 1936), значимых отличий нам обнаружить не удалось. Однако для уверенной идентификации вида необходимо сравнить наши сборы с типовыми экземплярами *P. infirmus*. Как и в случае с типичным *P. infirmus*, обнаруженные популяции трудно отнести к настоящим стигобионтам – животные пигментированы (явно слабее эпигейных *Asellus*) и обладают частично редуцированными глазами. Скорее всего, они являются облигатными кренобионтами, изредка проникающими в грунтовые воды.

Встречаемость *Proasellus* cf. *infirmus* в родниках бассейнов Хосты и Кудепсты составляет 38%. Примерно в половине случаев эти ракообразные входят в состав доминантов сообщества, составляя 15–25% от его суммарного метаболизма, однако никогда не становятся сверхдоминантами, полностью подавляющими сопутствующих бокоплавов *Niphargus* и *Gammarus*. Наибольшая плотность зафиксирована в родниках среднего течения Малой Хосты – до 45 экз. на пробу. Точки обнаружения *P. cf. infirmus* в районе исследований тяготеют к нижнему и среднему течению основных рек, до

уровня абсолютной высоты в 300 м. Вид не встречается в родниках верхнего течения, в источниках на хребтах и основных крупных пещерах. Обитает как в стабильных реокренах, так и в гелокренальных высачиваниях.

- *Niphargus abchasicus* Martynov, 1932 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae)

Наиболее массовый вид *Niphargus* в районе исследований, некогда описанный из здешних родниковых водоемов и отмечавшийся здесь впоследствии (Левушкин, 1963). Встречаемость равна 48%, при этом в большинстве случаев вид доминирует в сообществах, составляя 23–67% от суммарного обилия по метаболизму. В то же время по исследуемой территории *N. abchasicus* распространен неравномерно: массовые находки связаны с приморской низкогорной зоной (в том числе в черте г. Хоста). Встречаемость уменьшается при движении на север, к верховьям рек и хребту Алек. В родниковых истоках рек Большая и Малая Хоста и Кудепста вид уже практически не встречается, замещаясь *N. cf. pseudolatimanus* Birstein, 1952.

Морфологически обнаруженные популяции точно соответствуют диагнозу, данному Мартыновым (1932), позднее уточненному Державиным (1945) и Бирштейном (1952). Отдельные особи все же отличаются большим количеством (3–4) шипов на дактилюсах переоподов III–VII, что вполне укладывается в нормы индивидуальной изменчивости.

- *Niphargus cf. pseudolatimanus* Birstein, 1952 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae)

Вид (возможно, группа видов) морфологически близок к описанным из пещер верховий Кудепсты *N. latimanus* Birstein, 1952 и *N. pseudolatimanus* Birstein, 1952. В целом, совокупные морфологические признаки родниковых популяций имеют характер, промежуточный между этими двумя видами, несколько сближаясь с *N. pseudolatimanus*. Но и здесь отличия проявляются в иной форме гнатопод, в меньшем количестве члеников в антенне II и в других, в основном количественных, признаках. Морфологически близкие популяции широко распространены по Западному Закавказью – от бассейнов Хосты и Кудепсты до окрестностей Туапсе и Новороссийска (Соколова и Палатов, 2015).

Вид встречается в среднем в 31% родников бассейнов Хосты и Кудепсты, нередко совместно с *N. abchasicus*, повсеместно уступая ему в численности. Мы не обнаружили его в родниках низкогорной приморской полосы: вид тяготеет к среднему и верхнему течению основных рек района (особенно обычен в родниках у с. Воронцовка). В верховьях Хосты и Кудепсты встречались источники, где он составлял 100% населения (до 25 экз. на пробу). Во всех иных случаях вид не был склонен к сверхдоминированию, составляя до 20% от суммарного метаболизма сообщества, а в присутствии *N. abchasicus* – еще меньше.

- *Niphargus cf. gurjanovae* Birstein, 1941 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae)

Вид, морфологически близкий к известному из родников Западной Грузии *N. gurjanovae* Birstein, 1941. Последний описан только по самкам и не слишком подробно, что затрудняет достоверное определение обнаруженных особей. В нашем распоряжении также оказались только самки в количестве нескольких экземпляров.

На территории изучаемого района вид редок. Обнаружен лишь в четырех родниках, три из которых расположены в непосредственной близости друг от друга, в верховьях реки Кудепста. Лишь в одном случае вид демонстрировал субдоминирование, составляя 38% от суммарного обилия сообщества. В остальных случаях этот показатель находился на уровне 5–10%.

Таким образом, в родниках бассейнов Хосты и Кудепсты встречаются 6 видов беспозвоночных, связанных своим происхождением с грунтовыми водами. Каждый из этих видов встречается во всех трех основных долинах района: Кудепсты, Большой и Малой Хосты, однако частота встречаемости большинства видов зависит от высоты над уровнем моря и/или удаленности от побережья. Суммарно виды стигобионтного происхождения доминируют в сообществах 55% родников. Это преимущественно гелокрены и реокрены, имеющие нестабильную связь с более крупным водотоком (рекой или ручьем). В 21% родников доминируют представители достаточно эврибионтного рода *Gammarus* (Amphipoda). Чаще всего это источники, имеющие постоянную связь с более крупным водотоком. Амфибиотические насекомые формируют доминирующие комплексы в 24% случаев. Как правило, это родники, в которые по каким-то причинам не проникли бокоплавы и равноногие раки.

Бассейн Мюссерской возвышенности

Здесь обнаружены четыре вида: один вид брюхоногих моллюсков рода *Belgrandiella*, два вида амфипод *Niphargus*, один вид изопод *Proasellus*.

- *Belgrandiella* sp. (Gastropoda: Hydrobiidae)

Данный вид, по конхологическим параметрам практически идентичный *B. caucasica* (Рис. 2F), все же стабильно отличается от последнего как минимум строением мужской половой системы. Пенис отличается редукцией латерального отростка, характерного для рода *Belgrandiella* в целом (Рис. 2E), а также более широкой основной долей (Рис. 2G). Данное наблюдение составлено на основе вскрытий 10 самцов.

На территории Мюссерской возвышенности *Belgrandiella* sp. встречался в 54% осмотренных родников. Как и в случае с *B. caucasica*, этот вид часто достигал высокой плотности (до 93 экз. на пробу), однако существенной роли в сообществах практически не играл. В среднем доля вида в сум-

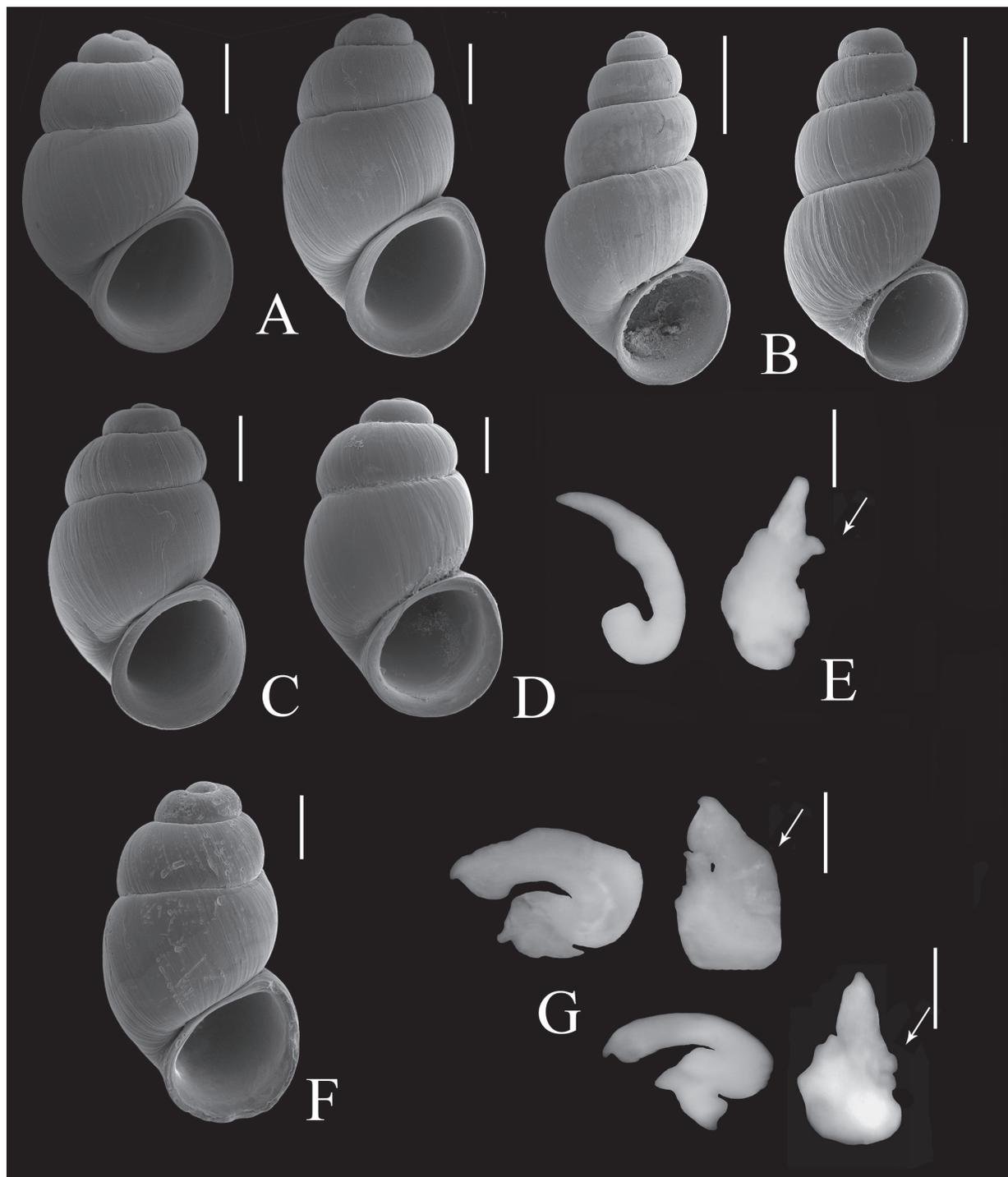


Рис. 2. Belgrandiellinae из родников Западного Закавказья: **A** – раковины *Belgrandiella caucasica* Starobogatov, 1962, родники близ Красноалександровской пещеры, Лазаревский район городского округа Сочи Краснодарского края, N 44°0'36.03», E 39°21'11.72», дата сборов 01.05.2015; **B** – раковины «*Paladilhiopsis*» sp., родник в долине реки Кудепста, в р-не д. Красная Воля, Хостинский район городского округа Сочи Краснодарского края, N 43°33'44.99», E 39°55'58.69», 23.02.2009; **C** – раковина *B. caucasica* Starobogatov, 1962, родник в долине р. Малая Хоста, у пересечения с дорогой на пос. Хлебороб, Хостинский район городского округа Сочи Краснодарского края, N 43°34.871', E 39°52.428', 25.04.2015; **D** – раковина *B. nemethi* Schütt, 1993, родниковое высачивание на правом берегу р. Хоста, близ СНТ «Рассвет», пос. Хлебороб, Хостинский район городского округа Сочи Краснодарского края, N 43°33'0.62», E 39°53'3.44», 15.04.2008; **E** – пенис *B. caucasica* Starobogatov, 1962, родник в долине р. Малая Хоста, у пересечения с дорогой на пос. Хлебороб, Хостинский район городского округа Сочи Краснодарского края, N 43°34.871', E 39°52.428', 25.04.2015, вид сбоку и снизу, стрелкой показан характерный латеральный вырост; **F** – раковина *Belgrandiella* sp., родник на правом берегу р. Мюссера (Мысра), у устья первого крупного притока слева, Гудаутский район, республика Абхазия, N 43°11'52.30», E 40°27'0.03», 19.02.2010; **G** – пенисы *Belgrandiella* sp., родник на правом берегу р. Мюссера (Мысра), у устья первого крупного притока слева, Гудаутский район, республика Абхазия, N 43°11'52.30», E 40°27'0.03», 19.02.2010, виды сбоку и снизу, стрелкой показано отсутствие характерного для *B. caucasica* латерального выроста. Масштабный отрезок соответствует: **A, C, D, F** – 300 μm; **B** – 500 μm; **E, G** – 200 μm.

марном обилии сообщества по метаболизму составляла 1–4%, единично – до 15%.

Belgrandiella sp. встречается в родниках на всем протяжении рек Мысра, Риапши и в долинах небольших приморских ручьев Мюссерской возвышенности. Не обнаружен на прилегающих территориях Бзыпской низменности. Возможно, эндемик Мюссерской возвышенности.

- *Proasellus* cf. *infirmus* (Birstein, 1936) (Crustacea: Isopoda: Asellidae)

Морфологически идентичен популяциям из бассейнов Хосты и Кудепсты. В родниках Мюссерской возвышенности встречается реже – найден в 31% водоемов. При этом практически все находения проацеллюсов единичны, максимум – по два экземпляра на пробу. Соответственно, существенной роли в родниковых сообществах района этот вид не играет, достигая лишь нескольких процентов от суммарного обилия по метаболизму.

- *Niphargus derzhavini* Birstein, 1952 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae)

Наиболее массовый вид *Niphargus* в данном районе. Описан из родников близ Ольгинского гота, в окрестностях села Адзапш (Отрадное) и г. Гагра. «Перенос» типового местообитания данного вида в окрестности села Ольгинское Гульрипшского района Абхазии (Sidorov, 2014) был явно ошибочен – морфологически близкие формы в указанном районе отсутствуют. В окрестностях Гагры, напротив, обитают совершенно идентичные животные.

Встречаемость *N. derzhavini* в родниках региона составляет 62%. В большинстве случаев вид доминирует в сообществах, составляя в среднем 40–45% от суммарного обилия сообщества по метаболизму. В нескольких случаях этот показатель превышал 80%. Вид также склонен к образованию достаточно плотных скоплений – от 40 до 80 экз. на пробу. На территории Мюссерской возвышенности он распространен повсеместно, в гело- и реокренах, проникая также в некоторые источники поймы озера Инкит и Бзыпской равнины.

- *Niphargus* cf. *gurjanovae* Birstein, 1941 (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae)

Вид, морфологически идентичный популяциям, обнаруженным в родниковых водоемах бассейнов Хосты и Кудепсты. Его встречаемость относительно низка и в бассейне Мюссерской возвышенности (15%). Плотность популяций также невелика: 1–5, до 10 экз. на пробу. В комплекс доминантов данный вид не входит, достигая максимум 5% от суммарного метаболизма сообщества.

Таким образом, в родниках бассейна Мюссерской возвышенности встречается 4 вида беспозвоночных, связанных своим происхождением с грунтовыми водами. Большинство из них привязано к крупным долинам возвышенности: к долине реки Мысра, Риапши, а также к долинам примор-

ских ручьев. На прилежащие территории Бзыпской равнины, в пойму озера Инкит, проникает лишь наиболее массовый в районе стигобионт – *N. derzhavini*.

Суммарно виды стигобионтного происхождения доминируют в сообществах 52% родников Мюссерской возвышенности. В 39% родников доминируют амфиподы рода *Gammarus* (Amphipoda), в 9% – комплексы кренобионтных амфибиотических насекомых.

Давно подмечено, что все варианты родниковых сообществ можно разделить на две группы: с доминированием комплексов кренальных насекомых и с доминированием не-насекомых, т.е. раков и моллюсков (Barquín and Death, 2006; Gray, 2005). В родниках Западного Закавказья уверенно преобладает группа сообществ с доминированием ракообразных – 80% против 20%. Доминирование стигобионтных по происхождению ракообразных наблюдается в 55% случаев.

Некоторые зоогеографические закономерности

Ареалы кренобионтных форм практически всегда больше ареалов типичных стигобионтов, обитающих в подземных полостях. Многие виды (например, кавказских *Niphargus* или *Troglocaris*) известны только из одной конкретной пещеры или комплекса сообщающихся пещер (Бирштейн и Левушкин, 1967). Очевидно, ареалы стигобионтов, тяготеющих к родникам, несколько шире, однако все равно уступают настоящим эпигейным формам. Так, ареал *N. abchasicus*, насколько нам известно на данный момент, включает только территорию, зажатую между участками нижнего течения рек Сочи и Мзымта. Явно родственный ему *N. derzhavini* населяет родниковые водоемы участка Гагра–Мысра и, возможно, части Гудаутской равнины. Далее на юго-восток, начиная от Нового Афона и как минимум до долины реки Гумисты, родниковые водоемы населены преимущественно *N. iniochus* Birstein, 1941 (неопубликованные данные), который был описан из ручья привходовой зоны пещеры у с. Андреевка (Ахалшени). Вероятно, схожим образом вдоль линии Черноморского побережья сменяются и виды кренальных гастропод и ряда других групп. Отдельные эндемичные фаунистические комплексы стиго- и кренобионтов могут располагаться на очень небольшой площади – 20–30 км². Подобный эффект многократно описан, в частности, для стигобионтной фауны Балканского полуострова (Georgiev and Hubenov, 2013; Sket, 1999). Таким образом, родниковые районы Западного Закавказья действительно проявляют некий островной эффект, оставаясь во многом фаунистически изолированными друг от друга, по крайней мере на уровне нелетающих первичноводных организмов.

Выводы

1. Стигобионтные элементы фауны в родниковых сообществах Западного Закавказья представлены преимущественно ракообразными (Amphipoda и Isopoda) родов *Niphargus* и *Proasellus*, а также специфическими гастроподами подсемейства Belgrandiellinae.

2. Стигобионты доминируют в родниковых сообществах примерно в 50% случаев. Обычно в качестве доминантов выступают бокоплавывы рода *Niphargus*.

3. Стигобионты чаще доминируют в гелокренах с изменчивым объемом стока, по сравнению с реокренами, которые стабильно связаны с водотоками. В реокренах доминирующей группой обычно являются эпигейные виды *Gammarus*.

4. Стиго- и кренобионтные первичноводные беспозвоночные (раки и моллюски) проявляют локальный видовой эндемизм. В целом родниковые сообщества при определенных условиях можно рассматривать как островные.

Благодарности

Авторы благодарны Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за предоставленную возможность работы на сканирующем электронном микроскопе. Часть использованных в работе фотографий была сделана авторами на оборудовании ЦКП МГУ им. М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ.

Список литературы

Алимов, А.Ф., 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных. В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Общие основы изучения водных экосистем*. Наука, Ленинград, СССР, 5–20.

Бегия, С.М., Колаковский, А.А., Яброва-Колкавская, В.С., Адзимба, З.И., Шенгелия, Е.М. Долуханов, А.Г., Урушадзе, Т.Ф., Русанов, А.Б., Шалабашвили, Г.К., Кицмарейшвили, Л.С., Пучкина, Е.Е., Тарасов, А.И., Тугуши, К.Н., Балабанов, И.П., Бондуровский, Г.М., Поволоцкая, В.С., Квиркелия, Б.Д., Какулия, Г.А., Бердзенишвили, М.Г., Туниев, Б.С., 1987. Пицундо-Мюссерский заповедник. Агропромиздат, Москва, Россия, 190 с.

Бирштейн, Я.А., 1936. О водяных осликах Кавказа. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ* 3, 235–242.

Бирштейн, Я.А., 1952. Подземные бокоплавывы района Хоста-Гудаута (Западное Закавказье). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 57 (1), 26–39.

Бирштейн, Я.А., 1967. Подземные водяные ослики (Crustacea: Isopoda: Asellota) Закавказья. *Зоологический журнал* 46 (6), 856–865.

Бирштейн, Я.А., Левушкин, С.И., 1967. Некоторые итоги и задачи изучения подземной фауны СССР. *Зоологический журнал* 46 (10), 1509–1535.

Державин, А.Н., 1945. Подземные бокоплавывы Закавказья. *Известия Академии наук Азербайджанской ССР* 8, 27–43.

Дублянский, В.Н., Клименко, В.И., Вахрушев, Б.А., Илюхин, В.В., 1985. Карст и подземные воды горных массивов Западного Кавказа. Наука, Ленинград, СССР, 150 с.

Кучерук, Н.В., Савилова, Т.А., 1985. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района североперуанского апвеллинга. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 89 (4), 59–70.

Левушкин, С.И., 1963. Биоспелеологические исследования в Западном Закавказье летом 1960 г. *Новости карстоведения и спелеологии (Межведомственная комиссия по изучению геологии и географии карста)* 3, 66–68.

Мартынов, А.В., 1932. К познанию пресноводной фауны черноморского побережья Кавказа. I. Amphipoda. *Труды Зоологического института АН СССР* 1 (1), 73–98.

Палатов, Д.М., Винарский, М.В., 2015. Экология и распространение гастропод подсемейства Belgrandiellinae (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) на территории Западного Закавказья. В: Турбанов, И.С., Марин, И.Н., Гонгальский, К.Б. (ред.), *Материалы Всероссийской молодежной конференции “Биоспелеология Кавказа и других районов России”*. Костромской печатный дом, Кострома, Россия, 49–54.

Соколова, А.М., Палатов, Д.М., 2015. Стигобионтная фауна черноморского побережья в окрестностях Туапсе. В: Турбанов, И.С., Марин, И.Н., Гонгальский, К.Б. (ред.), *Материалы всероссийской молодежной конференции “Биоспелеология Кавказа и других районов России”*. Костромской печатный дом, Кострома, Россия, 76–79.

Старобогатов, Я.И., 1962. К познанию моллюсков подземных вод Кавказа. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 67 (6), 42–54.

- Турбанов, И.С., Палатов, Д.М., Головач, С.И., 2016. Современное состояние биоспелеологии в России и странах бывшего Советского Союза: обзор пещерной (эндогейной) фауны беспозвоночных. 1. Введение – Crustacea. *Зоологический журнал* **95** (10), 1136–1159.
- Чертопруд, М.В., 2006. Родниковые сообщества макробентоса Московской области. *Журнал общей биологии* **67** (5), 376–384.
- Чертопруд, М.В., 2010. Реофильные сообщества макробентоса Северо-Западного Закавказья. *Материалы IV Всероссийского Симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым и X Трихоптерологического Симпозиума*. СОГУ, Владикавказ, Россия, 131–135.
- Чертопруд, М.В., 2011. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России. *Журнал общей биологии* **72** (1), 51–73.
- Чертопруд, М.В., Песков, К.В., 2007. Биогеография реофильного макробентоса юго-восточной Европы. *Журнал общей биологии* **68** (1), 52–63.
- Barquín, J., Death, R.G., 2006. Spatial patterns of macroinvertebrate diversity in New Zealand springbrooks and rhithral streams. *Journal of the North American Benthological Society* **25**, 768–786.
- Georgiev, D., Hubenov, Z., 2013. Freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) of Bulgaria: an updated annotated checklist. *Folia Malacologica* **21** (4), 237–263.
- Gray, D.P., 2005. Braided river springs: distribution, benthic ecology and role in the landscape. *Thesis for Master's Degree in Ecology*. University of Canterbury, UK, 221 p.
- Sidorov, D.A., 2014. Towards the systematics of the subterranean amphipod genus *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda: Niphargidae) of Transcaucasia: new records of *N. inermis* and *N. iniochus* in Abkhazia. *Arthropoda Selecta* **23** (4), 363–377.
- Sket, B., 1999. High biodiversity in hypogean waters and its endangerment – the situation in Slovenia, the Dinaric karst, and Europe. *Crustaceana* **72** (8), 767–779.
- Ulfstrand, S., 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. *Oikos (Supplement)* **10**, 1–120.
- Williams, D.D., Williams, N.E., 1998. Invertebrate communities from freshwater springs: what can they contribute to pure and applied ecology. In: Botossaneanu, L. (ed.). *Studies in crenobiology: The biology of springs and springbrooks*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 251–261.

Stygobiotic faunal elements in spring assemblages of West Transcaucasia

Dmitriy M. Palatov^{1, 2*}, Agniya M. Sokolova^{2, 3}

¹ M.V. Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1/12, Moscow, 119234 Russia

² A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prospect 33 Moscow, 117071 Russia

³ N.K. Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Ulitza Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia

*trips@yandex.ru

Macroinvertebrates of stygobiotic origin contributing to benthic assemblages in springs of the two regions of West Transcaucasia were investigated. The regions concerned, basins of the Khosta-Kudepsta Rivers (Krasnodarskiy krai) and Myussera Upland (Abkhazia), are well-studied and drastically different in a number of features. Frequency of occurrence, abundance and the position of stygobiotic species in the structure of crenal assemblages are given. Stygobionts dominated in 50% of cases, more often in helocrenes with variable runoff than in rheocrenes stably connected with watercourses. Stygo- and crenobiotic primary aquatic invertebrates (crustaceans and mollusks) demonstrate pronounced local endemism at the species level. Under certain circumstances spring assemblages can be considered as island ones.

Keywords: zoobenthos, crenal zone, rheocrenes, helocrenes, local endemism, *Belgrandiella*, *Niphargus*.