

УДК 574.592.(282.243.7)

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

**А.В. ЛЯШЕНКО**, д. б. н., ст. наук. співроб., пров. наук. співроб.,  
Інститут гідробіології НАН України,  
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна  
e-mail: ArtemLyashenko@bigmir.net  
ORCID 0000-0003-0028-4974

## ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ ТА ЧИННИКИ ФОРМУВАННЯ МЕТАУГРУПОВАННЯ ДОННИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ КІЛІЙСЬКОЇ ДЕЛЬТИ ДУНАЮ

---

*Метою роботи було дослідження сукупності локальних угруповань донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю з позицій концепції метаугруповання, визначення ключових чинників і групи взаємопов'язаних видів, які зумовлюють формування та існування її просторової структури. За результатами використання шаблонного (pattern-based approach) підходу (EMS) встановлено, що метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю за типом структури відповідає квазі-кLEMENTСЬКІЙ моделі і складається з відокремлених груп видів солонуватоводних водойм, прісноводних водойм та водотоків, між якими спостерігається розмитість або відсутність перехідної зони. Просторова структура метаугруповання підтримується завдяки взаємодії 27 характерних видів, які забезпечують зв'язок окремих локалітетів як в межах виділених груп водних об'єктів, так і між ними. Вплив на розповсюдження характерних видів солоності вод та інтенсивності течії, а також взаємна віддаленість локальних угруповань один від одного призводять до переважання механізмів сортування видів в цьому метаугрупованні вздовж відповідного середовищного градієнта.*

**Ключові слова:** локальне угруповання, квазі-кLEMENTСЬКА модель просторової структури, донні безхребетні, характерні види, екологічні та просторові чинники.

Одним з традиційних методів вивчення біотичної складової гідроекосистем є дослідження угруповань водних тварин та рослин. Попри різні підходи до визначення та виділення таких комплексів видів [9, 15, 20, 33, 34, 42], всі вони в результаті дають уявлення про склад та структуру біоти певної території або акваторії, але не розкривають причин взаємо-

---

Ц и т у в а н н я: Зоріна-Сахарова К.Є., [Ляшенко А.В.] Особливості структури та чинники формування метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 23—41.

дії окремих угруповань та не відповідають на питання щодо їхнього утворення та сталого функціонування як єдиної біологічної системи в межах певного водного об'єкту.

Одним із підходів до вирішення вищезазначених задач є розгляд сукупності біотичних угруповань з позицій концепції метаугруповання, яка дозволяє дослідити механізми, що формують та підтримують певне просторове розташування комплексів видів [6, 22, 31, 37]. Метаугруповання — це сукупність локальних угруповань, які пов'язані розселенням чисельних потенційно взаємодіючих видів [23]. Цей підхід з'ясовує роль умов місцевого (локального) рівня (зокрема конкуренція та вплив абіотичних чинників) та регіонального (розселення) у співіснуванні видів на різних ділянках певного ландшафту. Для цих досліджень використовується механістичний [23, 37] та шаблонний (EMS) [22, 37] підходи.

Підхід EMS [22, 37] базується на розподілі видів уздовж прихованих градієнтів навколишнього середовища для визначення найкращих відповідних моделей, які пов'язують локальні угруповання між собою. За допомогою аналізу трьох ключових індикаторів (когерентності, або узгодженості локалізації видів вздовж екологічного градієнту, обороту, або взаємозамінності видів в різних частинах екологічного градієнту, та скупченості, або співпадіння границь ареалів) виділяють декілька основних шаблонів (моделей) метаугруповань: клементська [9], глісенська [15], вкладена (з трьома варіантами залежно від наявності скупчень видів) [32], рівномірного розподілу [40], «шахова дошка» [12] та випадкова моделі [10], а також похідні перших чотирьох типів — квазі-моделі [22].

Останніми роками дослідженням метаугруповань різних типів водних об'єктів приділяється багато уваги, зокрема вивчалась структура планктонних [7, 8, 39], бентосних [17, 18, 26, 35, 36, 41] метаугруповань, а також іхтіофауни [14, 38, 46]. Окремо проводились дослідження метаугруповань річкових дельт [26, 44, 45], де при взаємодії між прісноводною та морською солоноводною екосистемами утворюються унікальні екологічні моделі біологічних спільнот, відмінні від озер, річок і океанів [26].

Кілійська дельта Дунаю є акваторією, де водні організми знаходяться під почерговою дією річкових та морських вод, що зумовлює формування різноманітних за складом біотичних угруповань. Протягом багатьох років для дослідження донних угруповань дельти застосовували біотопічний підхід в широкому розумінні цього слова, розглядаючи їх як населення різних субстратів (мули, піски, глини та їх комбінації) в різнотипних водних об'єктах або їхніх частинах [2—5, 21, 24, 27—30]. Нашими останніми дослідженнями в акваторії дельти було виділено 25 первинних угруповань донних безхребетних основних біотопів [24] і встановлено, що склад та структура цих угруповань зумовлені в першу чергу режимом солоності вод. Однак питання механізмів взаємодії окремих угруповань залишилось відкритим. Метою цієї роботи було дослідження сукупності локальних угруповань донних безхребетних дельти як метаугруповання, встановлення типу його структури і з'ясування, які саме чинники і які

групи взаємопов'язаних видів є ключовими для його формування та підтримки.

### Матеріал і методика досліджень

Основу досліджень метагрупування Кілійської дельти Дунаю склали попередньо визначені та описані локальні угруповання донних безхребетних [24] за виключенням угруповань узмор'я. На основі масиву даних була створена бінарна матриця наявності-відсутності видів донних безхребетних у 23 локальних угрупованнях, яка містила 156 таксонів, що були присутні мінімум в двох локалітетах.

*Визначення структури метагрупування за допомогою EMS.* Стівпці та рядки матриці наявності-відсутності видів попередньо впорядковували з використанням аналізу відповідностей (Correspondence Analysis — CA) за методом взаємного усереднення, яке максимізує близькість видів з однаковим розподілом, а також близькість ділянок з подібним видовим складом [37]. Взаємне усереднення визначає латентний екологічний градієнт, який включає численні фактори навколишнього середовища, важливі для розподілу видів на певній акваторії [22, 37]. Процедура визначення шаблону (pattern) структури метагрупування полягала в аналізі трьох основних елементів метаструктури: когерентності (coherence), обороту видів (species turnover) та наявності скупчень видів (boundary clumping), яка визначалась за індексом Морісіта. Для створення ідеалізованих моделей було застосовано метод «*r1*» [43], згідно з яким видове багатство ділянок вважалось незмінним, а вірогідність виявлення будь-якого виду була пропорційна його зустрічальності. Достовірність когерентності та обороту видів метагрупування визначали за допомогою *z*-критерію, а індексу Морісіта — за тестом  $\chi^2$ . Аналіз типу метагрупування проводили з використанням пакету аналізу Metacom для RStudio [11].

*Визначення основних просторових чинників та чинників зовнішнього середовища.* Для аналізу використовували отримані протягом досліджень значення основних просторових параметрів (координати місця відбору проб певного локального угруповання у форматі десяткових градусів) та параметрів зовнішнього середовища (солоність вод, рН, концентрація розчиненого кисню у воді, інтенсивність течії). Екологічні параметри були отримані за допомогою відповідних приладів: солоність вимірювали кондуктометром HANNA HI 9835, рН — рН-метром PH-3011, концентрацію розчиненого кисню — оксиметром АЖА-101М. Інтенсивність течії визначали візуально і для кожного угруповання встановлювали переважаючий тип течії за такою градацією: 0 — направлена течія відсутня, 1 — слабка течія, 2 — середня інтенсивність течії, 3 — інтенсивна течія.

Результати виміру просторових параметрів та чинників навколишнього середовища в місцях розташування локальних угруповань Кілійської дельти Дунаю наведено в таблиці 1.

Множинний регресійний аналіз за методом найменших квадратів було використано для оцінки важливості просторових параметрів та

Таблиця 1

**Просторові параметри та основні екологічні чинники навколишнього середовища в місцях розташування локальних угруповань Кілійської дельти Дунаю ( $x \pm SD$ )**

№ п/п	Локалізація	Координати	Солоність, ‰	pH, од.	O <sub>2</sub> , мг/л	Течія, бал
1	зат. Бистрий Кут, біля рук. Бистрий	45.330066, 29.765492	0,55±0,77	8,36±0,37	9,59±1,99	1
2	зат. Бистрий Кут, біля рук. Восточний	45.305912, 29.755669	0,35±0,36	7,55±0,48	13,78±7,70	1
3	зат. Потапів Кут, вхід від рукава	45.446751, 29.761917	0,59±0,46	7,74±0,72	12,54±0,48	1
4	зат. Потапів Кут, середина	45.445404, 29.764771	0,36±0,19	8,96±0,72	10,68±0,81	0
5	зат. Делюків Кут, вхід від рукава	45.409201, 29.755591	0,32±0,17	7,81±0,27	11,24±1,63	1
6	зат. Делюків Кут, середина	45.408561, 29.755215	0,33±0,26	7,84±0,42	6,82±2,27	0
7	зат. Ананькін Кут, середина	45.277547, 29.734008	0,28±0,08	7,85±0,59	6,40±3,86	0
8	зат. Бадіка Кут, вихід в море	45.482392, 29.631123	4,56±3,00	8,88±0,65	7,51±1,36	0
9	зат. Бадіка Кут, середина	45.483186, 29.625671	3,41±2,54	8,51±0,67	8,20±2,41	0
10	зат. Бадіка Кут, вершина	45.477391, 29.609484	2,75±1,91	8,16±0,66	7,61±4,20	0
11	зат. Солоний Кут, вихід в море	45.473259, 29.649998	4,97±2,36	8,30±0,44	10,08±2,59	1
12	зат. Солоний Кут, середина	45.463687, 29.645522	5,86±2,94	8,29±0,41	8,52±2,76	1
13	зат. Шабош Кут, вихід в море	45.466204, 29.682468	8,77±1,67	8,32±0,27	9,32±3,60	0
14	зат. Шабош Кут, середина	45.462073, 29.678202	7,85±4,38	8,42±0,46	8,97±2,73	0
15	рук. Кілійський, біля м. Вилкове	45.391747, 29.599043	0,22±0,03	8,08±0,51	8,88±2,59	2
16	рук. Білгородський, середина	45.453205, 29.609829	0,25±0,05	7,96±0,32	6,25±1,56	1
17	рук. Очаківський, середина	45.425545, 29.647739	0,21±0,03	7,91±0,73	9,24±2,65	2
18	рук. Старостамбульський, середина	45.329848, 29.659389	0,20±0,02	7,77±0,54	9,85±2,13	3

Провоження табл. 1

№ п/п	Локалізація	Координати	Солоність, ‰	pH, од.	O <sub>2</sub> , мг/л	Течія, бал
19	рук. Бистрий, гирло	45.339455, 29.759306	0,28±0,18	7,88±0,24	9,27±2,60	3
20	рук. Бистрий, виток	45.346916, 29.686928	0,22±0,07	7,86±0,65	8,39±2,01	3
21	рук. Восточний, гирло	45.303349, 29.754042	0,31±0,01	8,32±0,21	13,39±4,64	1
22	рук. Восточний, виток	45.313242, 29.726466	0,23±0,04	8,00±0,53	9,01±2,72	1
23	рук. Циганка, середина	45.246311, 29.726208	0,22±0,06	7,79±0,58	10,03±1,71	2

Примітка. Характеристику балів течії дивитись у тексті.

чинників навколишнього середовища (незалежних змінних, предикторів) на розподіл видів у метаугрупованні. Як залежна змінна (відгук) для кожного локального угруповання було обрано бали першої осі СА. Оцінку проводили за нормованим коефіцієнтом детермінації  $R_{adj}^2$ , який являє собою відсоток взаємопов'язаних змін відгуку від обраних параметрів середовища, скоригований на кількість змінних у моделі, що дозволяє використовувати його для порівняння моделей з різною кількістю предикторів. Значимість регресійної моделі встановлювалась за дисперсійним аналізом, а предиктори, які мали важливий вплив для структури метаугруповання, характеризувались рівнем значущості 5,0 % ( $p > 0,05$ ). Регресійний аналіз проводили окремо для просторових параметрів ( $\sum S$ ) і окремо для чинників навколишнього середовища ( $\sum E$ ) метаугруповання. Сукупний вплив просторових та екологічних чинників, а також їх інтегральний вплив ( $\sum S+E$ ) розраховували з використанням лише параметрів з достовірним впливом на структуру локальних угруповань.

Виділення груп локальних угруповань і чинників, які впливають на формування їхнього видового складу, проводили із застосуванням канонічного кореляційного аналізу (Canonical Correspondence analysis — CCA), де як чинники середовища використовувались лише значимі предиктори. Достовірність різниці представленості окремих таксономічних груп безхребетних у сукупностях локальних угруповань встановлювали з використанням ANOVA та критерію достовірної різниці середніх значень Tukey test. Результати виражені як середнє значення та стандартне відхилення ( $x \pm SD$ ). Відмінності між даними вважали достовірними при  $p < 0,05$ .

Регресійний аналіз та ANOVA проведено в програмі BioStat, Analyst-Soft Inc. — програма статистичного аналізу. Версія 7.

Визначення видів, які характерні для певних умов навколишнього середовища, або груп ділянок і зумовлюють подібність в межах кожної групи локальних угруповань, проводили із застосуванням оцінки індикаторного значення видів (Indicator species analysis (ISA)) [13]. Для отримання індикаторного балу (IndVal) виду було використано матрицю з чисельністю кожного виду після  $\text{Log}_{10}$  трансформації.

Для з'ясування ступеню взаємозв'язку між чисельністю характерних видів у межах кожної групи водних об'єктів, а також їхнього зв'язку з ключовими чинниками середовища розраховували попарні кореляційні коефіцієнти Пірсона. Для досягнення нормального розподілу та зменшення кількості викидів показники чисельності видів було попередньо трансформовано до  $\text{Log}_{10}$ . Для побудови діаграми взаємозв'язків використовували лише коефіцієнти з рівнем статистичної значущості 5,00 % ( $p < 0,05$ ).

CA, CCA, ISA та розрахунок кореляційних коефіцієнтів Пірсона між характерними видами і графічне представлення результатів виконані в програмному пакеті PAST 5.02 [16]. Розрахунок коефіцієнтів Пірсона між характерними видами та ключовими чинниками зовнішнього середовища проводили в RStudio за допомогою функції *cor.test*, графічна візуалізація результатів виконана з використанням пакетів аналізу Igraph та Ggraph.

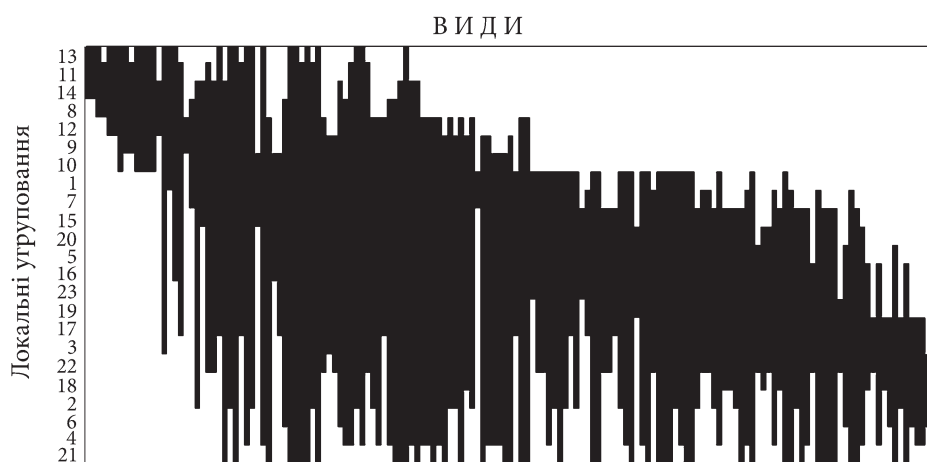
### Результати досліджень

Загалом для аналізу шаблону метаугруповання було включено 156 видів безхребетних, серед яких 22 види Mollusca, 39 — Annelida, 35 — Crustacea, 58 — Insecta, а також по одному — Porifera та Nematoda. Серед усіх видів донних безхребетних лише 26 зустрічались більше ніж у 50,0 % угруповань, серед них Chironomidae — 14 видів, Oligochaeta — 8, Crustacea — 3 та один вид Mollusca. Найбільша зустрічальність була характерною для *Limnodrilus* sp. — 100,0 %, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède — 95,7 і *Chironomus* sp. — 91,3 %.

За результатами CA вздовж всього екологічного градієнту було виявлено 67 видів донних безхребетних (рис. 1), незначна їх кількість (14 видів) знаходиться і не виходить за межі локальних угруповань 8—14, а більшість видів (75) зустрічається на іншому кінці градієнту в локальних угрупованнях 1—7 та 15—23.

Для локальних угруповань всієї дельти характерною є достовірно менша ніж в ідеалізованих моделях кількість пропусків видів, що визначає позитивну когерентність і свідчить про їхню узгоджену структуру (табл. 2). Значення обороту видів більше за прогнозований оборот в ідеалізованих моделях, але ця різниця недостовірна і вказує на квазі-структуру, а суттєво більший за 1 індекс Морісіта свідчить про квазі-кLEMENTську модель метаугруповання.

За результатами регресійного аналізу встановлено, що структуру метаугруповання всієї дельти визначають серед просторових параметрів широта і довгота, а серед екологічних чинників — солоність, рН та інтен-



**Рис. 1.** Розподіл видів по локальним угрупованням в Кілійській дельті Дунаю: види та угруповання розташовані в порядку збільшення їхніх балів для першої осі СА, отриманих методом взаємного усереднення з використанням аналізу відповідностей; ареали видів попередньо узгоджено, нумерацію угруповань дивитись табл. 1

сивність течії (табл. 3). Сумарний ефект просторових та екологічних чинників становить 90,0 %. Просторові чинники зумовлюють 39,9 % розподілу видів метагрупування дельти загалом, а екологічні — 88,8 %. У метагрупуванні дельти вплив екологічних чинників суттєвіший за вплив просторових у 2,2 раза.

За результатами ССА (рис. 2) перші дві канонічні осі зумовлюють розподіл 74,57 % локальних угруповань, в тому числі Axis1 пояснює 55,67 %, а Axis2 — 18,90 % варіації. З віссю Axis1 пов'язані солоність ( $E_{Axis1} = 0,96$ ), географічна широта ( $E_{Axis1} = 0,65$ ) та рН ( $E_{Axis1} = 0,57$ ), і вона зумовлює відокремлення локальних угруповань солонуватоводних водойм від угруповань прісноводних об'єктів. З віссю Axis2 пов'язані течія ( $E_{Axis1} = -0,72$ ) та географічна довгота ( $E_{Axis1} = 0,61$ ), ця вісь відмежовує угруповання водотоків від угруповань прісноводних водойм.

Локальні угруповання кожної з окреслених груп водних об'єктів відрізняються за видовим багатством окремих таксонів. Середня представленість молюсків у локалітетах солонуватоводних водойм становила  $1,87 \pm 2,42$  %, прісноводних водойм —  $14,06 \pm 9,02$  %, водотоків —  $16,68 \pm 3,37$  %, різниця цього показника у локальних угрупованнях прісноводних акваторій не була достовірною (рис. 3, а).

Відносна представленість кільчастих черв'яків в солонуватоводних водоймах становила  $37,15 \pm 8,85$  %, у прісних водоймах —  $26,63 \pm 5,12$  %, а у водотоках —  $27,43 \pm 3,65$  %, але різниця була значущою тільки між прісними і солоними водними об'єктами (рис. 3, б).

Як і для кільчастих черв'яків найбільшою представленістю ракоподібних характеризувались локальні угруповання солонуватоводних заток ( $35,58 \pm 8,87$  %), що було достовірно більше, ніж у прісних водоймах

Таблиця 2

**Визначення моделі (шаблону) метагрупування донних безхребетних дельти Дунаю на основі величин показників метаструктури локальних угруповань (n = 23)**

Елементи метаструктури	Показники елементів метаструктури	Отримані значення показників метаструктури
Когерентність	Досліджені відсутності	1464
	Прогнозовані відсутності	2365
	<i>z</i> значення елемента	<b>-29,87</b> +
Оборот видів	Досліджений оборот видів	167579
	Прогнозований оборот видів	146890
	<i>z</i> значення елемента	1,60 —
Наявність скупчень видів	Індекс Морісіта	<b>1,37</b>
Модель метагрупування		Квазі-кLEMENTська градієнтна модель

Примітка. Показники, які виділено напівжирним шрифтом, значущі на рівні 5,0 % ( $p < 0,05$ ).

Таблиця 3

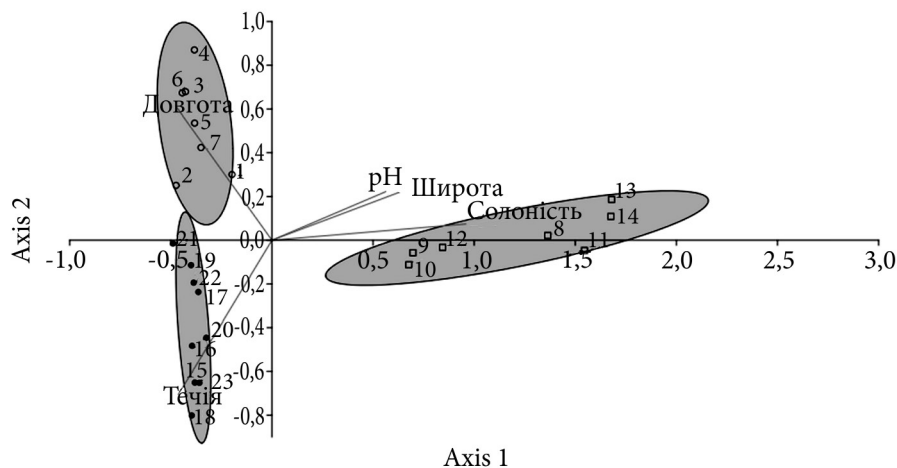
**Результати регресійного аналізу зв'язку просторових параметрів та чинників навколишнього середовища та структури метагрупування\***

Коефіцієнт	Значення коефіцієнту для параметрів біотопів (предикторів) локальних угруповань								
	широта	довгота	солоність	pH	концентрація O <sub>2</sub> у воді	інтенсивність течії	ΣS	ΣE	ΣE+S
<i>R</i> <sup>2</sup> <sub>adj.</sub>	<b>0,401</b>	<b>0,201</b>	<b>0,884</b>	<b>0,298</b>	0,014	<b>0,189</b>	<b>0,399</b>	<b>0,888</b>	<b>0,900</b>

Примітка. \* структура метагрупування виражена через бали CA1, отримані шляхом впорядкування матриці наявності — відсутності видів за методом взаємного усереднення з використанням CA; напівжирним шрифтом виділено коефіцієнти, значущі на рівні 5,0 % ( $p < 0,05$ ).

(11,33±8,73 %) та водотоках (16,23±3,54 %), різниця між якими за цим показником не була значущою (рис. 3, в).

Представленість комах достовірно відрізнялась лише для водойм з різною солоністю: найменшим цей показник був у солонуватоводних затоках (24,41±13,09 %), а найбільшим — у прісноводних водоймах (46,48±15,31 %). В локальних угрупованнях водотоків частка видів комах (38,59±

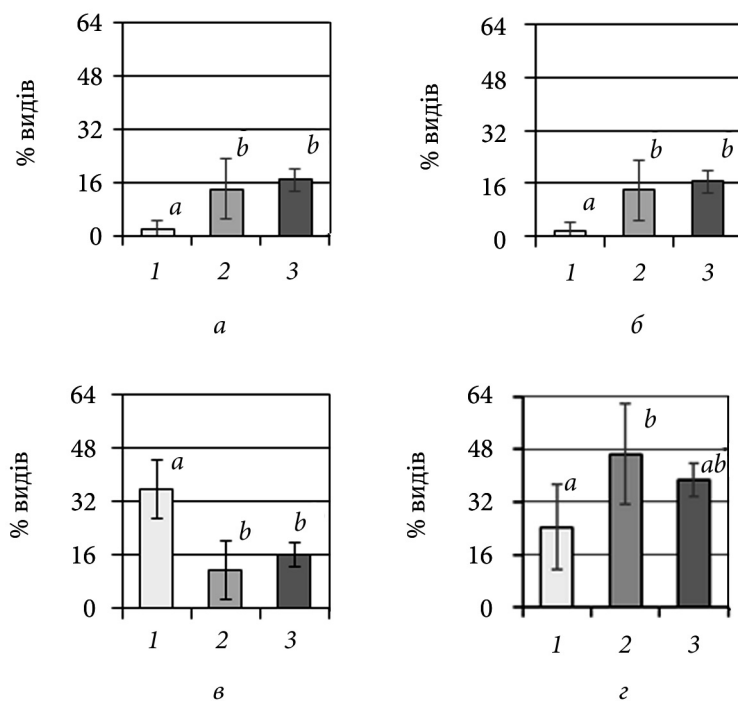


**Рис. 2.** Результати ССА залежності розташування локальних угруповань від екологічних та просторових чинників: нумерація угруповань як в табл. 1; квадрат — локальні угруповання солонуватоводних заток, чорні кола — локальні угруповання водотоків, світлі кола — локальні угруповання прісноводних водойм; еліпсами окреслені сукупності, які відрізняються між собою за видовим складом на рівні достовірності 74,0 %

5,04 %) була проміжною між водоймами обох типів і значуще від них не відрізнялась (рис. 3, з).

За результатами ISA подібність видового складу донних безхребетних в угрупованнях солонуватоводних заток забезпечувалась завдяки дев'яти видам (табл. 4). Найбільший індикаторний бал (100,0 %) характерний для *P. littoralis*, *G. aequicauda* та *Nereididae* sp, які зустрічались в усіх локальних угрупованнях солонуватоводних заток і не зустрічались в інших типах водних об'єктів. До них приєднується *H. diversicolor*, який крім того, що зустрічався в значних кількостях у всіх локальних угрупованнях солонуватоводних заток, зареєстрований і в локальних угрупованнях інших типів, зокрема у прісних водоймах. *I. balthica*, *P. simplex*, *M. slabberi* і *P. cercarioides* — зареєстровані в більшості локальних угруповань цієї групи, але характеризувались меншими показниками чисельності, ніж попередні види. *C. volutator* знайдено в значних кількостях в усіх локальних угрупованнях солонуватоводних заток, але також цей вид зустрічався в окремих локальних угрупованнях рукавів та прісних водойм, хоча і характеризувався меншими кількісними показниками.

У прісноводних водоймах виділено чотири характерні види донних безхребетних. *C. plumosus*, *L. udekemianus* та *E. octocollata* зустрічались також у локальних угрупованнях водотоків, а *A. aquaticus* — в усіх трьох групах водних об'єктів, однак значного кількісного розвитку всі ці види досягали саме в угрупованнях прісноводних водойм.



**Рис. 3.** Порівняння представленості окремих таксономічних груп безхребетних виділених сукупностей локальних угруповань: 1 — солонуватоводні водойми ( $n = 7$ ); 2 — прісноводні водойми ( $n = 8$ ); 3 — водотоки ( $n = 8$ ); а — Mollusca, б — Annelida; в — Crustacea; г — Insecta;  $\bar{x} \pm SD$ ; однаковими літерами в межах кожного таксону позначено вибірки, які достовірно не відрізняються одна від одної за результатами Tukey test ( $p > 0,05$ )

До характерних видів водотоків належать 14 представників донних угруповань (див. табл. 4). Типово, що види, які зустрічались виключно в локальних угрупованнях водотоків (*M. daudebartii* та *T. fluviatilis*), характеризувались не максимальним індикаторним балом, що пов'язано з їхньою слабкою розповсюдженістю в межах локальних угруповань цієї групи. Більшість же характерних видів водотоків реєструвалась також у прісноводних водоймах (*E. esperi*, *L. naticoides*, *P. nubeculosum*, *P. bicrenatum*, *P. scalaenum*, *D. polymorpha* та *P. fontinalis*), в солонуватоводних затоках (*O. obesus* та *P. hammoniensis*) або ж в усіх типах водних об'єктів (*C. curvispinum* і *T. newaensis*). Однак саме у водотоках ці види характеризувались суттєвими показниками чисельності.

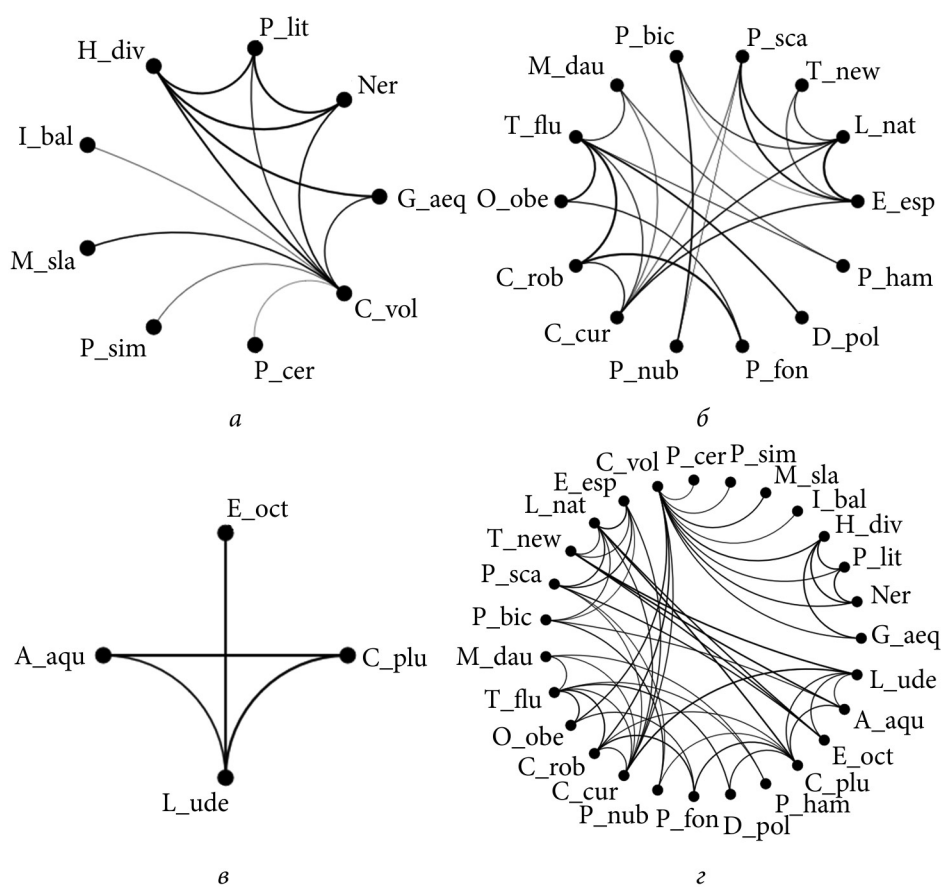
Розраховані коефіцієнти Пірсона показують, що в солонуватоводних затоках *C. volutator* має найбільшу кількість достовірних кореляційних залежностей і пов'язує всі характерні види цієї групи. Разом з *H. diversicolor* вони об'єднують локальні угруповання, які містять види, існування яких рознесено у просторі (*G. aequicauda* та *P. litoralis*) (рис. 4, а).

Таблиця 4

## IndVal характерних видів та залежність їх кількісного розвитку від екологічних та просторових чинників

Таксони безхребетних	Коди видів	IndVal (%) таксонів в групах локальних угруповань*		
		солоні затоки	прісні водойми	водотоки
<i>Nereididae</i> sp.	Ner	100,00	—	—
<i>Paranais litoralis</i> (Müller)	P_lit	100,00	—	—
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov)	G_aeq	100,00	—	—
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller)	H_div	93,04	+	—
<i>Idotea balthica</i> (Pallas)	I_bal	85,71	—	—
<i>Paranais simplex</i> Hrabě	M_sla	71,43	—	—
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden)	P_sim	71,43	—	—
<i>Pseudocuma cercarioides</i> Sars	P_cer	71,43	—	—
<i>Corophium volutator</i> (Pallas)	C_vol	63,63	+	+
<i>Esperiana esperi</i> (Férussac)	E_esp	—	+	84,75
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer)	L_nat	—	+	71,84
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	T_new	+	+	69,09
<i>Polypedilum scalaenum</i> Schrank	P_sca	—	+	65,89
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	P_bic	—	+	65,74
<i>Microcolpia daudebartii</i> (Prevost)	M_dau	—	—	63,64
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (Linnaeus)	T_flu	—	—	63,64
<i>Obesogammarus obesus</i> (G.O. Sars)	O_obe	+	—	61,98
<i>Chelicorophium robustum</i> (G.O. Sars)	C_rob	+	—	60,70
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars)	C_cur	+	+	60,60
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen)	P_nub	—	+	58,22
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus)	P_fon	—	+	57,85
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	D_pol	—	+	57,43
<i>Potamothenix hammoniensis</i> (Michaelsen)	P_ham	+	—	54,36
<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus)	C_plu	—	83,10	+
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus)	E_oct	—	75,71	+
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus)	A_aqu	+	73,94	+
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparède	L_ude	—	69,89	+

П р и м і т к а. \* Наведені коефіцієнти IndVal значущі на рівні 5,0 % ( $p < 0,05$ ); «+» — вид зустрічається в групі локальних угруповань, але значення IndVal недостовірні, «—» — вид у групі локальних угруповань відсутній.



**Рис. 4.** Кореляційні залежності між характерними видами в групах локальних угруповань: лінії відображають зв'язки між видами з коефіцієнтами кореляції Пірсона  $> 0,50$  з рівнем значущості 5,0 % ( $p < 0,05$ ); а — солонуватоводні водойми; б — водотоки; в — прісні водойми; г — дельта загалом; коди видів див в табл. 5

Кореляційний аналіз виявив дві групи характерних видів донних угруповань водотоків. Перша з них пов'язана з розповсюдженням молюсків *E. esperi* та *L. naticoides*, а друга — з молюсками *T. fluviatilis* (рис. 4, б). Обидві групи об'єднуються в межах водотоків ракоподібними *C. curvispinum*, кількісні показники та розповсюдження яких достовірно пов'язані з 6 із 14 характерних видів водотоків.

З чотирьох характерних видів прісноводних водойм три (*C. plumosus*, *A. aquaticus* та *L. udekemianus*) утворюють спільну групу, а представленість *E. octoculata* достовірно корелює лише з представленістю *L. udekemianus* (рис. 4, в).

У межах всіх локальних донних угруповань дельти Дунаю зареєстровано високі кореляційні залежності між характерними видами різних типів водних об'єктів (рис. 4, г). Так, угруповання солонуватоводних водойм пов'язані з угрупованнями водотоків через *C. volutator*, для якого

відмічаються достовірні кореляційні зв'язки з ракоподібними рукавів дельти (*O. obesus*, *C. robustum* та *C. curvispinum*). Також всі характерні види прісних водойм пов'язані з видами водотоків, найбільша кількість достовірних кореляцій зареєстрована для *C. plumosus* та *T. newaensis*.

Результати встановлених залежностей чисельності характерних видів донних безхребетних від основних чинників середовища наведено на рисунку 5. Зазначимо, що для *A. aquaticus* достовірні коефіцієнти кореляції були отримані з показниками довготи ( $r = 0,43$ ;  $p = 0,04$ ), а для *P. hammoniensis* — з інтенсивністю течії ( $r = 0,49$ ;  $p = 0,02$ ), але в зв'язку з тим, що значення  $r < 0,50$ , вони на рисунку не наведені.

Солоність вод мала суттєвий вплив на розвиток 15 характерних видів (55,56 %). Для чисельності всіх характерних видів солонуватоводних заток зареєстровано тісний позитивний зв'язок зі збільшенням солоності води ( $r = 0,60$ — $0,92$ ;  $p < 0,05$ ), негативний достовірний вплив цього показника відмічається для частини видів водотоків (*E. esperi*, *L. naticoides* і Chironomidae р. *Polypedilum*), а також для характерного виду прісноводних водойм *L. udekemianus*.

Наявність та інтенсифікація течії зумовлює зростання показників чисельності для 10 характерних видів водотоків ( $r = 0,51$ — $0,81$ ;  $p < 0,05$ ) і пригнічує розвиток лише *H. diversicolor* ( $r = -0,53$ ;  $p = 0,01$ ). Загалом цей предиктор пов'язаний з чисельністю 40,74 % характерних видів.

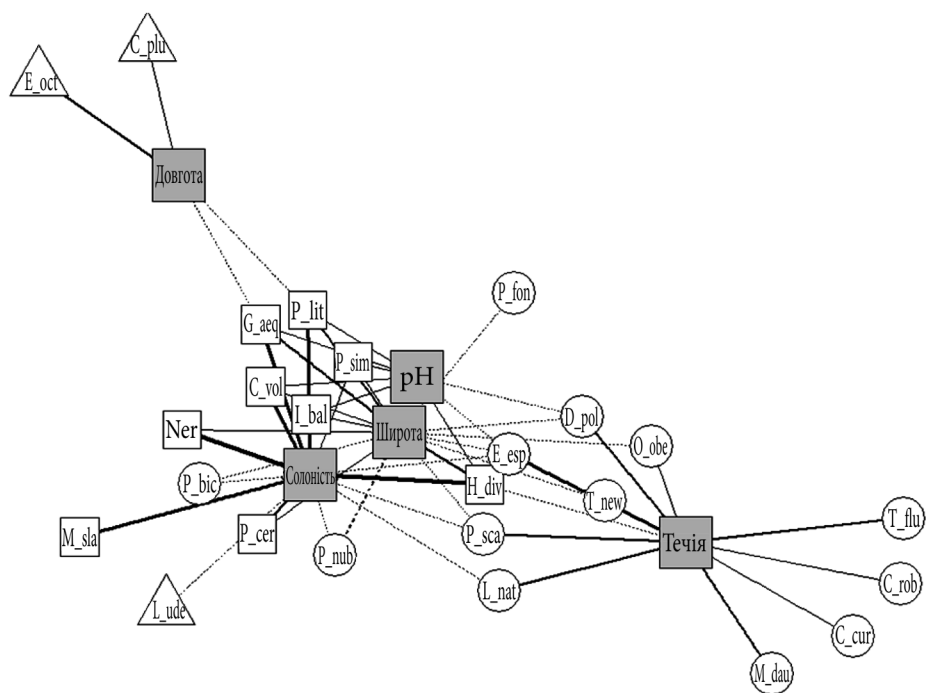
Показники рН змінюються у дельті в незначних межах (див. табл. 1), найбільш суттєво серед предикторів рН корелює з географічною широтою ( $r = 0,53$ ,  $p = 0,02$ ). Загалом достовірна залежність розвитку від цього показника зареєстрована у семи характерних видів (25,93 %): позитивна — для таксонів солонуватоводних заток ( $r = 0,51$ — $0,58$ ,  $p < 0,05$ ) та негативна — для моллюсків водотоків *D. polymorpha* ( $r = -0,58$ ,  $p = 0,004$ ) та *E. esperi* ( $r = -0,53$ ,  $p = 0,01$ ).

Залежність зміни чисельності від географічної широти відмічено для 16 характерних видів (59,26 %). Загалом цей показник пов'язаний зі змінами солоності вод ( $r = 0,61$ ,  $p = 0,002$ ) та течією ( $r = 0,50$ ,  $p = 0,01$ ). Зі зростанням географічної широти збільшується чисельність восьми характерних видів солонуватоводних заток ( $r = 0,52$ — $0,71$ ,  $p < 0,05$ ) та зменшується — для восьми характерних видів водотоків ( $r$  змінюється в діапазоні від  $-0,52$  до  $-0,69$  при  $p < 0,05$ ).

Лише для чотирьох видів (14,81 %) відмічається достовірна залежність розвитку від показників географічної довготи, зокрема позитивний зв'язок зареєстровано для характерних видів прісноводних водойм *C. plumosus* ( $r = 0,54$ ,  $p = 0,01$ ) та *E. octoculata* ( $r = 0,69$ ,  $p = 0,0003$ ) та негативний — для видів солонуватоводних заток *P. litoralis* ( $r = -0,53$ ,  $p = 0,01$ ) і *G. aequicauda* ( $r = -0,54$ ,  $p = 0,01$ ).

### Обговорення результатів досліджень

Квазі-кLEMENTська модель, як і основна кLEMENTська модель, вказує на те, що метагруповання складається з окремих видів, які виявляють схожу реакцію на градієнти навколишнього середовища та змінюються



**Рис. 5.** Кореляційні залежності між характерними видами та просторовими і екологічними чинниками середовища: наведені  $r > 0,50$  значущі на рівні 5,0 % ( $p < 0,05$ ); суцільна лінія — кореляція позитивна, пунктирна лінія — кореляція негативна, товщина ліній збільшується пропорційно коефіцієнтам кореляції від 0,5 до 1,0; сірі прямокутники — чинники, білі квадрати — характерні види солонуватоводних водойм, білі трикутники — характерні види прісних водойм, білі кола — характерні види водотоків; коди видів як у табл. 5

групами в просторі [9, 22]. Отже, на різних кінцях екологічного градієнту формуються дискретні угруповання безхребетних, зв'язані через перехідну зону, однак в квазі-кLEMENTській структурі ця перехідна зона слабо виражена. Межі ареалів квазі-кLEMENTських структур згруповані на кінцях латентного градієнта навколишнього середовища, але більшість видів охоплює більшу його частину, що свідчить про композиційну єдність метаугруповання [37].

На відміну від кLEMENTської структури метаугруповань, яка є найбільш розповсюдженою в гідроекосистемах [19, 25], квазі-кLEMENTська модель діагностується не часто. Зокрема, цей шаблон був характерним для метаугруповання бентосних безхребетних природних ділянок дельти р. Хуанхе [26] і зумовлювався переважно просторовими чинниками, на відміну від відновлених акваторій, де структура характеризувалась вкладеною моделлю розподілу за умови екологічної фільтрації видів залежно від чинників зовнішнього середовища.

Структура донних угруповань Кілійської дельти Дунаю виражається в просторовій віддаленості та відокремленні групи морських і солонува-

товодних видів від прісноводних, а також видів прісноводних водойм від водотоків. Проте значна кількість евригаліних форм, а також взаємопроникнення видів з різною толерантністю до солоності та інтенсивності течії в нетипові для них акваторії з током прісних або морських вод [29] зумовлює тісний зв'язок означених сукупностей. Водночас формування прісноводних заток дельти відбувається в тісній взаємодії з гирловими ділянками рукавів [1], що зумовлює високий зв'язок складу локальних донних угруповань прісноводних водойм та водотоків, тобто донні комплекси прісноводних водойм дельти є не типовим озерними, а в основі складаються із залишків угруповань водотоків. Отже, квазі-модель метаугруповання донних безхребетних дельти, в першу чергу, пов'язана розмитістю перехідної зони (за видовим складом) як між солонуватоводними та прісноводними локальними угрупованнями, так і між прісними водоймами та водотоками, зокрема відсутністю типової водойменої компоненти.

Ядро локальних угруповань у солонуватоводних водоймах формують ракоподібні *C. volutator*, з якими пов'язана більшість характерних видів цієї групи. Для водотоків такими центрами консолідації є молюски, які об'єднують дві підгрупи локальних угруповань, перша з яких пов'язана з *E. esperi* і *L. naticoides*, а друга — з *T. fluviatilis*. Зв'язок між двома цими комплексами водотоків забезпечують ракоподібні *C. curvispinum*. В опріснених водоймах характерні види тісно пов'язані як між собою через центральний вид *L. udekemianus*, так і з характерними видами водотоків, що зумовлює єдність прісноводної частини метаугруповання. Зв'язок прісної та солоної частин дельти здійснюється завдяки рухливим формам ракоподібних *C. volutator*, *O. obesus*, *C. curvispinum* і *C. robustum*.

Структура метаугруповання Кілійської дельти формується під сукупною дією просторових та екологічних чинників, з суттєвим переважанням останніх (див. табл. 3), серед яких солоність має ключове значення. Видова структура локальних угруповань солонуватоводних заток достовірно відрізняється від прісних водних об'єктів за представленістю молюсків, кільчастих червів та ракоподібних, а для комах така закономірність відмічається для різних груп водойм (див. рис. 4). Високі показники солоності у солонуватоводних затоках сприяють розвитку морських борео-атлантичних видів, переважна більшість яких не проникає в прісноводні акваторії.

Окрім солоності структуру донних угруповань визначає також течія. За цим параметром локальні угруповання водотоків у своїй більшості відокремлюються від водойм (як солонуватоводних, так і прісноводних) (див. рис. 2), а для розподілу переважної кількості характерних видів рукавів дельти цей чинник є визначальним.

Зростання показника рН кореляційно пов'язане зі змінами солоності у солонуватоводних водоймах і позитивно впливає на розвиток більшості характерних видів локальних угруповань цього типу, а також знижує показники чисельності окремих молюсків водотоків.

Поява серед ключових чинників географічної широти зумовлена широтними змінами основних предикторів (солоності та течії) в дельті Дунаю, а географічна довгота впливає лише на розвиток деяких характерних видів водойм (рис. 5), що, можливо, пояснюється віддаленістю локальних угруповань водних об'єктів цього типу в паралельному напрямку із заходу на схід.

Отже, структура метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю зумовлена сортуванням видів вздовж градієнта навколишнього середовища, пов'язаного насамперед зі змінами солоності вод та інтенсивністю течії. Розсіювання також належить до ключових чинників формування моделі метаугруповання і зумовлено розгалуженою мережею протоків, які з'єднують між собою локальні угруповання різних частин дельти.

### Висновки

Сукупність локальних угруповань донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю описується як метаугруповання квазі-кLEMENTської моделі і складається з відокремлених груп видів солонуватоводних водойм, прісноводних водойм та водотоків, між якими спостерігається розмитість або відсутність перехідної зони. Формування та існування цього метаугруповання підтримується завдяки взаємодії комплексів видів з абіотичними чинниками зовнішнього середовища (зокрема солоністю та рН вод, а також інтенсивністю течії) та зумовлюється їх поширенням через розгалужену мережу протоків дельти.

В метаугрупованні загалом визначено 27 характерних видів (9 — для солонуватоводних угруповань, 4 — для угруповань прісноводних водойм та 14 — для водотоків), які пов'язують локальні угруповання в межах окремих груп. Ядро угруповань солонуватоводних водойм складають бореоатлантичні ракоподібні *C. volutator*, прісноводних водотоків — червононогі молюски *E. esperi*, *L. naticoides*, *T. fluviatilis*, а прісноводних водойм — *L. udekemianus*. Локальні угруповання прісних водойм є похідними угруповань водотоків, що підтверджується високими кореляційними зв'язками між характерними видами обох типів сукупностей локалітетів. Зв'язок між солонуватоводними та прісноводними локальними угрупованнями забезпечується розповсюдженням ракоподібних Corophiidae та Gammaridae. Кількісна представленість характерних видів у дельті пов'язана переважно з солоністю вод, інтенсивністю течії та взаємною віддаленістю локальних угруповань одне від одного, що підтверджує переважання механізмів сортування видів вздовж градієнта навколишнього середовища у формуванні моделі метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю.

#### Список використаної літератури

1. Гидрология дельты Дуная. Москва: ГЕОС, 2004. 448 с.
2. Левина О. В. Макрозообентос советского участка Дуная. Киев, 1988. 29 с. Деп. в ВИНТИ, № 7833-88.

3. Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Условия ее существования и использования. Часть III. Водоемы Килийской дельты Дуная. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 280 с.
4. Оливари Г.А. Бентос советского участка Дуная. *Дунай и придунайских водоемов в пределах СССР*. Киев: Изд-во АН УССР, 1961. Т. 36. С. 145—165.
5. Харченко Т.А. Макрозообентос. *Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоёмов*. Киев: Наук. думка, 1993. С. 164—178.
6. Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A. et al. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 2011. Vol. 30. P. 310—327.
7. Chaparro G., Horvath Z., O'Farrell I. et al. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biol.* 2018. Vol. 53, N 4. P. 331—406. <https://doi.org/10.1111/fwb.13076>
8. Chaparro G., O'Farrell I., Hein T. Multi-scale analysis of functional plankton diversity in floodplain wetlands: Effects of river regulation. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 667. P. 338—347.
9. Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington Publication Sciences, 1916. 512 p.
10. Connor E.F., Simberloff D. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology*. 1979. Vol. 60. P. 1132—1140.
11. Dallas T. Metacom: an R package for the analysis of meta-community structure. *Ecography*. 2014. Vol. 37. P. 402—405.
12. Diamond J.M. Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press. 1975. P. 342—444.
13. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 67. P. 345—366.
14. Erős T., Takács P., Sály P. et al. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 722. P. 31—43. DOI 10.1007/s10750-013-1673-8
15. Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1926. Vol. 53, N 1. P. 7—26. <https://doi.org/10.2307/2479933>
16. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
17. Heino J. Environmental heterogeneity, dispersal mode and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 3, N 2. P. 344—355. DOI: 10.1002/ece3.470
18. Heino J., Mykrä H., & Rintala J. Assessing patterns of nestedness in stream insect assemblages along environmental gradients. *Écoscience*. 2010. Vol. 17, N 4. P. 345—355. <https://doi.org/10.2980/17-4-3263>
19. Heino J., Melo A. S., Siqueira T. et al. Metacommunity organisation, spatialextent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*. 2015. Vol. 60, N 5. P. 845—869. <https://doi.org/10.1111/fwb.12533>
20. Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press. 2001. 375 p.
21. Kharchenko T.A., Lyashenko A.V. Structural and functional parameters of macrozoobenthos of water ecotones and indicators of the ecotone boundaries. *Hydrobiological Journal*. 1998. Vol. 34. N 2—3. P. 111—119.
22. Leibold M.A., Mikkelsen G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 2002. Vol. 97, N 2. P. 237—250.
23. Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7, N 7. P. 601—613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

24. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Communities of benthos invertebrates of the Kiliya delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59, N 6, P. 3—19. DOI: 10.1615/HydrobJ.v59.i6.10
25. Liborio C.H.L., Loyola-Bartra O. Lake metacommunity structures are consistent among ecoregions and taxonomic groups across the United States. *Freshwater Biology.* 2025. Vol. 70, N 6: e70065. <https://doi.org/10.1111/fwb.70065>.
26. Liu D., Yu H., Lu K. et al. Freshwater releases into estuarine wetlands change the determinants of benthic invertebrate metacommunity structure. *Frontiers in Ecology and Evolution.* 2021. Vol. 9. 721628. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.721628>
27. 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. 17—32.
28. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Edge effect display in the communities of benthic invertebrates of the Danube River delta. *Ibid.* 2021. Vol. 56, N 6. P. 19—37.
29. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye., Guleykova LV., Pogoryelova M.S. Peculiarities of the structural and functional characteristics of contact hydrobiocenoses. *Ibid.* 2020. Vol. 56, N 1. P. 3—23.
30. 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. *Ibid.* 2013. Vol. 49, N 3. P. 27—40.
31. Meynard C.N., Lavergne S., Boulangeat I. et al. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography.* 2013. Vol. 40, N 8. P. 1560—1571. <https://doi.org/10.1111/bi.12116>.
32. Patterson B. D., Atmar A. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society.* 1986. Vol. 28, N 1—2. P. 65—82.
33. Petersen C.G.J. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters. *Report from the Danish Biological Station.* 1915. Vol. 23. 28 p.
34. Petersen C.G.J. A brief survey of the animal communities in Danish waters. *American Journal of Science* (Ser. 5). 1924. Vol. 7, N 41. P. 343—354.
35. Petsch D.K., Pinha G.D., Takeda A.M. Dispersal mode and flooding regime as drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia.* 2017. Vol. 788. P. 131—141. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2993-2>
36. Pires M.M., Bieger L., Boelter T. et al. Spatiotemporal assembly patterns of macroinvertebrate metacommunity structure in subtropical wetlands with different hydroperiods. *International Review of Hydrobiology.* 2021. Vol. 106, N 5—6. P. 239—248. <https://doi.org/10.1002/iroh.202002072>
37. Presley S.J., Higgins C.L., Willig M.R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos.* 2010. Vol. 119, N 6. P. 908—917
38. Rodrigues-Filho C.A.S., Gurgel-Lourenço R.C., Ramos E.A. et al. Metacommunity organization in an intermittent river in Brazil: the importance of riverine networks for regional biodiversity. *Aquatic Ecology.* 2020. Vol. 54. P. 145—161. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09732-1>
39. Soininen J., Kokocinski M., Estlander S. et al. Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Ecoscience.* 2007. Vol. 14, N 2. P. 146—154. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[146:NNADOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[146:NNADOP]2.0.CO;2)
40. Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton. 1982. 296 p.
41. Valanko S., Heino J., Westerbom M. et al. Complex metacommunity structure for benthic invertebrates in a low-diversity coastal system. *Ecology and Evolution.* 2015. Vol. 5, N 22. P. 5203—5215. <https://doi.org/10.1002/ece3.1767>
42. Whittaker R.H. Communities and ecosystems. The Macmillan Company, New York. 1975. 385 p.

43. Wright D., Patterson B., Mikkelsen G. et al. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 1—20. <https://doi.org/10.1007/s004420050348>

44. Yang M.Y., Lu K.L., Batzer D.P., Wu H.T. Freshwater release into estuarine wetlands changes the structure of benthic invertebrate assemblages: a case study from the Yellow River Delta. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 687, P. 752—758. DOI:10.1016/j.scitotenv.2019.06.154

45. Yang W., Li X., Sun T. et al. Macrobenthos functional groups as indicators of ecological restoration in the northern part of china's yellow river delta wetlands. *Ecological Indicators*. 2017. Vol. 82, P. 381—391. DOI:10.1016/j.ecolind.2017.06.057

46. Yunoki T., Velasco L.T. Fish metacommunity dynamics in the patchy heterogeneous habitats of varzea lakes, turbid river channels and transparent clear and black water bodies in the Amazonian Lowlands of Bolivia. *Environmental Biology of Fishes*. 2016. Vol. 99. P. 391—408. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0481-1>

Надійшла 12.08.2025

*K.Ye. Zorina-Sakharova*, PhD (Biol.), Senior Researcher,  
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,  
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine  
e-mail: [katernazorinasakharova@gmail.com](mailto:katernazorinasakharova@gmail.com)  
ORCID 0000-0001-6159-2642

*A.V. Liashenko*, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Leading Researcher,  
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,  
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine  
e-mail: [artemLyashenko@bigmir.net](mailto:artemLyashenko@bigmir.net)  
ORCID 0000-0003-0028-4974

#### FEATURES OF THE STRUCTURE AND FORMING FACTORS OF THE BENTHIC INVERTEBRATE METACOMMUNITY IN THE KILIYA DELTA OF THE DANUBE

The aim of this study was to investigate the assemblage of local benthic macroinvertebrate communities in the Kiliya branch of the Danube Delta from the perspective of metacommunity theory, with a focus on identifying key environmental drivers and species groups that determine the formation and maintenance of its spatial structure. Based on the application of the pattern based Elements of Metacommunity Structure (EMS) approach, the metacommunity of benthic invertebrates in the Kiliya Delta corresponds to a quasi-Clementsian structure, consisting of distinct species groups associated with brackish waterbodies, freshwater waterbodies, and lotic habitats, with a blurred or absent transition zone between them. This structure is maintained by the distribution patterns of 27 typical species, which mediate connections both within and across the identified groups. The distribution of these typical species is primarily shaped by water salinity and flow intensity, along with spatial isolation between local assemblages. These factors result in species sorting mechanisms prevailing along environmental gradients within this metacommunity.

**Keywords:** *local communities, quasi-Clementsian metacommunity structure, benthic invertebrates, typical species, environmental and spatial factors.*