

На правах рукописи

БАТУРИНА

Наталья Сергеевна

**СООБЩЕСТВА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОДОТОКОВ
СЕВЕРНОГО АЛТАЯ И ЗАПАДНОГО САЯНА**

03.02.04 — зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Новосибирск – 2015

Работа выполнена на кафедре общей биологии и экологии факультета естественных наук федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет»

Научный руководитель: **Сергеев Михаил Георгиевич,**
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Заика Валентин Викторович,**
доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН (г. Кызыл), лаборатория биоразнообразия и геоэкологии, заведующий лабораторией

Безматерных Дмитрий Михайлович,
кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных и экологических проблем СО РАН, заместитель директора по научной работе

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук (БПИ ДВО РАН), г. Владивосток

Защита состоится 22 декабря 2015 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе 11.

Факс: +7 (383) 217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН и на сайте eco.nsc.ru

Автореферат разослан « » октября 2015 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Донные беспозвоночные — один из важнейших функциональных компонентов лотических и лимнических экосистем. Поскольку они представлены как консументами, так и редуцентами, то их роль в перераспределении потоков вещества и энергии, в том числе на начальных этапах разложения аллохтонного вещества, крайне значима. В горных водотоках среди донных беспозвоночных преобладают представители экологической группы макрозообентоса (Townsend, 1989), поскольку, как правило, остальные функциональные группы животных представлены слабо. В подобных экосистемах беспозвоночные, входящие в макрозообентос, относятся почти исключительно к типам Plathelminthes (=Platyhelminthes), Annelida, Arthropoda и Mollusca. Очень важно, что среди таких Invertebrata довольно много амфибионтных насекомых, участвующих в перемещении вещества и энергии не только вдоль водотока, но и между речными и наземными экосистемами. Все это определяет необходимость установления закономерностей пространственной и функциональной организации населения донных беспозвоночных горных водотоков и оценки его роли в поддержании устойчивости лотических систем.

Видовой состав донных беспозвоночных горных территорий определяется не только исторически сложившимся региональным пулом видов, но и локальными особенностями речных сетей: геоморфологическим строением русла, преобладающим питанием реки, положением водотока в речной сети, типом прибрежных наземных экосистем (что определяет преобладающий тип органического вещества в системе: автохтонное или аллохтонное), а также — в современных условиях — характером и интенсивностью человеческой деятельности на том или ином участке речного бассейна. Изменения в структуре сообществ донных беспозвоночных могут свидетельствовать как о локальных изменениях абиотических параметров среды, так и об общесистемных перестройках. Исследование таксономической и функциональной структуры сообществ донных беспозвоночных в пространстве речной сети позволит в дальнейшем дать корректную оценку степени воздействия человека на экосистему водотока и установить общие и локальные закономерности устройства и пути формирования речных экосистем горных регионов.

Хотя водные биоценозы интенсивно исследуются на протяжении почти полутора веков, многие водные бассейны слабо освоенных горных районов до сих пор остаются неизученными. К таким территориям относится и Алтае-Саянская горная страна, которая входит в состав Алтае-Саянского экорегиона. Вместе с тем это одна из слабо освоенных горных территорий Российской Федерации, которая характеризуется густой и разветвленной речной сетью, принадлежащей главным образом к бассейнам рек Обь и Енисей. Потенциал водных ресурсов данной территории до конца не оценен, однако постепенное освоение региона может

привести к необратимой трансформации лотических экосистем и к потере уникального биоразнообразия гидробионтов.

Степень разработанности. К настоящему времени получены представительные данные по сообществам донных беспозвоночных, относящихся к группе макрозообентоса, водоемов и водотоков различного типа для некоторых регионов Горного Алтая (Северо-Западный, Северо-Восточный и, отчасти, Центральный Алтай) и Саяна (в основном в пределах Тувы). В то же время многие части Алтае-Саянской горной страны остаются практически неизученными. К числу таковых относятся Северный Алтай и северный макросклон Западного Саяна, сравнительное исследование которых должно позволить выявить не только общие закономерности распределения сообществ бентосных Invertebrata, но и выявить характер их трансформации при антропогенной нагрузке, поскольку многие речные долины Северного Алтая хорошо освоены человеком, тогда как на северном макросклоне Западного Саяна антропогенное воздействие минимально. На основе такого сопоставления может быть построена модель пространственно-структурной организации экосистем малых и средних горных рек юга Сибири.

Цель исследования – выявить характер пространственно-структурной организации сообществ донных беспозвоночных, входящих в экологическую группу макрозообентоса, постоянных водотоков северного макросклона Западного Саяна и Северного Алтая.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. Определить видовой состав донных беспозвоночных в изученных водотоках Северного Алтая и Западного Саяна.
2. Выявить таксономический состав функциональных трофических групп донных беспозвоночных.
3. Сравнить видовой состав основных отрядов донных беспозвоночных и их функциональных трофических групп в Северном Алтае и Западном Саяне.
4. Оценить изменчивость разнообразия и выравненности сообществ донных беспозвоночных изученных горных водотоков.
5. Определить зоны, в которых наблюдается значительная трансформация структурной организации сообществ донных беспозвоночных вдоль продольного профиля рек.
6. Выявить основные типы сообществ донных беспозвоночных по соотношению функциональных трофических групп, а также особенностей распределения в пространстве.
7. Сравнить пространственно-структурную организацию населения донных беспозвоночных водотоков северного макросклона Западного Саяна и Северного Алтая.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Для населения донных беспозвоночных, входящих в состав экологической группы макрозообентоса, постоянных водотоков северо-западных окраин Алтае-Саянской горной страны характерны: а) минимальные значения степени разнообразия для сообществ кренальных участков рек и участков с повышенным уровнем антропогенной нагрузки; б) максимальные значения

- в зоне метаритрали на участках с каменистым грунтом; в) снижение уровня разнообразия сообществ в нижней части метаритрали и на участках с мягкими типами грунтов и участках с антропогенной нагрузкой.
2. Формирование структуры сообществ донных беспозвоночных на уровне функциональных трофических групп определяется в первую очередь геоморфологическими параметрами русла, типом наземных экосистем, тогда как таксономическая структура функциональных групп донных макробеспозвоночных обусловлена комплексом локальных абиотических факторов (температура воды, расход воды, характер грунта).
 3. Для пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных горных водотоков северо-западных окраин Алтае-Саянской горной системы прослеживается высотная зональность: выделяются кренальные типы сообществ с высокой степенью дифференциации от водотока к водотоку, метаритральные типы сообществ и сообщества гипоритральной зоны, сформировавшиеся на мягких грунтах.

Научная новизна. Получены современные данные по видовому составу, численности и биомассе донных беспозвоночных, входящих в состав экологической группы макрозообентоса, в постоянных водотоках Северного Алтая и северного макросклона Западного Саяна. Впервые установлены особенности распределения организмов, представляющих основные функциональные трофические группы, в водотоках Северного Алтая и северного макросклона Западного Саяна. Разработана оригинальная типизация бентосных сообществ исследуемой территории с учетом гидроморфологических характеристик водотоков. Выявлены закономерности пространственной и структурной неоднородности сообществ донных беспозвоночных на различных участках речных систем.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы позволяют получить комплексное представление о биоразнообразии донных беспозвоночных, входящих в состав экологической группы макрозообентоса, и выделить виды, редко встречающиеся в водотоках слабоизученных горных территорий юга Сибири. Перспективно использование полученных данных как фундамента для разработки стратегии сохранения биоразнообразия, определения участков водотоков, рекомендуемых к охране, обоснования проведения экологического мониторинга, разработки рекомендаций, ориентированных на минимизацию экологического ущерба. Кроме того, появляется возможность выделения критических участков, на которых трансформация структуры биоценозов может привести к катастрофическим последствиям.

Типизация водотоков по структурным характеристикам донного населения может служить научной основой для создания региональной базы данных о фоновом состоянии сообществ донных беспозвоночных в горных водотоках разного типа. Данные по биологическому разнообразию, оценкам биомассы и структуре сообществ могут быть использованы при расчетах возможной рыбопродуктивности водных объектов.

Материалы диссертации могут найти применение при подготовке общих и специальных курсов по зоологии беспозвоночных, экологии, гидробиологии.

Результаты исследований использованы при разработке спецкурсов «Гидробиология. Экосистемы континентальных вод» и при создании методического пособия «Макрозообентос (ракообразные и мекоптероидные насекомые) лесостепного Приобья: справочник-определитель (электронное учебное пособие)» (Батурина, 2013).

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов определяется использованием стандартных методов отбора проб. Объем первичных материалов достаточен для решения поставленных задач. Методическая база проведенных исследований соответствует поставленным задачам, при анализе полученного материала применены корректные статистические методы. Видовое определение донных беспозвоночных проводилось с использованием современной справочной литературы и подтверждалось совместно с к.б.н. Л.В. Петрожицкой, д.б.н. М.В. Чертопрудом, д.б.н. М.Г. Сергеевым.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на международных, всероссийских и региональных конференциях: Международной научно-практической конференции «Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность» (Москва, 2011), Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011), IV Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (Сухуми, 2012), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2012), Всероссийской научной конференции «Состояние, перспективы изучения и сохранения ландшафтного и биологического разнообразия растительного и животного мира особо охраняемых природных территорий Алтае-Саянского экорегиона» (Красноярск, 2013), 11-м Международном ортоптерологическом конгрессе (КНР, Кунмин, 2013), 2-м Международном симпозиуме бентосного сообщества Азии (Республика Корея, Пусан, 2014), V Всероссийской научной конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (Майкоп, 2014), на международном семинаре по экологии беспозвоночных, проведенным на базе Колледжа наук о жизни Педагогического университета Синьцзяна (КНР, Урумчи, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ, в том числе 3 в журналах из списка ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, изложена на 200 страницах, включает 37 рисунков, 6 таблиц и приложения. В списке литературы 162 источника, из них 43 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом исследований автора, проводившихся в бассейнах пяти рек Северного Алтая и четырех рек северного макросклона Западного Саяна. Все результаты получены лично соискателем либо при его непосредственном участии в случае коллективных работ, при проведении которых он выступал в качестве ответственного исполнителя.

Благодарности. Автор благодарит научного руководителя М. Г. Сергеева за советы, постоянную помощь, поддержку на протяжении всех этапов работы. Автор выражает искреннюю благодарность за помощь в определении материала

Л. В. Петрожицкой (лаборатория систематики беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН). Автор глубоко признателен М. В. Чертопруду (Кафедра гидробиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова) за советы, помощь в определении и ценные комментарии к работе. На всех этапах выполненной работы мы опирались на поддержку коллег по кафедре общей биологии и экологии: А. М. Бывальцева, А. Г. Бугрова, А. В. Друзьяки, В. М. Далецкой, О. В. Ефремовой, Е. А. Молодцовой, В. В. Молодцова, Л. В. Омельченко, С. Н. Пантелеевой, Л. Б. Пшеницыной, Р. Е. Романова, А. Н. Трубицыной, В. А. Юдкина. Неоценимую помощь в проведении полевых работ оказали Г. А. Деревянкина (СПбГУ), А. Ю. Кондаурова, И. В. Яранцева, Е. П. Миллер (НГУ).

Отдельная благодарность моим родителям – Батуриным Сергею Олеговичу и Ольге Анатольевне, брату и друзьям за безграничное терпение и поддержку в период работы над диссертацией.

Исследование выполнено благодаря частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты 08-04-92228 и 13-04-91163), программ "Развитие научного потенциала высшей школы" (проекты 2.2.3.1/1557 и 10984) и «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (контракт 02.740.11.0277).

Глава 1. СООБЩЕСТВА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ

На основе анализа литературных данных охарактеризованы главные механизмы формирования речных экосистем. Приведена эколого-гидрологическая классификация речных зон, проанализированы основные концепции структурно-функциональной организации лотических экосистем и этапы их становления. Обсуждается распределение жизненных форм донных беспозвоночных в условиях изменчивости абиотических параметров среды, описываются адаптации, свойственные различным гидробионтам. Дана характеристика параметров функциональных трофических групп (ФТГ) донных беспозвоночных, выделенных в соответствии с представлениями К. Камминса (Cummins, 1973 и др.) по сочетаниям признаков трофических ресурсов: размеру частиц, типу и доступности пищи.

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Дано описание геологического строения, истории, рельефа, климата и ландшафтов основных хребтов Северо-Алтайской провинции Горного Алтая и Западного Саяна. Охарактеризованы особенности исследованных речных долин, самих водотоков и характер антропогенной нагрузки на соответствующие экосистемы.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Методы сбора и объем материала

Материал собран в июле 2010–2013 гг. в водотоках Северного Алтая (рр. Сема, Ануй, Песчаная, Черга, Сараса) и Западного Саяна (Она, Кебеж, Таштып,

Иджим). Закладка пробных участков осуществлялась вдоль русла водотока в пределах последовательных высотных интервалов (обычно 200 м, в некоторых случаях 100 м). Участки отбора проб нумеровались от истока вниз по течению реки в восходящем порядке: по р. Сема — С1–С9, Ануй — А1–А7, Песчаная — П1–П8, Черга — Ч1–Ч4, Сараса — Сар1–Сар4, Она — О1–О8, Кебеж — К1–К5, Таштып — Т1–Т4, Иджим — И1–И3. На каждом участке проводились фаунистические сборы и количественные учеты численности донных беспозвоночных стандартными гидробиологическими методами (Руководство..., 1992), в том числе закладывались трансекты с трёхкратной повторностью, площадь учётной площадки составляла 625 см². Оценивались абиотические параметры среды: температуры воды, скорости течения, глубины и ширины русла, характера субстрата. Автором лично обработаны 204 количественные пробы, всего 5648 особей.

3.2. Статистический анализ данных

Для оценки сходства сообществ использован индекс Брэя–Кертиса (Bray, Curtis, 1957), а также коэффициент ранговой корреляции Спирмена (всё для долей видов по биомассе в сообществе) (Песенко, 1982). Соответствие распределений нормальному закону проверено по критерию согласия Пирсона. Для типизации донного населения беспозвоночных применен кластерный анализ на основе матриц структурной организации бентосных сообществ. Затем по полученным матрицам сходства строятся дендрограммы с использованием метода попарной кластеризации. Выделение уровня сходства, на котором определяют конечное число кластеров, осуществляется с использованием метода бутстреппинга – определения статистик вероятностных распределений, основанного на многократной генерации псевдовыборок методом Монте-Карло на основе имеющейся выборки. При этом для каждого объединения в процессе кластеризации определяется уровень поддержки, значимым обычно принимается уровень более 50 %. В связи с изменением показателей бутстреппинга при повторном пересчете (в интервале ± 5 %), что, скорее всего, отражает особенности алгоритма расчетов в пакете PAST, для оценки значимости объединений выборок мы также использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Сопоставление совокупностей сообществ, полученных с помощью двух разных подходов, позволяет определить наиболее значимые объединения и выбрать уровень сходства на дендрограмме для выделения кластеров.

Для расчетов использовано лицензионное (StatSoft, Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10) и свободно распространяемое программное обеспечение PAST 2.16 и 3.01.

Глава 4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ СЕВЕРНОГО АЛТАЯ И ЗАПАДНОГО САЯНА

4.1. Степень изученности

Приведен краткий очерк гидробиологических исследований в бассейнах рек Северо-Алтайской провинции Горного Алтая, в частности рр. Сема и Черга (Бекетов, 2004, 2005; Петрожицкая, 2009; Попова, 2006). Подчеркнута

значительная неравномерность изученности населения донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая. Отмечена фрагментарность данных по рекам Западного Саяна: Она–Абакан (Петрожицкая, Родькина, 2002), Большие Уры (Кухарева, 2001), Ус (Адрианова, 2013).

4.2. Видовой состав обнаруженных отрядов и семейств

Для исследованных водотоков выявлено 240 видов донных беспозвоночных. Фауна Северного Алтая включает 175 видов, Западного Саяна — 169 видов. Представлены четыре типа: Arthropoda, Plathelminthes, Annelida, Mollusca. Таксономическая структура населения донных беспозвоночных исследованных горных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна характеризуется доминированием одних и тех же таксонов высокого ранга независимо от размера реки и высотного расположения ее бассейна. Наиболее широко представлены отряды амфибионтных насекомых: Diptera, Ephemeroptera, Trichoptera (рис. 1). Для каждого отряда выявлены абиотические параметры водотоков, в которых зафиксированы максимальные значения биомассы.

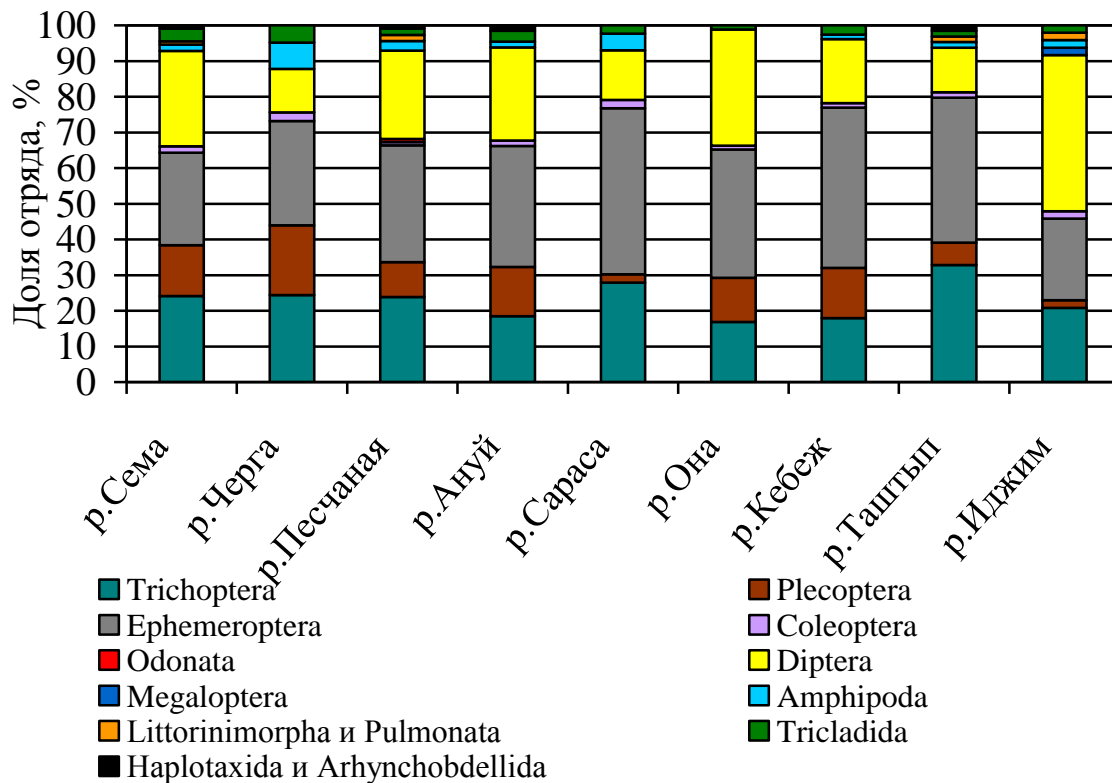


Рис. 1. Таксономическая структура населения макрозообентоса исследуемых рек

4.3. Таксономический состав функциональных трофических групп

Фильтраторы представлены 41 видом из четырех семейств. Их можно разделить на две подгруппы: одна (*Simuliidae*) использует в пищу мелкие частицы органического вещества, переносимого потоком, вторая (*Hydropsychidae*, *Arctopsychidae* и *Brachycentridae*) предпочитает более крупные частицы органики. Доля фильтраторов в сообществах максимальна, когда расход воды варьируется в пределах от 0,1 до 6 м³/с, а скорость течения — от 0,25 до 1,0 м/с. Установлено, что представители второй подгруппы (в отличие от первой) способны заселять

как верховья рек, так и нижнее течение метаритрали и гипоритраль. *Хищники хвататели* представлены 14 видами из шести семейств. Среди них также можно выявить две подгруппы: предпочитающие верховья рек, метаритраль и заселяющие нижнюю часть метаритрали и гипоритраль. *Хищники заглатыватели* представлены 10 видами из пяти семейств. Представители отряда Diptera — Muscidae, Tipulidae, Athericidae, населяют преимущественно нижнее течение метаритрали и гипоритраль, плоские черви (Planariidae) встречаются на всем протяжении водотока, а Euprobdehlidae найдены только в гипоритрали р. Песчаная. *Собиратели миксофаги* представлены 12 видами из двух семейств. Именно эта группа при увеличении антропогенной нагрузки исчезает из бентосных сообществ одной из первых. *Собиратели детритофаги* представлены 57 видами из 16 семейств. Группа *измельчители* является одной из самых богатых в таксономическом отношении — 58 видов из 11 семейств. Изменение ее таксономической структуры вдоль продольного профиля рек носит мозаичный характер. Видовой состав *малоподвижных соскребателей* включает представителей восьми семейств. Такие виды входят в состав доминирующего комплекса на участках верхней части метаритрали рек, протекающих по степной территории. Группа *активно передвигающихся соскребателей* представлена 22 видами (только поденки Neptageniidae). Их встречаемость в пробах составила для Северного Алтая 95 %, а для водотоков Западного Саяна — 100 %.

4.4. Сравнение видового состава донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна

Сходство видового состава донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна относительно велико (индекс Брея–Кертиса равен 0,63). Наибольшим сходством отличаются видовые составы типов Mollusca и Plathelminthes — 0,66. Для Arthropoda сходство чуть меньше (0,63). На уровне отрядов наибольшее сходство свойственно веснянкам — 0,77. Степень сходства фаун поденок и ручейников ниже: соответственно 0,68 и 0,67. Для двукрылых индекс равен 0,52. Таким образом, на уровне отрядов наибольшая степень сходства характерна для амфибиотных насекомых. Это можно объяснить особенностями расселения их имаго: густая речная сеть Алтае-Саянской горной страны является оптимальной для быстрого расселения видов и формирования сходных в таксономическом плане сообществ амфибиотных насекомых. При сравнении видового состава макрозообентоса на уровне семейств и количества таксонов в семействе выявлено, что наиболее богатые семейства имеют среднюю степень сходства, что подразумевает формирование пула видов, характерных только для конкретной горной системы. Менее богатые в видовом отношении семейства могут быть представлены как локальными видами, так и видами с широким пространственным распределением. Для основных ФТГ Северного Алтая и Западного Саяна индекс сходства варьируется от 0,38 до 0,83. Наибольшая степень сходства характерна для собирателей миксофагов. Наименьшее значение степени сходства характерно для хищников заглатывателей.

Глава 5. СООБЩЕСТВА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОДОТОКОВ СЕВЕРНОГО АЛТАЯ И ЗАПАДНОГО САЯНА

5.1. Биоразнообразие сообществ

По степени видовой разнообразия (значения индекса Шеннона максимальны) выделяются сообщества метаритрали, связанные с твердыми субстратами. Судя по всему, это определяется возможностью сосуществования различных реофильных форм бентоса. Наименьшим разнообразием характеризуются сообщества реокренов. Видовой состав таких сообществ представлен узкоспециализированными видами и формами с широким диапазоном экологической валентности, встречающимися на всем протяжении водотока. Таксономическая структура сообществ на участках, расположенных в зонах высокогорной и среднегорной кренали, а также участках метаритрали с антропогенной нагрузкой, мало разнообразна. Для всех сообществ данной группы индекс попадает в интервал от 2,0 до 2,3 для Западного Саяна и от 1,7 до 2,1 для Северного Алтая. Для них отмечается присутствие 2–4 видов в составе доминирующего комплекса.

5.2. Выравненность таксономической структуры

На степень выравнивания таксономической структуры сообществ влияют характер донного субстрата, концентрация в воде растворенного кислорода, уровень антропогенной нагрузки. Максимально выравненные сообщества отмечаются для средней части метаритрали. В зоне эфиритрали выравнивание таксономической структуры сообществ также велика. Минимальные значения выравнивания сообществ характерны для участков с антропогенной нагрузкой.

Глава 6. ТИПЫ СООБЩЕСТВ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОДОТОКОВ СЕВЕРНОГО АЛТАЯ И ЗАПАДНОГО САЯНА

6.1. Трансформация структурной организации сообществ вдоль продольного профиля рек

В населении макрозообентоса горных водотоков основные изменения в таксономической структуре сообществ происходят при переходе из зоны кренали в зону эфиритрали, причем кренальные сообщества верховьев одной реки могут быть как однотипны – с высокой степенью сходства, так и существенно отличаться друг от друга. Мы полагаем, что подобные сообщества формируются особым набором видов, способных населять именно холодноводную креналь. Для каждого конкретного участка кренали соотношение видов из этого набора определяется локальными абиотическими характеристиками местообитания. На гистограммах указывается среднее значение индекса A для всех сообществ, выделенных в данный вариант, с указанием разброса значений.

6.2. Варианты сообществ Западного Саяна

6.2.1. Сообщества кренали

Вариант 1.1 характеризует население макробеспозвоночных высокогорного реокрена — сообщество участка O1. Наиболее разнообразны активные соскребыватели (рис. 2, А). **Вариант 1.2** объединяет реокрены рр. Кебеж (K1), Иджим (И1) и Таштып (Т1). Им свойственна относительно невысокая скорость течения при небольшом расходе воды, преобладает аллохтонная продукция. Наиболее разнообразны собиратели детритофаги и измельчители (рис. 2, Б). **Вариант 1.3** выделен для реокрена р. Кебеж (K2). С увеличением скорости течения и расхода воды в структуру сообщества встраивается группа фильтраторов (рис. 2, В). Группа измельчители в данном варианте очень разнообразна. **Вариант 1.4** представлен сообществом высокогорной эфиритрали (O2), характеризующейся небольшим расходом воды при высокой ее скорости. В системе присутствует как избыток аллохтонного вещества, так и автохтонное вещество, поскольку река здесь протекает по сухим высокогорным лугам. В структуре сообщества представлены фильтраторы, хищники хвататели, прикрепленные и активные соскребыватели и собиратели детритофаги (рис. 2, Г).

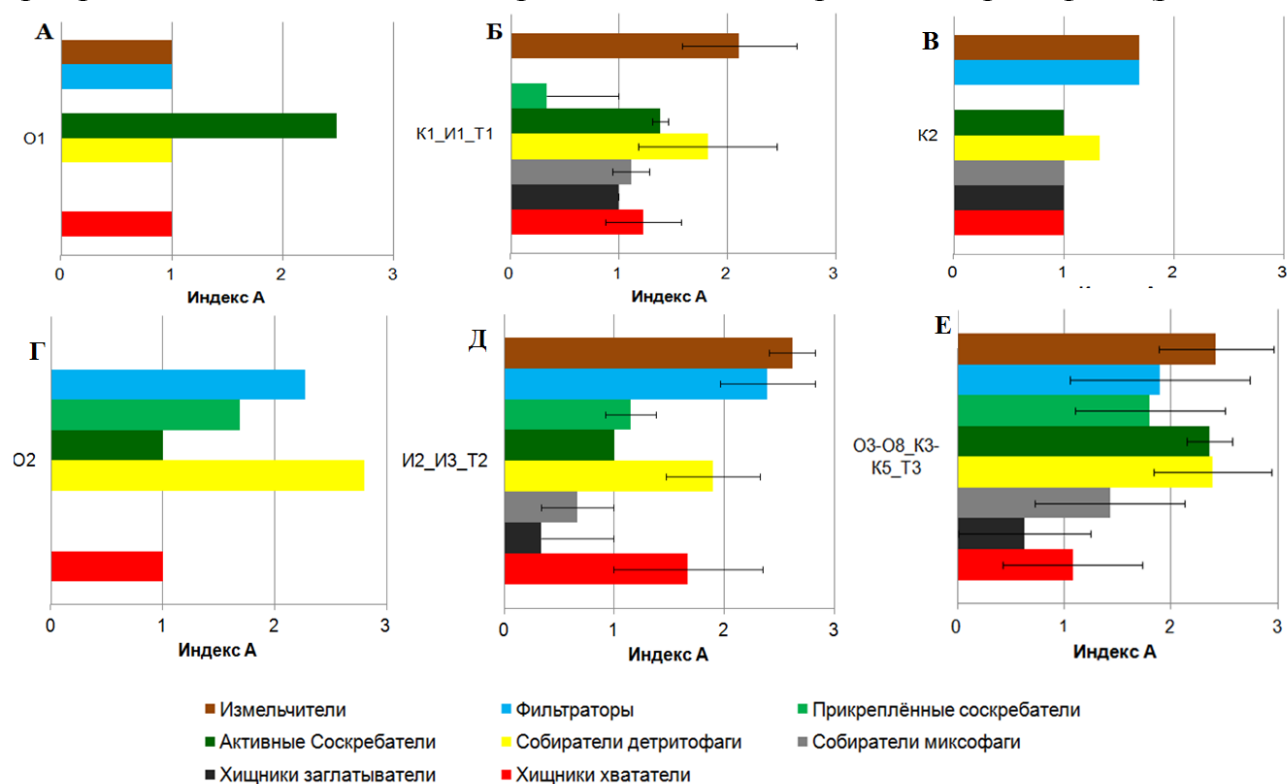


Рис. 2. Структурно-функциональная организация сообществ донных беспозвоночных рек Западного Саяна: А – вариант 1.1, Б – вариант 1.2, В – вариант 1.3, Г – вариант 1.4, Д – вариант 1.5, Е – вариант 1.6

6.2.2. Сообщества метаритрали

Вариант 1.5. характерен для участков метаритрали водотоков, расположенных под пологом леса. Преобладает аллохтонное вещество. Представлены все ФТГ (см. рис. 2, Д).. **Вариант 1.6.** Подобные сообщества донных беспозвоночных заселяют участки, где река протекает по открытому

пространству, прибрежные фитоценозы степные или же луговые. Структура сообществ в значительной степени похожа на таковую варианта 1.5, но группы прикрепленных и активных соскребывателей более разнообразны (см. рис. 2, Е).

6.2.3. Сообщества гипоритрали

Вариант 1.7. В него входит сообщество макробеспозвоночных участка Т4. Среди ФТГ представлены измельчители, активные и малоподвижные соскребыватели, собиратели, хищники заглатыватели и хищники хвататели.

В пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна (рис. 3) заметен высокий уровень дифференциации донного населения верховьев рек: хорошо обособлены два варианта высокогорных кренальных сообществ, один — среднегорных кренальных и один — сообществ эпиритрали.

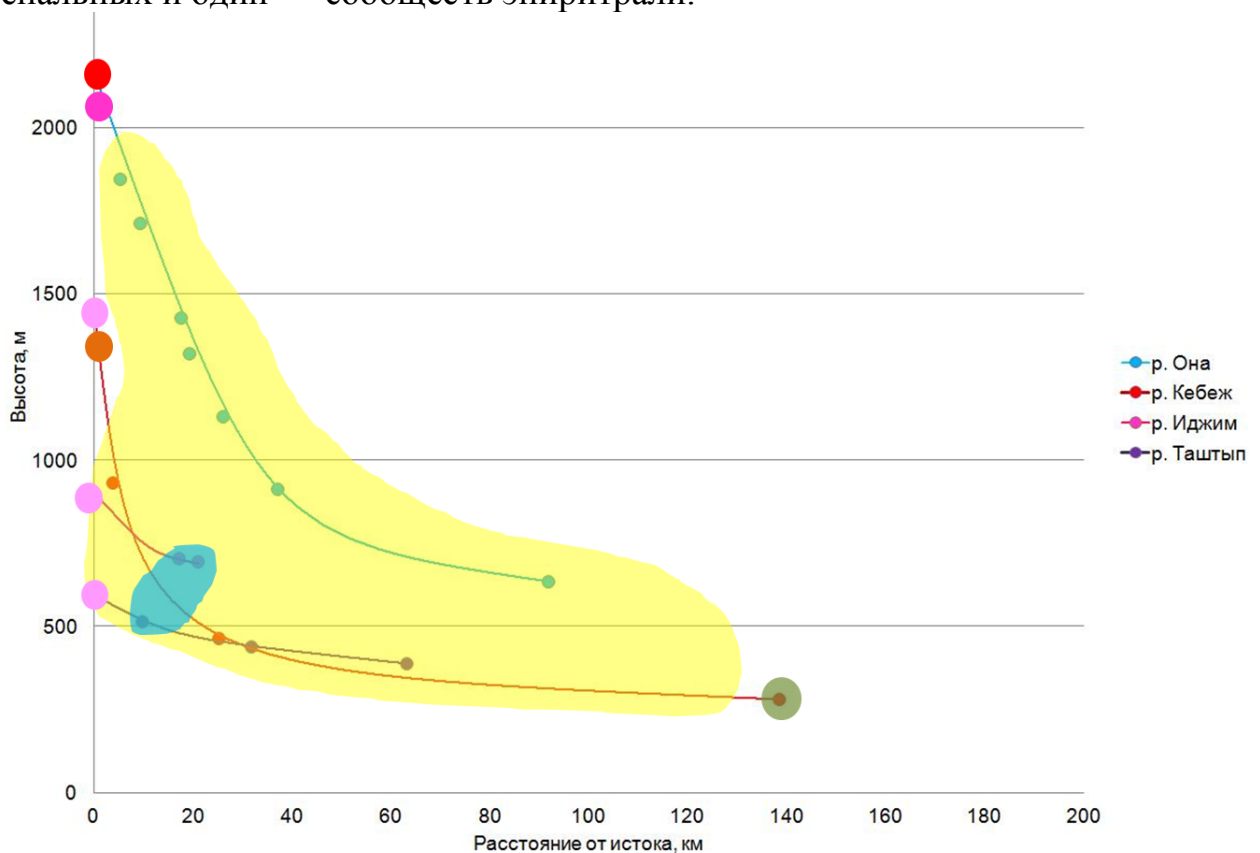


Рис. 3. Пространственная организация населения донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна. Распределение вариантов сообществ: алый — 1.1; розовый — 1.2; черный — 1.3; серый — 1.4; зеленый — 1.5; желтый — 1.6; коричневый — 1.7

Для метаритрали горных водотоков существенное влияние на структуру сообществ оказывает степень затененности потока и тип прибрежных фитоценозов. В зависимости от этих параметров в сообществах по-разному представлены группы фильтраторов, измельчителей и соскребывателей. Сообщества гипоритрали, описанные для водотоков Западного Саяна, характеризуются отсутствием таких групп, как собиратели миксофаги (типично реофильные виды) и фильтраторы.

6.3. Варианты сообществ Северного Алтая

6.3.1. Сообщества кренали

Вариант 2.1. населяет реокрены Северного Алтая — верховья р. Сема. Структуру сообщества образуют группы измельчители, фильтраторы, собиратели детритофаги и собиратели миксофаги, хищники хвататели (рис. 4, А). **Вариант 2.2.** Сюда мы относим сообщество лимнокрена р. Ануй, сообщества участков П1 и А2 (рис. 4, Б). В системе присутствует автохтонное и аллохтонное органическое вещество. Наиболее разнообразными группами являются собиратели детритофаги, измельчители детритофаги. Представлены группы малоподвижных и активных соскребателей, хищники хвататели, хищники.

6.3.2. Сообщества метаритрали

Вариант 2.3. объединяет сообщества эпитритрали (участки Ч1, САР1, П2, С2) и метаритрали рек (участки С3, С4, С5, С6, С7, С8, С9, Ч2, Ч3, Ч4, САР2, САР3, САР4, П3, П4, П5, П6, П7, П8, А3, А4, А6). Подобные сообщества заселяют участки рек с твердыми стабильными грунтами расположены в зоне лиственных и смешанных лесов. Представлены все ФТГ. Наиболее разнообразны измельчители и собиратели детритофаги. (Рис. 4, В).

6.2.3. Сообщества гипоритрали

Вариант 2.4. К нему относятся сообщества гипоритрали, заселяющие участки с каменистыми грунтами и макрофитами (А5, А7) (рис. 4, Г).

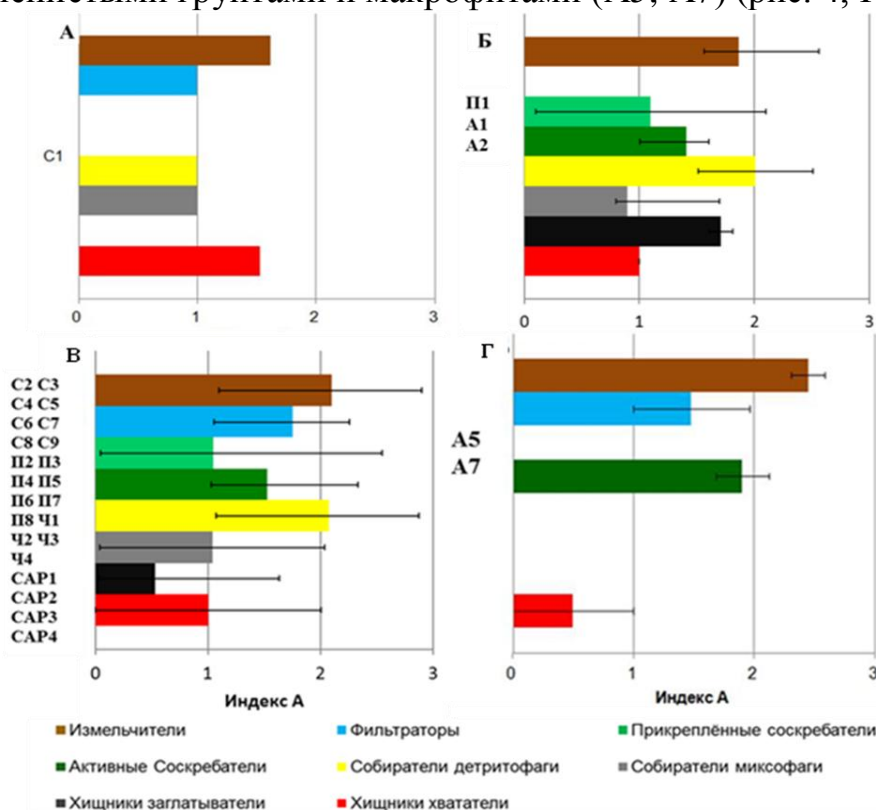


Рис. 4. Структура типичных сообществ донных беспозвоночных рек Северного Алтая: А — вариант 2.1, Б — вариант 2.2, В — вариант 2.3, Г — вариант 2.4

Структура сообщества крайне бедная, представлены группы измельчителей, фильтраторов, активных соскребывателей и хищников хватателей.

Таким образом, пространственная организация выделенных вариантов населения донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая представлена на рисунке 5. Для кренали водотоков нами выделено два варианта сообществ. На формирование структуры сообществ верховьев рек оказывает влияние величина уклона русла и степень затененности водотока. Население метаритрали горных водотоков Северного Алтая объединяется в один вариант, для которого характерны высокие показатели разнообразия сообществ и представленность всех ФТГ. В сообщества гипоритрали не встречаются такие группы, как собиратели миксофаги (типично реофильные виды), собиратели детритофаги, малоподвижные соскребаты и хищники заглатыватели.

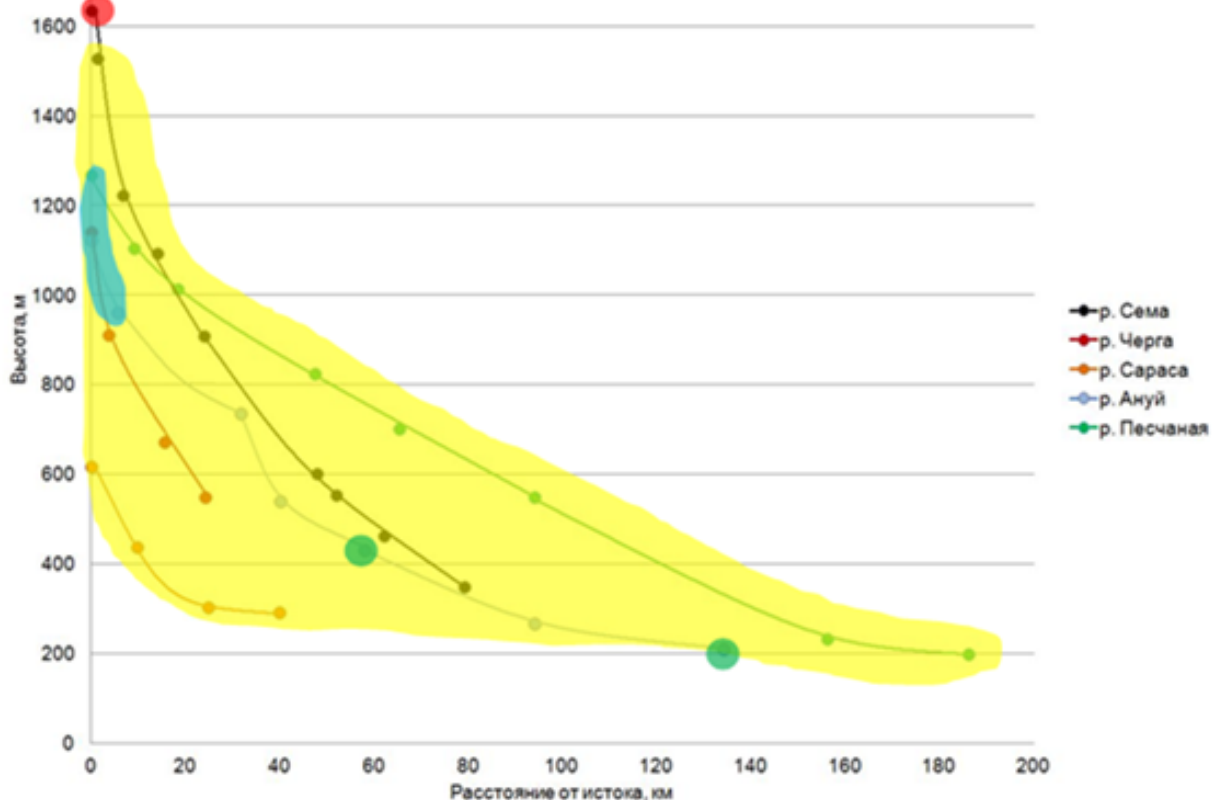


Рис. 5. Пространственная организация населения донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая. Распределение вариантов сообществ: красный— 2.1; голубой — 2.2; желтый;— 2.3; зеленый —2.4

6.4. Сравнение пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна

Сопоставление населения донных беспозвоночных горных рек Северного Алтая и Западного Саяна по распределению ФТГ позволяет выделить нескольких характерных типов сообществ, некоторые из которых представлены как в том, так и в другом районах (рис. 6). Явственно по их структурно-функциональной организации отделяются кренальные зоны рек. Так, верхняя – субальпийская зона, представлена несколькими типами кренальных сообществ и эпиритральными сообществами, характеризующихся, как правило, малым количеством ФТГ и невысокими значениями индекса разнообразия таксономической структуры

сообществ. Структура остальных вариантов сообществ кренали и эфиритрали рек Северного Алтая и Западного Саяна существенно различается (см. разделы 6.2 и 6.3). Кроме того, для всех исследуемых водотоков при сравнении изменчивости таксономического состава вдоль продольного профиля рек именно кренальные участки выделяются в отдельную группу, а индекс их сходства с прочим донным населением варьируется от 0,18 до 0,24 для Северного Алтая и от 0,14 до 0,45 — для Западного Саяна. Ниже локализован тип F сообществ донных беспозвоночных рек Алтае-Саянской системы. Он объединяет население донных беспозвоночных средней метаритрали Западного Саяна и ритрали Северного Алтая. Данные сообщества характеризуются высоким уровнем разнообразия (информационной энтропии) таксономической структуры, присутствием в структуре сообщества всех ФТГ с преобладанием измельчителей и собирателей. В данном типе выделяется два подтипа: сообщества открытых (F1) и затененных участков русла (F2). Структура метаритральных сообществ бентоса Западного Саяна и Северного Алтая в значительной мере сходна. Равнинная зона представлена гипоритральными сообществами исследованных рек (типы сообществ G и H). Для них отмечены средние значения степени видового разнообразия и исчезновения из структуры сообществ некоторых ФТГ.

Проведенный анализ показывает, что для населения донных беспозвоночных водотоков гор северо-западной окраины Алтае-Саянской горной страны выделяется восемь типов сообществ, распределение которых показано на схеме (Рис. 6).

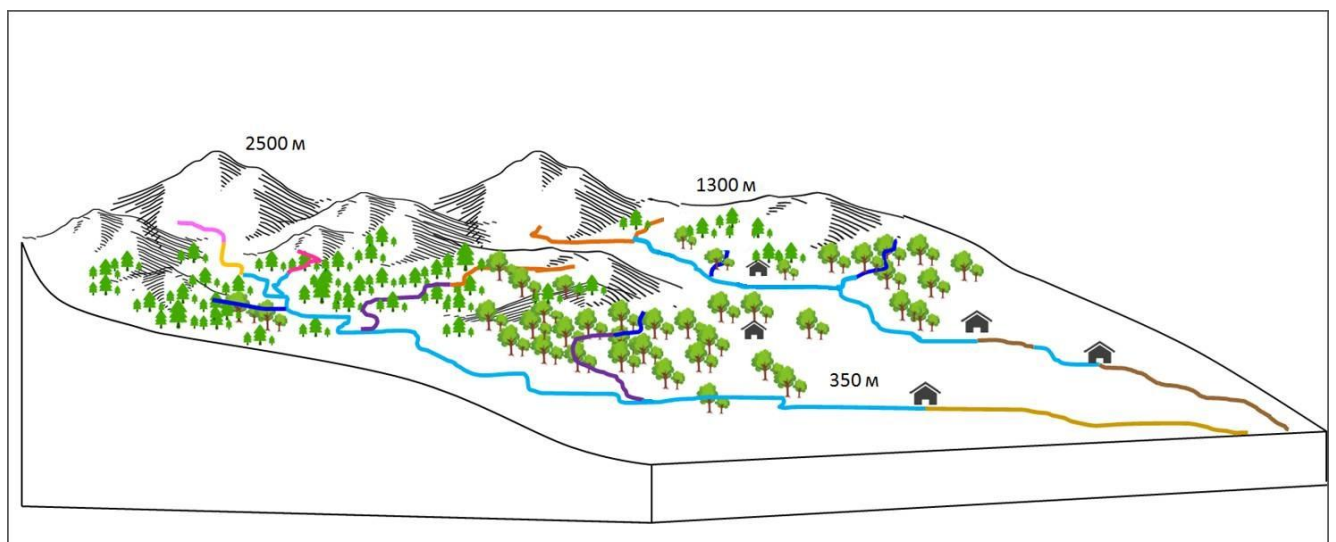


Рисунок 6. Схема пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных гор Алтае-Саянской горной страны. Типы сообществ донных беспозвоночных, населяющие зоны рек: розовый цвет — тип А; оранжевый — тип В; красный — тип С; черный — тип D; синий — тип Е; голубой — подтип F1; фиолетовый — подтип F2; коричневый — тип G; горчичный — тип H

Зону верховий населяет пять типов сообществ: А — высокогорных автохтонных реокренов; В — высокогорных аллохтонных реокренов; С — высокогорная эфиритраль; D — высокогорных реокренов со смешанным типом

экосистем, E – среднегорные реокрены. Для метаритрали характерен один тип — F, в котором выделяется два подтипа сообществ: открытых участков рек — F1 и сформировавшиеся на участках под пологом леса — F2. Для гипоритрали зафиксированы два класса сообществ: участков с усиленной антропогенной нагрузкой — G и сообщества относительно ненарушенных участков рек — H

* * *

Следовательно, сравнительный анализ структурно-функциональной организации сообществ донных беспозвоночных рек южной окраины Алтае-Саянской горной системы позволяет выделить 8 типов сообществ, один из которых может быть разделен на два подтипа. Установлено, что основные смены таксономической организации сообществ приурочены к переходу от зоны кренали к зоне эпитрали. Такая перестройка характерна для всех исследованных водотоков. Показано, что максимальное разнообразие и выравненность таксономической структуры сообществ свойственны участкам метаритрали рек. Снижение уровня разнообразия сообществ отмечается для кренальных сообществ и в условиях повышенной антропогенной нагрузки. Среди факторов, определяющих степень выравненности сообществ, особое значение имеют расход воды, характер грунта и концентрация растворенного кислорода.

Пространственная организация населения донных беспозвоночных вдоль русла водотока согласуется с концепцией синтеза речных экосистем (Riverine Ecosystem Synthesis — RES) (Thorpe et al., 2006): по сути, мозаичное распределение выделенных нами типов сообществ эквивалентно расположению зон функциональных процессов – ЗФП вдоль русла реки. К основным абиотическим факторам, определяющим структуру сообществ относятся уклон русла и тип субстрата для верховий рек, степень затененности — для метаритральной зоны рек.

ВЫВОДЫ

1. В водотоках Западного Саяна и Северного Алтая обнаружено 240 видов донных беспозвоночных, входящих в состав экологической группы макрозообентоса. Фауна Западного Саяна включает 169 видов, Северного Алтая — 175. В среднегорных реках наиболее богато представлены отряды Ephemeroptera, Diptera и Trichoptera, в высокогорных водотоках к ним добавляется Plecoptera.
2. Выявлены беспозвоночные, принадлежащие к 8 функциональным трофическим группам. Наиболее разнообразны измельчители детритофаги и собиратели детритофаги. Слабо представлены малоподвижные соскребатели, хищники хвататели, собиратели миксофаги и хищники заглатыватели.
3. Общее сходство видового состава донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна довольно велико. На уровне отрядов наибольшим сходством характеризуются видовые составы Plecoptera, а наименьшим — Amphipoda. На уровне семейств выделяются четыре группы: а)

- представленные отдельными видами и обнаруженные только в одном из регионов; б) с немногими видами, но найденные в обоих регионах; в) со средним числом видов и средним или высоким сходством между регионами; г) самые богатые видами семейства со значительным сходством.
4. Среди функциональных трофических групп, формирующих население донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна, наибольшим сходством отличаются собиратели миксофаги и активные соскребатели. Наименьшим сходством характеризуются хищники заглатыватели.
 5. По соотношению видов сообщества донных беспозвоночных могут быть разделены на три класса: 1) эфиритрали и метаритрали, свойственные стациям с твердым субстратом и без ярко выраженных доминантов; 2) участков, расположенных в зонах высокогорной и среднегорной кренали, а также метаритрали с антропогенной нагрузкой, как правило, с господством немногих видов; 3) сообщества высокогорных реокренов с присутствием немногих узкоспециализированных видов и форм с широким диапазоном толерантности, встречающихся на всем протяжении водотока. Максимально выравненные сообщества выявлены в средней части метаритрали. В эфиритрали выравненность также велика, а ее минимальные значения свойственны участкам с антропогенной нагрузкой.
 6. Основные изменения в структуре сообществ происходят при переходе из кренали в зону эфиритрали рек. Кренальные сообщества верховьев одной реки или однотипны, или существенно отличаются друг от друга.
 7. В водотоках Западного Саяна в кренали, эфиритрали и метаритрали выделяется по два варианта сообществ. В зоне гипоритрали с повышенной антропогенной нагрузкой выявлен вариант сообществ, в которых отсутствуют собиратели миксофаги и фильтраторы. В водотоках Северного Алтая выделяется один вариант сообществ высокогорной кренали. В эфиритрали и среднегорной кренали выявлен лишь один вариант в подпорье мелколиственных смешанных лесов. Для метаритрали также описан только один вариант с высоким разнообразием и присутствием всех функциональных групп. В сообществах гипоритрали выявлен один вариант сообществ, в котором отсутствуют группы прикрепленные соскребатели, собиратели детритофаги, собиратели миксофаги, хищники заглатыватели.
 8. В населении донных беспозвоночных горных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна выделяется субальпийский комплекс сообществ с малым количеством функциональных групп и низким таксономическим разнообразием. В лесном, лесостепном и степном высотных поясах выявлен один типа (два подтипа) сообществ метаритрали с высоким уровнем разнообразия и присутствием всех функциональных групп. В степных предгорьях обнаружены два типа гипоритральные сообщества со средними значениями разнообразия и неполным набором функциональных групп

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, включенных в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук:

1. **Батурина Н.С.** Веснянки (Plesoptera) водотоков Северного Алтая: видовой состав и структура сообществ. Евразийский энтомологический журнал // 2011. Т.10. № 2. С. 131–135. – 0,6 п.л.
2. **Батурина Н.С.** Видовой состав подёнок (Ephemeroptera) водотоков северного Алтая // Вестник НГУ: Серия Биология, клиническая медицина, 2012. Т.10. №2 С. 72–78. – 0, 8 п.л.
3. **Батурина Н.С.** Макрозообентос горных рек Северного Алтая // Вестник НГУ: Серия Биология, клиническая медицина. 2013. Т.11. № 1. С. 32–39. – 1,0 п.л.

Статьи в других научных изданиях:

4. **Батурина Н.С.** Структура сообщества макрозообентоса небольших рек северо-западных окраин Алтае-Саянской горной системы // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность: Сборник трудов Четвертой Международной научной конференции молодых ученых и талантливых студентов (Москва, 6–8 дек. 2010 г.). М., 2010. С. 267–268. – 0,12 п.л.
5. **Батурина Н.С.** Структура сообществ макрозообентоса р. Ануй (Северный Алтай) // Ломоносов-2010: Тезисы докладов XVII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (12–15 апр. 2010 г.). Секция "Биология". М., 2010. С. 93–94. – 0,3 п.л.
6. **Батурина Н.С.** Ручейники (Trichoptera) водотоков Северного Алтая: видовой состав и структура сообществ // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3, № 1. С. 46–51. – 0,75 п.л.
7. **Батурина Н.С.** Сообщества макрозообентоса небольших рек северных окраин Алтайской горной системы // Ломоносов-2011: Тезисы докладов XVIII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (11–15 апр. 2011 г.). Секция "Биология". М., 2011. С. 101. 0,12 п.л.
8. **Батурина Н.С.,** Сергеев М.Г. Насекомые в сообществах макрозообентоса горных рек Северного Алтая // Материалы Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. С. 14.– 0,06 п.л.
9. **Батурина Н.С.** Структура сообщества макрозообентоса малых рек Алтая и вопросы гидроэнергетики // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность: Сборник трудов Пятой Международной научной конференции молодых ученых молодых ученых и талантливых студентов (Москва, 23–25 нояб. 2011 г.). М., 2011. С. 182–185.– 0,3 п.л.
10. **Батурина Н.С.,** Сергеев М.Г. Насекомые в сообществах макрозообентоса горных рек Северного Алтая // Материалы Международной научной конференции

«Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. – С. 14. – 0,06 / 0,03 п.л.

11. **Батурина Н.С.** Сообщества макрозообентоса рек Северного Алтая // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы IV Международной конф., посвящ. 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-кор. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхаз. гос. ун-та. Нальчик, 2012. С. 130. – 0,06 п.л.
12. **Батурина Н.С.** Видовое богатство насекомых в сообществах макрозообентоса горных рек Северного Алтая // XIV съезд Русского энтомологического общества (Россия, Санкт-Петербург, 27 авг. - 1 сент. 2012 г.): материалы. СПб., 2012. С. 46–47. – 0,12 п.л.
13. **Батурина Н.С.** Пространственно-структурная организация сообществ макрозообентоса рек Северного Алтая // Ломоносов-2012: Тезисы докладов XIX Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (9–13 апр. 2012 г.). Секция "Биология". М., 2012. С. 98–99. – 0,3 п.л.
14. **Sergeev M. G., Baturina N. S., Hudiakova N. E.** Altitudinal distribution patterns of Orthoptera and Plecoptera in the North Altay Mts. // *Metaleptea*. 2013. Special Conference Issue. P. 98. – 0,06 / 0,02 п.л.
15. **Батурина Н.С.** Сообщества макрозообентоса горных водотоков Западного Саяна // Материалы V Всеросс. конф., посвящ. 25-летию научн. школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 20-летию ИЭГТ КБНЦ РАН. – Нальчик, 2014. – С. 88. – 0,06 п.л.
16. **Baturina N.S.** Macrozoobenthos Communities of the Streams of the Western Sayan Mts // 2nd Symposium of Benthological Society of Asia (BSA 2014, June 5–7), Abstract book. Busan, 2014. P. 60. – 0,12 п.л.
17. **Батурина Н. С.** Редкие виды макрозообентоса ритральных водотоков Северного Алтая // Исчезающие, редкие и слабо изученные виды животных и их отражение в Красной книге Республики Алтай прошлых и будущего изданий (критика и предложения). Горно-Алтайск, 2015. С. 36–39. – 0,24 п.л.
18. **Сергеев М. Г., Батурина Н. С.** Редкие ортоптероидные насекомые Алтае-Саянской горной системы // Исчезающие, редкие и слабо изученные виды животных и их отражение в Красной книге Республики Алтай прошлых и будущего изданий (критика и предложения). Горно-Алтайск, 2015. С. 68–73. – 0,36 / 0,18 п.л.