

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский университет»

На правах рукописи

УДК 592:591.553(282:235.222+235.223)

Батурина Наталья Сергеевна

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

03.02.04 — зоология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель

доктор биологических наук, профессор

М. Г. Сергеев

Новосибирск – 2015

## Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Сообщества донных беспозвоночных горных водотоков.....	12
1.1. Горные водотоки как гидрогеоморфологические объекты.....	12
1.2. Развитие представлений о структурно-функциональной организации речных экосистем.....	16
1.3. Пространственная структура сообществ донных беспозвоночных вдоль поперечного профиля водотока.....	30
1.4. Донные беспозвоночные как компонент экосистем горных водотоков.....	31
Глава 2. Район исследования.....	38
2.1. Общая физико-географическая характеристика Алтае-Саянской горной страны.....	38
2.1. Общая физико-географическая характеристика региона.....	40
2.2.1. Северный Алтай.....	40
2.2.2. Западный Саян.....	43
2.3. Характеристика исследованных водотоков .....	45
2.3.1. Северный Алтай.....	45
2.3.2. Западный Саян.....	49
2.4. Разнообразие рельефа речных долин и степень освоенности территорий.....	53
Глава 3. Материалы и методы исследования.....	55
3.1. Методы сбора и объем материала.....	55
3.2. Статистический анализ данных.....	62
Глава 4. Таксономический состав донных беспозвоночных горных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна .....	64
4.1. Степень изученности .....	64
4.2. Видовой состав обнаруженных отрядов и семейств.....	67
4.3. Таксономический состав функциональных трофических групп.....	74
4.4. Сравнение видового состава донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна.....	80

Глава 5. Сообщества донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна .....	85
5.1. Биоразнообразие сообществ.....	85
5.2. Выравненность таксономической структуры сообществ.....	90
Глава 6. Типы сообществ донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна.....	95
6.1. Трансформация структурной организации сообществ вдоль продольного профиля рек.....	95
6.2. Варианты сообществ Западного Саяна.....	96
6.2.1. Сообщества кренали.....	97
6.2.2. Сообщества метаритрали.....	100
6.2.3. Сообщества гипоритрали.....	102
6.3. Варианты сообществ Северного Алтая.....	104
6.3.1. Сообщества кренали.....	105
6.3.2. Сообщества эфиритрали и метаритрали.....	107
6.3.3. Сообщества гипоритрали.....	107
6.4. Сравнение пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна.....	109
Выводы.....	116
Перечень сокращений.....	118
Список литературы.....	121
Список иллюстративного материала.....	137
Приложения.....	140

## ВВЕДЕНИЕ

**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, в первую очередь листового опада и мелкодисперсных органических соединений, 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 долин, гидрологическим режимом водотоков, местными климатическими условиями. Формирование сообществ донных беспозвоночных горных рек и ручьев определяется геоморфологическим строением русла водотоков, 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 организации сообществ донных беспозвоночных в пространстве речной сети позволит, с одной стороны, в дальнейшем дать корректную оценку степени воздействия человека на экосистему водотока, а с другой, – установить общие и локальные закономерности устройства и пути формирования речных экосистем горных регионов.

Активное освоение водных ресурсов горных территорий, в том числе в Российской Федерации, часто приводит к необратимой трансформации местных экосистем. Особенно характерно это для малых рек. Опыт предшествующих масштабных проектов по освоению крупных рек, накопленные данные по биологическому разнообразию, гидробиологии и водной экологии указывают на необходимость всестороннего изучения структурных и функциональных особенностей экосистем малых и средних рек. 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 — одного из 238 регионов на планете, отличающихся неповторимым биоразнообразием (Olsen, Dinerstein, 1998; Щигрева, 2012). 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. Полученные результаты вносят определенный вклад в развитие концептуальных представлений о пространственной организации речных экосистем. Перспективно их использование 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 макробеспозвоночных в горных водотоках разного типа. Данные по биологическому разнообразию, оценкам биомассы и структуре сообществ могут быть использованы при проведении гидробиологического мониторинга водотоков, а также при расчетах возможной рыбопродуктивности водных объектов.

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

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 14 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

### 1.1. Горные водотоки как гидрогеоморфологические объекты

Реки – наиболее динамичный компонент гидросферы, поскольку русловые воды, по оценке М. И. Львовича (1986), сменяются в среднем каждые 11 дней.

С геоморфологической точки зрения, реки — это направленные русловые потоки, формирующие чередующиеся эрозионные и аккумулятивные формы рельефа. Разрушение и аккумуляция сменяют друг друга в пространстве и времени в системе геоморфологического комплекса. Выделяют три основных фактора, определяющих какие процессы будут преобладать на том или ином участке русла – живая сила потока, коррозия (воздействие на дно и берега обломками породы, переносимыми потоком) и химический состав воды (Leopold, Maddok, 1953; Маккавеев, Чалов, 1986). Величина живой силы потока зависит от расхода воды, шероховатости русла и его уклона. Таким образом, при условии, что не вся живая сила потока расходуется на перенос обломочного материала и преодоление сопротивления дна, наблюдаются эрозионные процессы.

Эрозионная работа водотоков включает процессы, направленные на расширение русла – боковая эрозия и на углубление русла – донная эрозия. Преобладание того или иного процесса зависит от уклона русла, подстилающих пород и некоторых других факторов и приводит к формированию оригинальной морфологии речной долины. Ширина долины зависит от расхода воды, состава пород, уклона русла, тогда как степень углубленности водотока во многом определяется базисом эрозии – уровнем водного бассейна, в который впадает водоток. Врезание потока формирует систему, в которой в каждой точке потока живая сила уравнивается сопротивлением подстилающих пород, а транспортная способность потока выравнивается по всей длине реки. При условии однородности пород, формирующих русло реки, и постепенном

увеличении объема стока вниз по течению, обозначенные процессы приводят к возникновению выработанного продольного профиля. Такой профиль имеет вид вогнутой плавной линии (Рисунок 1.1), однако обычно русла рек слагаются гетероморфными породами, характеризующимися разной устойчивостью к размыванию, а увеличение водности потока происходит поэтапно при впадении притоков и неравномерно во времени. Следовательно, профиль водотока обычно имеет вид сложной кривой с чередованием участков с разным наклоном русла (Леонтьев, Рычагов, 1988). Необходимо отметить крайне ярко выраженное преобладание сноса над аккумуляцией у речных систем, т. е. для водотоков характерен в большей степени вынос вещества и его трансформация.

С учетом последовательных изменений в подстилающих горных породах и пульсовом увеличении водности русла выделяют две стадии развития водотока: 1) невыработанного и 2) выработанного (предельного) профиля. Стадия невыработанного профиля характеризуется наличием водопадов, порогов и быстрин, формирование которых зависит от неровностей первичного рельефа, смены пород либо от загромождения русла обломочным материалом. Стадия выработанного профиля соответствует системе, в которой в любой точке русла не происходит ни врезания, ни аккумуляции и вся энергия потока затрачивается на транспорт обломочного и другого материала. Материал, полученный в результате эрозионной работы водотока, сносится вниз по течению, и размер транспортируемых частиц напрямую зависит от линейной скорости течения. Эта зависимость выражается формулой Эри:

$$P_m = Av^6, \quad (1)$$

где  $P_m$  – масса частицы,  $A$  – коэффициент, зависящий от уклона русла, формы частицы,  $v$  – линейная скорость потока.

Эта зависимость позволяет объяснить разницу в размерах и массе обломков, транспортируемых потоком в верховьях и в нижнем течении. В процессе переноса обломки дробятся, истираются и окатываются, кроме того, переносимые частицы формируют аллювиальные отложения. В итоге можно проследить измельчение и увеличение степени окатанности элементов субстрата от верховий к устью реки. Однако стоит подчеркнуть, что из-за неравномерности увеличения водности потока и геоморфологической неоднородности отмеченные трансформационные процессы для элементов донного субстрата не являются линейными.

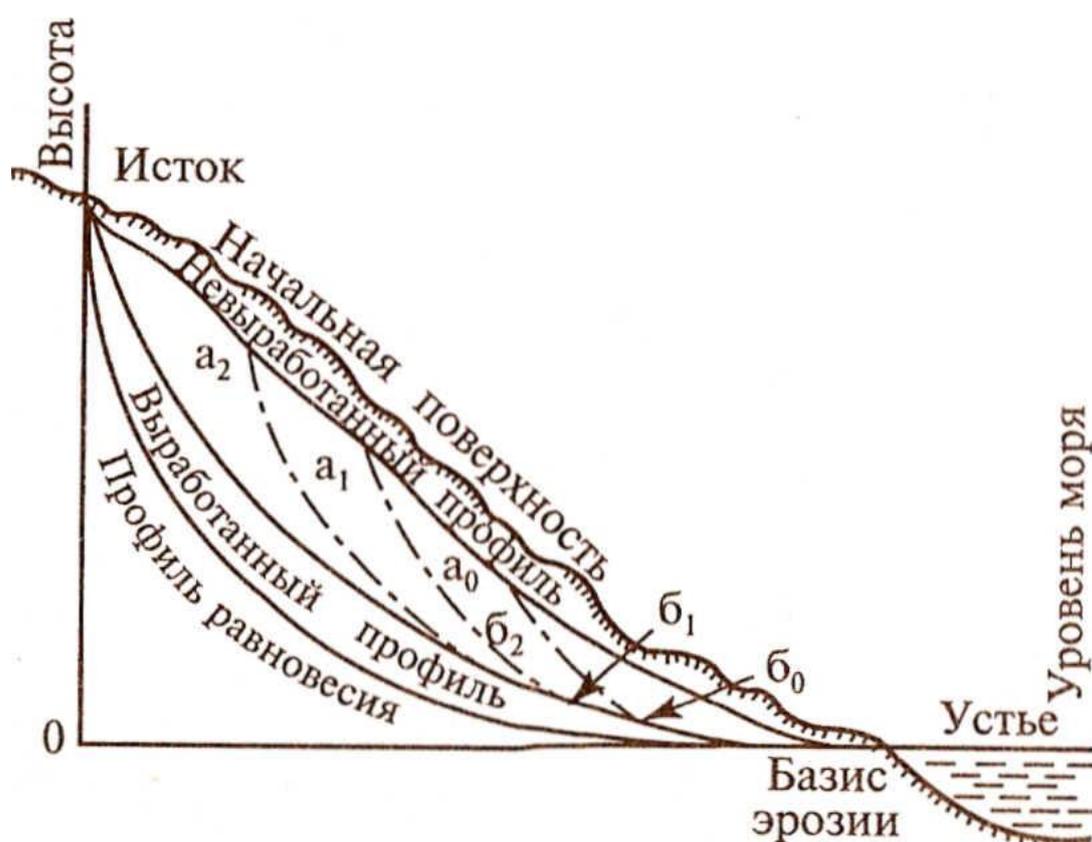


Рисунок 1.1. Выработка продольного профиля равновесия реки на различных стадиях эрозии:  $a_{0-2}$  – истоки реки;  $b_{0-1}$  – базис эрозии (цит. по: Короновский, 2006).

Таким образом, реки представляют собой геоморфологические системы, для которых свойственны эрозионные и аккумулятивные процессы, определяющие геоморфологическую неоднородность русла.

Речной сток — один из основных элементов материкового звена глобального круговорота вещества и энергии (Важнов, 1976), включающий в себя сток воды, наносов, растворенных веществ. Необходимо отметить, что на разных участках речной системы существуют особенности формирования водного стока. Так, например, при расчете объема стока на участках русла с неровностями дна необходимо учитывать, что мгновенная скорость потока различна у дна и в верхнем слое воды, помимо этого скорость течения в любой точке потока подвержена турбулентным пульсациям (Евстигнеев, 1990).

Важным аспектом, характеризующим речные системы, является водный режим — ход многолетних, сезонных и суточных изменений речного потока (Михайлов и др., 2005). Во многом водный режим определяется типом источников речного питания. Выделяют четыре основных их типа — снеговой, ледниковый, дождевой и подземный. Преобладающий тип питания на том или ином участке реки обуславливает обилие аллохтонной органики, степень прозрачности и минерализации воды, а также ряд других параметров (Бродский, 1976). Помимо этого, характер питания реки определяет временные границы чередования периодов паводков, половодья и межени, поскольку определяет период максимального объема стока (Михайлов и др., 2005).

Температурный режим реки зависит от множества факторов. Во-первых, в условиях умеренного климата наиболее типичны колебания температуры воды в течение года, связанные с проявлением сезонности. Суточные колебания температуры воды напрямую зависят от варьирования температуры воздуха и для крупных рек не превышают 1–2 °С. Изменения температуры в пространстве речной системы возникают как проявление поясности, если река течет в меридиональном направлении (Беркович и др., 2012). Часто температура воды меняется после впадения крупных притоков, а также в результате сброса отработанных промышленных вод. В пределах одного участка русла благодаря турбулентности температура воды выравнивается и разница для быстро текущих рек не превышает 0,1°С. Температура воды во многом определяет скорость химических реакций, степень насыщенности кислородом, от которой в зависимости

такие параметры, как величина окислительно-восстановительного потенциала, направление и скорость процессов биохимического окисления органических и неорганических соединений. На активность обозначенных процессов также оказывает влияние общая минерализация воды. По ее величине выделяют четыре класса рек: с малой (до 200 мг/л), средней (200–500 мг/л), повышенной (500–1000 мг/л) и высокой (более 1000 мг/л) степенью минерализации. Данный показатель зависит от характера питания реки – наименьшая минерализация характерна для рек с питанием талыми, дождевыми и ледниковыми водами. При увеличении доли подземного питания увеличивается и минерализация. В связи с этим для многих рек весьма характерно сезонное колебание ее уровня. По химическому составу речные воды относятся к гидрокарбонатному классу и кальциевой группе. Биогенные вещества представлены растворенными органическими (гуминовые соединения) и неорганическими (соединения азота, фосфора) (Михайлов и др., 2005).

Следовательно, реки представляют собой сложные комплексные системы, физические параметры которых на каждом конкретном участке русла определяются как локальными характеристиками рельефа речной долины, так и пространственным расположением реки в целом, климатическими условиями и историей развития данного водотока.

## **1.2. Развитие представлений о структурно-функциональной организации речных экосистем**

Фундаментальная задача экологов, исследующих лотические системы, – создать концепцию, объясняющую характер экологической структуры и динамики экосистемы, и специфику функционирования речных сетей. Задача становится еще более увлекательной, если учесть, что реки — это открытые, крайне динамичные системы с высокой изменчивостью физических параметров как вдоль русла, так и в его поперечном сечении (Thorpe et al., 2008) и со специфическим — почти исключительно однонаправленным движением воды

(Арманд, 1988). Для объяснения структурного и функционального устройства лотических биосистем в пространстве и времени предлагались и предлагаются многие оригинальные концепции. Нередко предпринимались попытки экстраполировать представления, сформировавшиеся в ходе исследования наземных экосистем.

Последние полвека были очень продуктивными для развития экологии речных систем. Обобщающие работы 1950–1970-х гг. (Leopold, Maddock, 1953; Hynes, 1970; Бродский, 1976) стимулировали исследования, посвященные различным аспектам биоразнообразия, устройства, динамики и пространственной структуры лотических экосистем, а также разработку и обсуждение различных концептуальных представлений.

Специфика лотических экосистем очевидна: во-первых, огромную роль играет характер течения, во-вторых, потоки вещества и энергии, связывающие водоток и примыкающие наземные экосистемы, ярко выражены и часто являются детерминирующими, в-третьих, в отличие от водоемов кислород в реках, особенно горных, распределен более или менее равномерно, и, соответственно, стратификация выражена слабо, наконец, такие системы очень динамичны (Hynes, 1970; Одум, 1975). Все это, с одной стороны, обеспечивало и обеспечивает интерес к таким экосистемам исследователей, занимающихся разными аспектами их устройства и функционирования, а с другой, создавало и создает трудности, связанные как со сбором первичных данных, так и с их последующей обработкой и обобщением. Особенно ярко эти проблемы проявляются в горных ландшафтах, в которых многочисленны быстротекущие реки с холодной, насыщенной кислородом водой и преобладанием каменистых субстратов.

В истории развития представлений о структурно-функциональной организации речных экосистем хорошо прослеживается тот же тренд, что и в исследованиях их наземных аналогов: активное обсуждение иерархичности систем, роли потоков вещества и энергии, соотношений дискретности и континуальности и связанной с ними проблемы границ между системами и

подсистемами, а также проблема их комплексной динамики. Вместе с тем в случае с речными экосистемами в разных концепциях хорошо отражается специфика местности, где в основном работали их создатели (например, равнинные или горные регионы), а также то, как они рассматривали потоки вещества и энергии между речными и прилежащими наземными системами.

За последние три десятилетия было предпринято немало попыток понять и объяснить, как устроены речные сети и создать общую для всех водотоков модель речной экосистемы. Был предложен ряд концепций, некоторые из них дополняли уже существующие, однако объективная критика некоторых из них послужила толчком к развитию абсолютно иных, альтернативных взглядов. Представления об устройстве речных систем стремительно изменялись с накоплением новых данных. Одна из первых попыток деления водотока на верхнюю, быстротекущую (эрозионную), и нижнюю, медленнотекущую (аккумулятивную) части, была предпринята еще в 1930-е гг. (Shelford, Eddy, 1929; Cummins, 1975). Эта идея позже очень активно развивалась исследователями горных водотоков. Речные экосистемы разделялись по отдельным зонам вдоль русла водотока (Hawkes, 1975). В современной литературе водотоки по эколого-гидрологической классификации обычно делят на два типа: ритраль и потамаль (Stream Zonation Concept) (Illies, Votosaneanu, 1963; Леванидова и др., 1989).

Деление речного русла на функциональные зоны определяется различиями амплитуды среднемесячных температур, концентрации растворенного кислорода, угла уклона русла, линейной скорости течения, характеристики руслообразующих наносов. Выделяют самый верхний, родниковый участок – креналь, причем различают такие его разновидности, как реокрен, гелокрен, криокрен и лимнокрен. Реокрен изливает свои воды на склонах или у основания холмов, образует сравнительно узкий и быстрый родниковый ручей, криокрен берет свое начало от тающих ледников, лимнокрен – источник в виде небольшого водоема, куда вода поступает преимущественно снизу, а ее избыток образует ручеек, тогда как гелокрены – так называемые родниковые топи, образующиеся в участках разгрузки горных пород. Нижележащие участки ритрали делят на зоны

эпиритрали, метаритрали и гипоритрали. Такое их разделение изначально характеризовало местообитания определенных групп рыб (Ricker, 1934). Эпиритраль (или верхний форелевый участок) – это зона формирования стока, для нее характерны малый уклон русла, крупнокаменистое дно, крупные элементы детрита, заросли водных растений. Метаритраль (или нижний форелевый участок) – зона эрозии с максимальным уклоном русла, дно здесь каменистое, присутствуют элементы мелкого детрита. Гипоритраль (или хариусовый участок) – зона реки, располагающаяся в верхней зоне осадконакопления, характеризуется малым уклоном русла, мелким детритом, дно песчано-галечниковое, местами илистое. Потамаль – это примыкающая к ритрали нижняя часть водотока с мягкими грунтами (песчаными, заиленными или илистыми), сравнительно небольшой скоростью течения, амплитудой среднемесячных температур выше 20°C и частыми проявлениями дефицита кислорода (Богатов, 1994). Расположение границы между ритралью и потамалью во многом зависит от климата региона (Богатов, 1995). Кроме того, в пределах одной зоны могут встречаться участки, характерные для другой зоны.

Активные исследования экосистем медленно текущих равнинных и равнинно-низкогорных рек лесных регионов во многом воплотились в одной из самых популярных концепций – речного континуума (RCC) (River Continuum Concept) (Vannote et al., 1980), фактически развившейся на основе более ранних идей (Hynes, 1970; Cummins, 1972, 1975). RCC подразумевает, что структура речного биоценоза на всем протяжении водотока определяется влиянием непрерывного изменяющегося градиента физических свойств среды от истока вниз по течению, а также непрерывностью потока энергии, который детерминирует связанность и устойчивость речной системы в целом (Рисунок 1.2).

В качестве абиотических параметров рассматриваются ширина и глубина русла, скорость течения и объем стока, величина хаотичности динамической системы. Согласно RCC, именно непрерывность физических градиентов потока определяет устройство биоценозов реки, особенно структуру их трофических

сетей. Несмотря на многочисленную критику, RCC долгие время оставалась более популярной, чем предложенные альтернативы. Причина в том, что RCC хорошо согласуется со многими данными, полученными в полевых условиях, особенно в равнинно-низкогорных районах. Считается, что RCC — наиболее популярное и признанное обобщение в экологии лотических систем XX в.

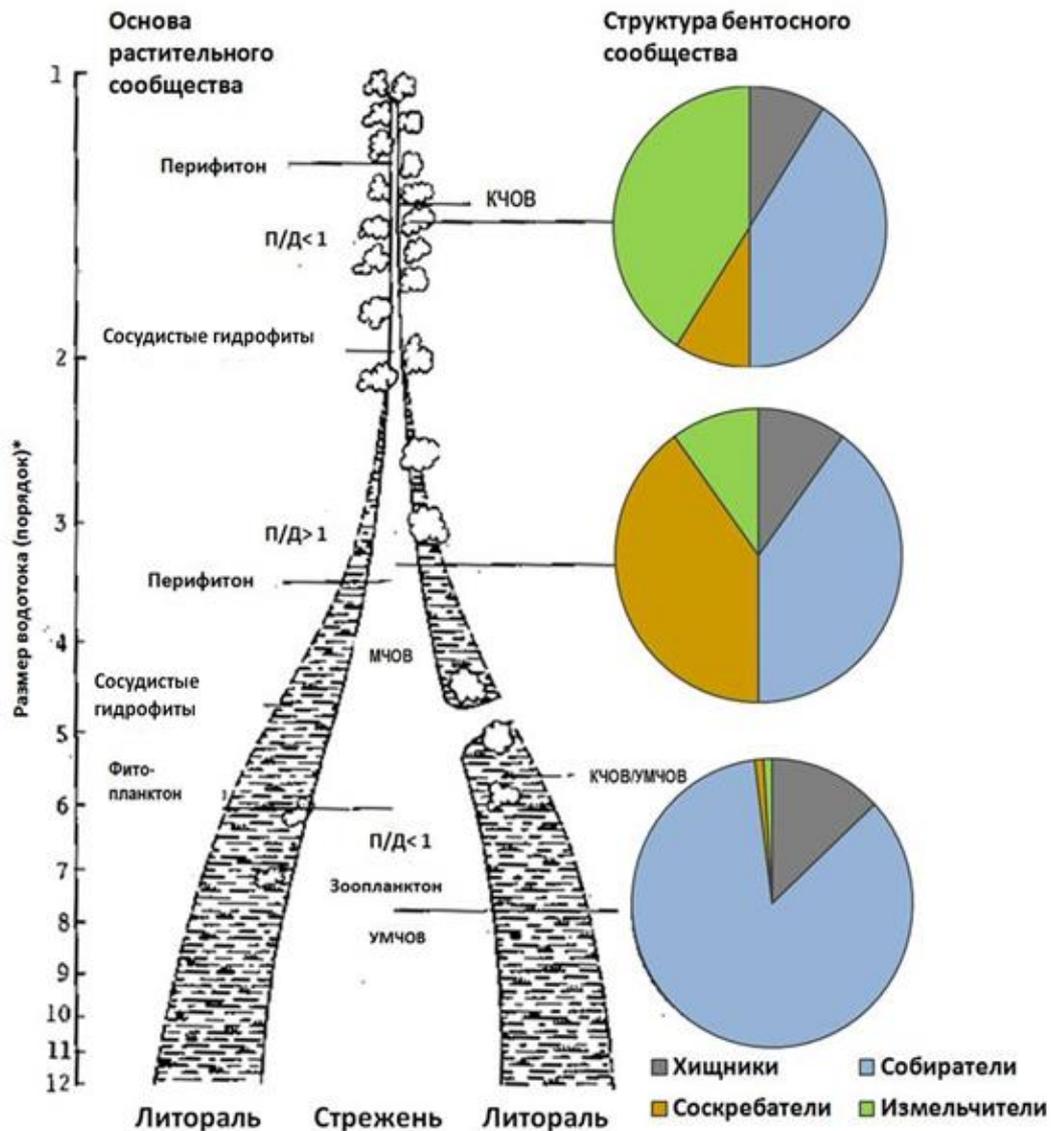


Рисунок 1.2. Взаимосвязь размеров водотока и экологической структуры его биоценоза (по [Vannote et al., 1980] по изменениями). Концепция речного континуума: П – продукция, Д – дыхание, КЧОВ – крупные частицы органического вещества, МЧОВ – мелкие частицы органического вещества, УМЧОВ – ультрамелкие частица органического вещества. \* – порядок притоков увеличивается от периферии к основному руслу.

RCC основана на двух важных утверждениях: 1) градиент физических параметров, наблюдаемый от верховьев до устья рек, непрерывен; 2) данный продольный градиент определяет устройство биотической системы. Следовательно, процессы накопления, транспорта, утилизации и синтеза органического вещества происходят непрерывно вдоль русла реки (Vannote et al., 1980, Thorp et al., 2006). В последующие годы происходило развитие RCC (Minshall et al., 1985), в том числе в нее были интегрированы идеи о циклическом перемещении в водотоке питательных веществ (Webster, 1975; Wallace et al., 1977) и о принципиально значимом влиянии пойменных экосистем (Swanson et al., 1982).

Многие предположения, сформулированные RCC, подверглись критике. Так, например, при рассмотрении гидравлики водотока (Statzner, Higl, 1985) были выявлены не непрерывные градиенты физических параметров, а резкие сдвиги значений абиотических характеристик потока. Было показано, что от истока к устью в водотоке (модель основана на исследовании 20 водотоков от Аляски до Новой Зеландии) наблюдается два участка разрыва или смены физических параметров водотока, приуроченных к изменению толщины слоя ламинарного течения у дна (зона гидравлического удара) и к смене размерных характеристик элементов субстрата. Первый разрыв градиента физических параметров приурочен к выходу из крениали, второй к переходу от эпиритрали к метаритрали. В гипоритральной зоне русла зоны гидравлического удара не столь явно выражены, однако более часты. Соответственно, подобные изменения параметров потока приводят к резкой перестройке структурной организации видового состава ценоза речной экосистемы (Рисунок 1.3).

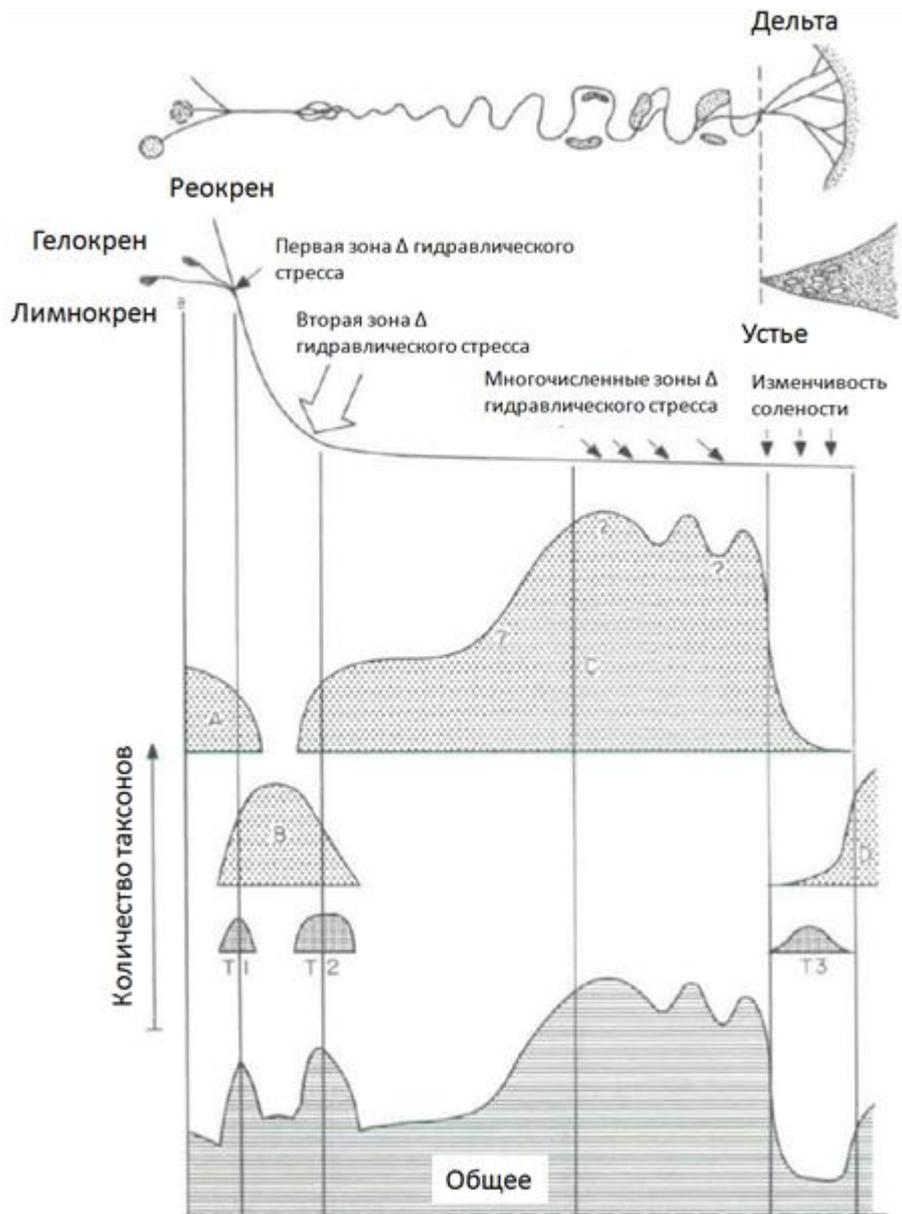


Рисунок 1.3. Общая модель распределения видового разнообразия бентоса в нетрансформированных реках (со стандартными характеристиками потока) (по [Statzner, Nigler, 1985] с изменениями): А – виды, населяющие ручьи и кренальную зону рек; В – виды, обитающие на участках с большим уклоном русла; С – виды метаритрали; D – морские виды, T1, T2, T3 – виды, обитающие в зонах гидравлического удара.

Перри и Шейффер (Perry, Schaeffer, 1987) в своей работе показали, что ожидаемого непрерывного изменения в видовых сообществах также не наблюдается (Perry, Schaeffer, 1987). Отмечен лишь непродолжительный градиент в низовьях реки. В концепции динамики речных сетей (Benda et al.,

2004) места слияния притоков и основного русла рассматриваются как горячие точки биоразнообразия. Это также не соответствует RCC. Распределение видов в реке чаще всего носит мозаичный характер, а не представляет собой экологический континуум, следовательно, реки следует рассматривать как комплексные системы.

Концепция динамики речных сетей указывает на несостоятельность утверждения RCC о том, что пищевые сети нижнего течения рек в значительной степени зависят от поступлений органического материала из вышерасположенных участков, поскольку при этом не учитывается значимость литоральных участков рек — зон, где активно происходит синтез первичной продукции. Очевидно, что RCC не является универсальной. Возникла необходимость рассмотреть иные подходы к решению поставленной перед экологами-гидробиологами задачи. В регионах с иным рельефом, другим сочетанием горных пород, иными наземными экосистемами нередко более четко прослеживается, во-первых, разномасштабная дифференциация среды, а во-вторых, разнообразие связей между речной и сопряженными наземными экосистемами, что предполагает сложную комплексную организацию рек как систем с иерархично устроенной обратной связью. Особенно ярко это прослеживаются для горных водотоков (Maiolini, Bruno, 2007).

Критика RCC стимулировала разработку альтернативных концепций структурно-функциональной организации речных экосистем. Показано, что сооружение на реках плотин и связанных с ними водохранилищ резко нарушает континуальность (Ward, Stenford, 1983). По сути, такие исследования позволяют в какой-то степени вернуться к идеям зональной концепции, особенно для горных водотоков (Poole, 2002). Опираясь на данные о том, что реки не представляют собой градиент физических условий и энергии, а представлены неоднородными участками, альтернативные концепции постулируют, что сообщества реагируют преимущественно на локальные особенности геоморфологии русла, часто отражающие исходную специфику горных пород, чем на какие-либо продольные градиенты физических параметров в водотоке.

Это означает, что структура экосистемы на каком-либо участке русла определяется как параметрами соседних участков, так и параметрами выше и ниже расположенных участков за счет локальных процессов (Poole, 2002).

Развитие ландшафтной экологии во многом определило попытки распространения методологии, развитой для анализа собственно ландшафтов (наземных) на водные экосистемы, в том числе речные. Такой подход позволил сформировать концепцию динамики пятен (Patch Dynamics Concept — PDC) (Townsend, 1989; Winemiller et al., 2010), отражающую пространственную гетерогенность и временную изменчивость участков водотока, и развить представление о рефугиумах — участках русла важных при восстановлении разрушенных/нарушенных сообществ (Sedell et al., 1990). Особенно существенно это для горных рек и ручьев. Несмотря на формирование концепций, объясняющих организацию речных систем на локальном уровне, для исследователей по-прежнему остро стоит вопрос: можно ли создать комплексную модель структурно-функциональной организации речных экосистем вдоль продольного профиля водотока?

Ответ на этот вопрос неоднозначен из-за того, что при разных масштабах рассмотрения системы принимаются во внимание разные параметры среды. На вопрос, какие параметры среды необходимо учитывать на разных масштабных уровнях, отвечает работа по классификации речных местообитаний (Thoms, Parsons, 2003). Исследователи регистрировали 340 гидрологических и геоморфологических параметров водотоков и определяли, какие факторы оказывают наибольшее влияние на структуру биоценоза при различных масштабах рассмотрения речной системы. В результате этого масштабного исследования удалось выявить пространственную структуру зонирования рек, что указывает на справедливость RCC при некоторых масштабах рассмотрения речных систем.

Предположение о том, что RCC применима только для низкорельефных водоразделов с относительно постоянным климатом и простым геологическим устройством высказывается в концепции «процессных областей» (Montgomery,

1999). В этой работе автор указывает на важность местных геоморфологических условий и высотного распределения участков русла. Концепция «процессных областей» акцентирует внимание на пространственной изменчивости геоморфологических параметров, которая и определяет структуру локальных изменений в экосистеме. Такой подход может быть применим для регионов с высокогорным рельефом, изменчивым климатом, сложным геологическим строением речных долин.

В недавно предложенной концепции синтеза речных экосистем (Riverine Ecosystem Synthesis — RES) (Thorp et al., 2006б) предпринята попытка объединить концепции, сформировавшиеся с момента публикации RCC. В RES реки определяются как комплексные системы, основанные на взаимосвязи экогеоморфологии русла и биотической структуры системы. В данной концепции биокомплексность — это структурный и функциональный феномен, появившийся благодаря динамическим взаимодействиям между биотическими компонентами экосистемы и физико-химическим параметрам среды. Идеи Джеймса Торпа и его коллег о формировании пространственной структурно-функциональной организации речных систем опираются в основном на экогеоморфологию — область научных исследований водотоков, в которой основополагающим считается влияние геоморфологических параметров речной долины на структуру экосистемы. Взамен представлениям о продольных физических градиентах среды предложена концепция, в которой реки рассматриваются как «массивы» или сети. Такие сети состоят из множества геоморфологически неоднородных участков, на формирование которых оказывает влияние высотная поясность и величина потока (Thorp et al., 2008). Участки неоднородности выделяются на основе значимых изменений в гидрологических и геоморфологических параметрах реки. При полевых работах границы участков могут быть как отчетливо различимы, так и неразличимы, однако их можно выделить, используя стандартные геоморфологические приемы. Например, отрезки реки с зауженным руслом, с разветвленным руслом, широкий участок с замедленным течением или участок с широкой поймой будут

рассматриваться как гидрогеоморфологически разные, различающиеся по физическим и химическим параметрам. Кроме того, биоценозы этих участков реки должны значительно отличаться друг от друга. Следовательно, свойства структурно-функциональной организации экосистемы водотока определяется геоморфологической неоднородностью. На основе выделяемых участков можно описать «зоны функциональных процессов» (ЗФП), в каждой из которых определенная структура экосистемы детерминирована геоморфологическими особенностями системы.

Однако нельзя не отметить некоторое сходство используемых подходов в исследованиях Монтгомери и RES. И в том и в другом случае рассматриваются зоны реки, выделяемые благодаря местным особенностям геоморфологии и структуры экосистемы. Различие заключается в том, что в рамках концепции «процессных областей» выделение зон основано на явлении высотной поясности и отражает изменчивость ландшафта речной долины вниз по течению. В RES выделение ЗФП основывается на рассмотрении отдельных физических параметров среды. Таким образом, в рамках RES выделяются максимально простые и однородные участки. Однако, в конечном итоге, такой подход оказывается более сложным, чем в концепции «процессных областей», поскольку учитывается не только влияние изменчивости геоморфологических параметров речной долины (на ландшафтном уровне), но и влияние факторов среды на различных участках водотока и в пойменных зонах с обилием растительности.

Стоит более подробно рассмотреть понятие ЗФП. Изначально идея выделения функционально различающихся участков русла реки была высказана Монтгомери, но, в итоге, ЗФП в рамках RES значительно отличаются от «процессных областей». ЗФП выделяются по принципу взаимосвязи экологических процессов и гидрогеоморфологической неоднородности на данном участке реки, а не по принципу выделения простых геоморфологических различных отрезков. Основой для выделения ЗФП является гидрогеоморфологическая неоднородность русла, но необходимо помнить, что

сами по себе ЗФП связаны со структурной организацией экосистемы, которая в свою очередь определяется физическими параметрами среды.

Еще одна концепция, послужившая отправной точкой при формировании RES — это «экологическая мозаика» (Frissell et al., 1986). Данная концепция предлагает иерархичную модель структурной организации водотока (Рисунок 1.4), основанную на пространственных и временных изменениях речной среды.

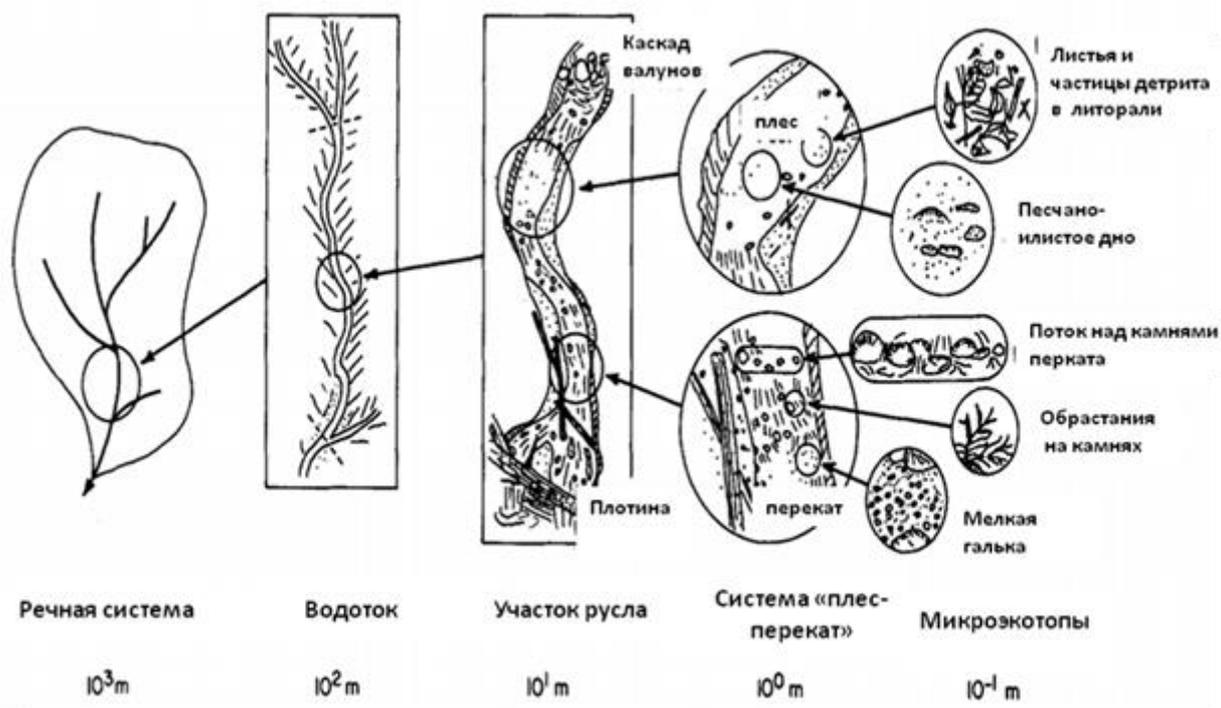


Рисунок 1.4. Иерархия организации речной системы (по [Frissell et al. 1986] с изменениями).

Такая иерархичная модель позволяет учитывать влияние множества переменных и дает возможность использовать данные из разных источников. Согласно работе Фрайселла и его коллег, структура речной системы имеет иерархичное строение в пространстве. Иерархия в строении речной системы определяется геоморфологическими параметрами участков речной долины и распределением основных физических характеристик, дифференцирующих участки. Отличие ЗФП от «экологической мозаики» заключается в том, что для ЗФП возможна некоторая степень изменчивости физических параметров потока внутри одной зоны.

Разработанная Фрайселлом и его коллегами система описания водотоков как системы вложенных участков позволяет использовать довольно простой способ различения ЗФП (Рисунок 1.5).

Низкорельефные  
луга

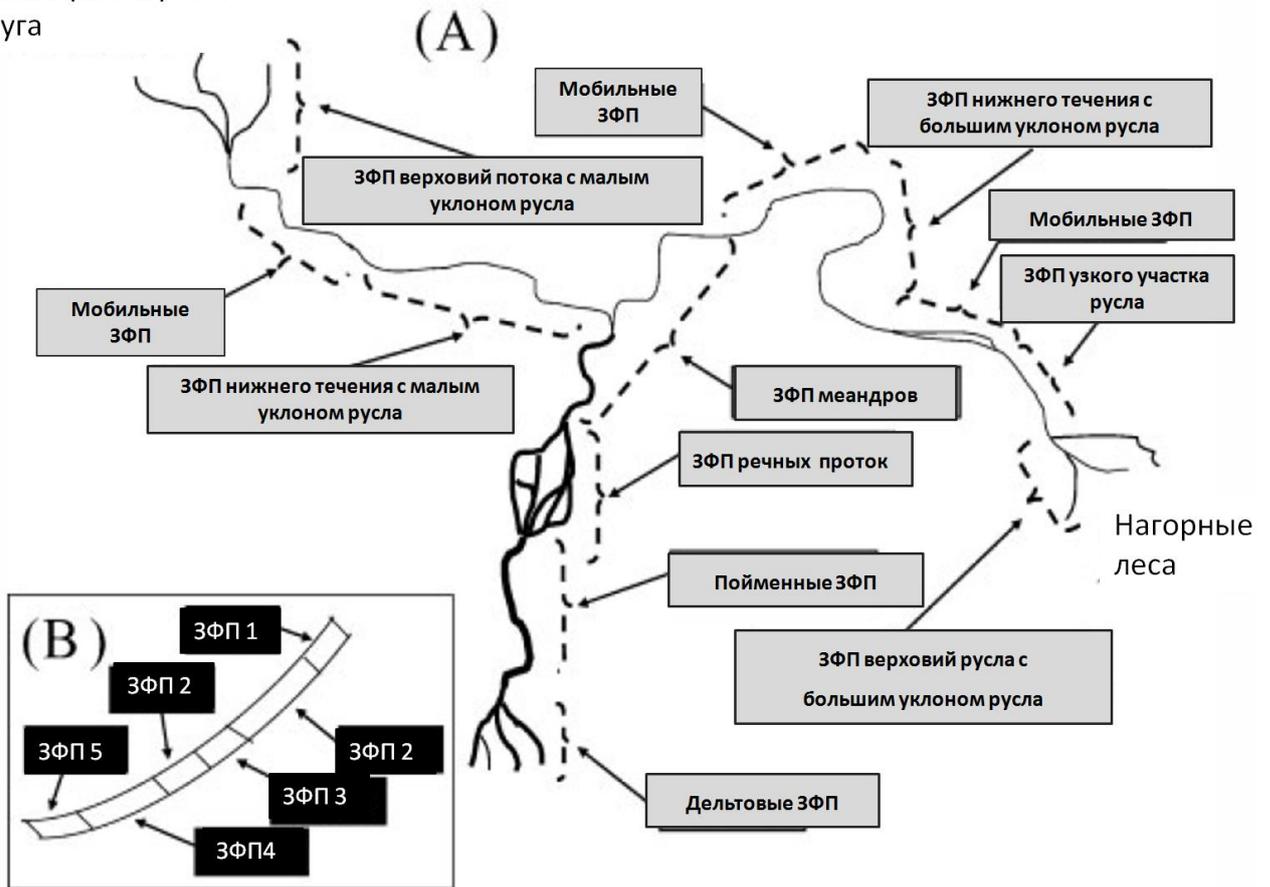


Рисунок 1.5. Схематическое изображение сложной речной системы (по [Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D., 2006б] с изменениями).

ЗФП может включать разнообразные участки русла, что можно рассматривать как предложенную Фрайселлом и его коллегами пространственную иерархическую систему классификации местообитаний.

Однако, следуя определению в рамках RES понятия ЗФП, изменчивость условий между соседними ЗФП должна быть более явно выражена, нежели изменчивость параметров среды внутри одной зоны.

Система ЗФП представляет собой концептуальную модель, которую с легкостью можно применить для исследования горных рек, поскольку границы зон определяются по основными гидрологическими и геоморфологическими

характеристиками речной сети. Разрывы между ЗФП выявляют по значимым изменениям параметров среды. Однако остается открытыми вопросы: как ЗФП располагаются вдоль русла реки и есть ли какая-то строгая система их пространственного и порядкового расположения? Возможно, система ЗФП имеет гораздо больше общего с РСС, чем кажется на первый взгляд? На рисунке 1.5 показаны различные экологические зоны функциональных процессов, сформированные геоморфологической неоднородностью русла от верховий водотока (лесные и луговые экосистемы) до дельты реки. Одна и та же ЗФП может быть представлена на различных участках водотока, и не всегда характер расположения такой зоны можно предсказать. Вниз по течению протяженность различных ЗФП меняется в зависимости от их типов. Если рассматривать крупные ЗФП, то для верховий характерно меньшее время удержания органического вещества, слабо выраженные аккумулятивные процессы, в отличие от нижнего течения, представленного, как правило, равнинной частью водотока. И все же время удержания органического вещества — весьма изменчивый показатель, во многом зависящий от геоморфологической неоднородности русла (Thorp et al., 2008). Это означает, что идею продольного континуума можно применять лишь для некоторых параметров речных экосистем, однако не следует рассматривать ее как основной принцип функционирования рек. Некоторые характеристики речного потока: гидрологический режим, геоморфологическое строение долины, климатические условия могут изменяться последовательно и непрерывно при изменении высоты расположения участков русла. Однако эти изменения далеко не всегда континуальны. Из всего выше сказанного следует, что РСС может достоверно предсказать лишь некоторые особенности ЗФП, тогда как смена других параметров потока может ей не соответствовать.

Попытки обобщить западные концепции были предприняты отечественными исследователями при анализе донных сообществ водотоков Дальнего Востока (Вшивкова, 1988; Богатов, 1995). Выдвинуто предположение,

что континуальность и дискретность речных систем, по аналогии с континуумом и квантованностью растительного покрова (Ипатов, 1985), можно оценивать как характерные свойства пространственного распределения биоты.

Следует также подчеркнуть, что в последние десятилетия в рамках концепции речного ландшафта (*river landscape, riverscape*) (Leopold, Marchand, 1968) активно развиваются исследования взаимодействия между системами собственно водотоков и примыкающими наземными экосистемами, в первую очередь пойменными, особенно во время половодий и паводков, и показано наличие значительных разнонаправленных потоков вещества и энергии (Junk et al., 1989; Tockner et al., 2000; Amoros, Bornette, 2002; Cummins, 2002).

### **1.3. Пространственная структура сообществ донных беспозвоночных вдоль поперечного профиля водотока**

Рассмотрим характер поперечного распределения донных беспозвоночных в водотоках относительно русла реки. Во многом он будет определяться типом донного субстрата и скоростью течения воды в разных участках русла (Тесленко, Холин, 2005). В кренали и эфиритрали горных рек, где преобладают литореофильные организмы, распределение бентоса поперек русла имеет более или менее равномерный характер, показатели биомассы с продвижением к середине русла снижаются, а численности, наоборот, могут возрастать. Это связано с тем, что прибрежные грунты, как правило, богаты органическим веществом, течение медленное и здесь могут обитать сравнительно крупные формы (Чертопруд, 2003, 2004). С продвижением к стрежню течение усиливается, в подобных условиях могут обитать лишь мелкие формы, обладающие органами прикрепления, да зарывающиеся организмы (Леванидов, 1977). Зоны гипоритрали и потомали характеризуются относительным однообразием грунтов, следовательно, распределение организмов вновь становится более равномерным (Константинов, 1986).

Под влиянием экстремальных природных событий, например, паводка, гиперэвтрофикации, засухи, промерзания, пересыхания, структура донных сообществ значительно меняется (Безматерных, 2007). Исчезают стенобионтные виды, меняются количественные соотношения некоторых таксономических групп. В таких ситуациях возобновление структуры сообществ зообентоса происходит довольно быстро, если экосистема включала достаточно большое количество рефугиумов, число которых обычно увеличивается вниз по течению (Безматерных, 2008). Возобновление структуры сообществ происходит благодаря способности некоторых представителей макрозообентоса переживать неблагоприятные условия, наличие наземных форм амфибиотических насекомых (имаго), активно перемещающихся от водотока к водотоку, и, конечно же, посредством дрифта: естественной способности многих беспозвоночных организмов к перемещению вдоль русла реки.

#### **1.4. Донные беспозвоночные как компонент экосистем горных водотоков**

Донное сообщество может быть описано в рамках балансовой модели, в которой между компонентам происходит перемещение вещества и энергии (Шитков, Розенберг, Зинченко, 2003). Органическое вещество, доступное для переработки, поступает в лотические экосистемы преимущественно двумя путями: синтез автохтонного вещества фитопланктоном, бентосными альгосообществами, макрофитами, т. е. формирование первичной продукции в процессе фотосинтеза, поступление аллохтонного вещества и преобразованных редуцентами отмерших остатков растений и животных из наземных прибрежных экосистем (McShaffrey, 1992). Безусловно, существует еще мертвое органическое вещество, сформировавшееся непосредственно в речной системе — остатки населяющих ее водных организмов, однако обычно эта часть существенно меньше двух выше перечисленных. Общая схема материально-энергетических потоков в водных биоценозах может быть представлена в виде

системы графов, заданных на множестве популяций гидробионтов, причем два узла любого графа связаны ребром, направленным от структурного элемента-преобразователя к доступному органическому веществу (от реципиента к донору). Каждому ребру может быть поставлена в соответствие трофическая ценность каждой конкретной жертвы (донора) по отношению к эксплуататору (реципиенту) как априорная вероятность ее поедания/повреждения этим эксплуататором (Шитков, Розенберг, Зинченко, 2003).

Особенностью речных экосистем является активный перенос вещества и энергии в вертикальном и горизонтальном направлениях, потому для накопления в качестве вторичной продукции остается доступными органическое вещество, которое изымается из потока или со дна реки.

Зообентос является экологической группой беспозвоночных организмов, которой свойственны морфологические признаки, дающие возможность заселять дно водоемов и водотоков. По размерному признаку выделяют микрозообентос (длина тела не превышает 0,1 мм), мезо(мейо)зообентос (0,1–2,0 мм) и макрозообентос. Соответственно, макрозообентос — группа организмов, длина тела которых превышает 2,0 мм (Константинов, 1986). Поскольку скорость течения воды и стабильность грунта относятся к факторам, определяющим структуру видового состава макрозообентоса водотоков (Жадин, Герд, 1961; Константинов, 1986), то этой группе организмов свойственно наличие морфологических адаптаций для удержания тела на субстрате в условиях быстрого течения. К ним относятся следующие (Spellman, Drinan, 2001): уплощенная, гладкая, обтекаемая форма тела (личиночные формы представителей отрядов Coleoptera (жуки), Ephemeroptera (поденки) и Plecoptera (веснянки)); небольшие размеры тела, что позволяет некоторым особям прятаться в водорослевых обрастаниях [мелкие личинки семейства Chironomidae (комаров-звонцов) и отряда поденок]; прикрепление к устойчивым субстратам: камням, растениям и другим погруженным в воду предметам [представители класса Spongia (губки); личинки отряда Trichoptera (ручейников)]; использование прикрепительных органов в виде крючков и присосок [личинки семейств

*Simuliidae* (мошек), *Bléphariceridae*, подкласс *Hirudinea* (пиявки)]; слизистая нижняя поверхность с мощной мускулатурой [*Gastropoda* (брюхоногие моллюски) и представители семейства *Planariidae* (планарии)]; паутина и клейкий секрет (личинки мошек, ручейников и двукрылых); утяжеление собственного тела за счет защитных сооружений (домики многих ручейников, раковины моллюсков); положительный реотаксис (движение в направлении обратном току воды); положительный тигмотаксис: стремление цепляться за поверхность субстрата или держаться в близком контакте с поверхностью (некоторые виды веснянок).

Донных беспозвоночных можно разделить на функциональные трофические группы, основанные на типе потребляемых пищевых ресурсов и способе их добычи. Такие группы обозначают как Функциональные Трофические Группы – ФТГ (*Functional Feeding Groups*) (Cummins, 1973, 1978, 1984). Потребляемые пищевые ресурсы различают по размеру частиц от микро- до макроразмера (относительно размеров тела самого организма), степени доступности пищи – взвешенные в воде пищевые частицы, осевшие на дно или нарастания на твердых субстратах. Такие параметры являются особенно значимыми, поскольку, с одной стороны, определяются абиотическими параметрами каждого конкретного участка водотока, с другой — от них зависит, какие экологические формы организмов будут преобладать. Например, личинки мошек — *Simuliidae* — отфильтровывают из потока мелкие кусочки детрита благодаря особому строению ротового аппарата, а у некоторых видов личинок поденок семейства *Heptageniidae* возможность удержаться в бурном потоке осуществляется за счет разросшихся жаберных листков, образующих присасывательную поверхность, а для соскребывания водорослей с субстрата имеется специфическая система скребковых щетинок на ротовых придатках. Еще две характеристики пищевых ресурсов — тип пищи: простейшие, растения или крупные животные, и ее состояние: живые организмы, мертвые организмы, детрит. Традиционный подход в классификации водных беспозвоночных использует два критерия: тип и состояние пищи — хищники ловцы, например, потребляют живую животную

пищу. Определение ФТГ в свою очередь основано на таких параметрах пищевых ресурсов, как размер, тип и доступность пищи. Выделяют семь ФТГ донных беспозвоночных: соскребатели, собиратели, фильтраторы, измельчители, заглатыватели, прокалыватели и хищники-хвататели (Рисунок 1.6).

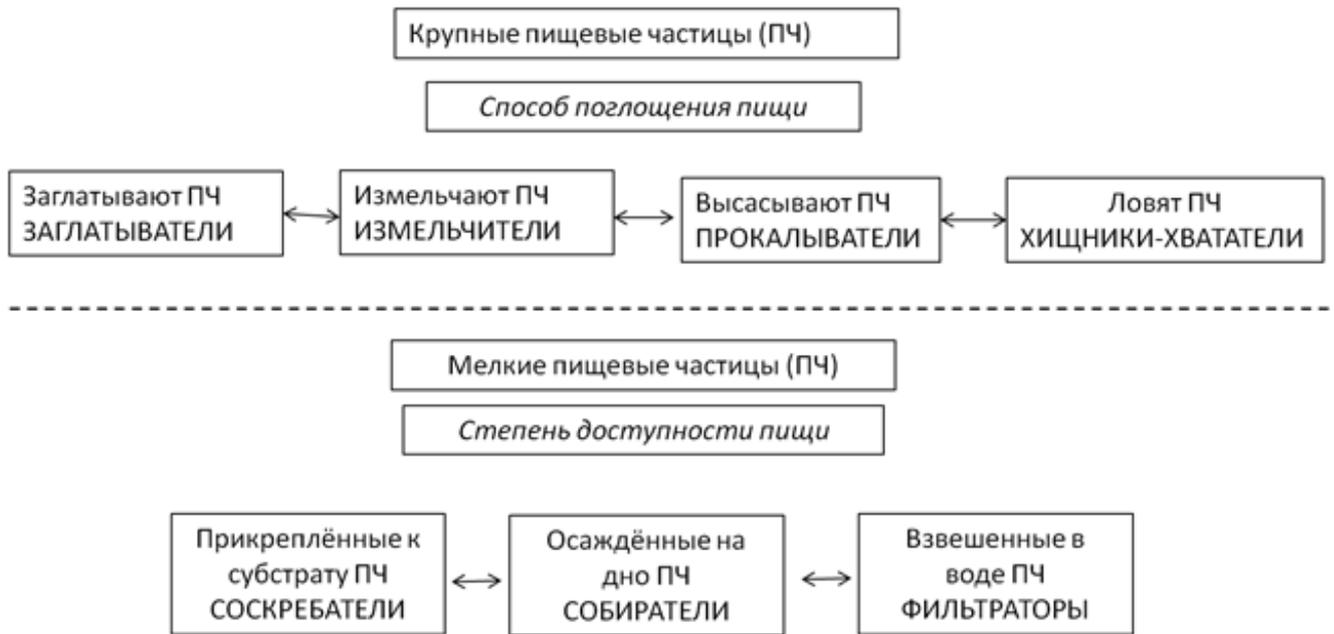


Рисунок 1.6. Выделяемые функциональные пищевые группы относительно размера пищевых частиц и степени их доступности (по [Cummins, 1984] с изменениями).

Более детально каждая пищевая группа рассмотрена ниже (Рисунок 1.7). К **фильтраторам** относятся организмы, использующие переносщую силу потока и имеющие разнообразные приспособления для прикрепления к субстрату в потоке и захвату органических частиц. Фильтраторы (Ф) располагаются в зоне с оптимальными для них значениями скорости течения воды. Так, например, ручейники семейства Hydropsychidae строят ловчие сети, личинки мошек, семейство Simuliidae, удерживаются на субстрате в потоке с помощью кольца из крючьев на конце тела и отфильтровывают органические частицы благодаря веерообразным премандибулам.

Среди группы **собирателей** больше всего детритофагов. В зависимости от скорости течения на том или ином участке реки можно выделить подвижных

детритофагов собирателей – в эту группу входят представители отряда веснянки из семейств *Nemouridae*, *Leuctridae*, *Capniidae*, отряд *Amphipoda* (разноногие ракообразные) семейство *Gammaridae*, отряд поденок представлен семействами *Baetidae* и *Leptophlebiidae*. *Baetidae* способны на короткое время отрываться от субстрата и переплывать на небольшие расстояния, противостоя течению, хотя большую часть времени они проводят неподвижно, занимают пространство под камнями и между ними, где много детрита. Для них характерна обтекаемая, веретенообразная форма тела, конечности с цепкими коготками, на которых присутствуют мелкие зубцы. На конце тела имеются плавательные церки. Как правило, собиратели заселяют щели между элементами субстрата, где скапливается детрит, избегают участков русла с сильным течением воды. Среди них много форм активно ползающих и плавающих.

**Измельчители** — обитатели участков с замедленным течением, чаще всего прибрежных, обилием органических остатков и растительности. Они занимают пространства с остатками наземной растительности. Группа включает в себя семейства *Limnephilidae* и *Sericostomatidae* отряда ручейников, семейства *Elmidae* и *Hydraenidae* отряда *Coleoptera* (жуки), представителей семейства *Ephemerellidae* отряда *Ephemeroptera*. Виды макрозообентоса, входящие в ФПГ **соскребатели**, имеют приспособления для удержания в потоке на субстрате. Это ручейники из семейств *Goeridae*, *Glossosomatidae*, *Apataniidae*, *Tremmatidae*, двукрылые — семейства *Vlephariceridae*, *Chironomidae* и моллюски рода *Ancylus*. Соскребатели занимают открытое пространство на гальке, обычно эти организмы обитают на верхней стороне камней с водорослевыми обрастаниями. Форма их тела уплощенная или обтекаемая, в противном случае они имеют малые размеры. Так, представители отряда поденок семейства *Heptageniidae* (соскребатели) способны перемещаться по гладким поверхностям субстрата (камни, крупные куски древесины), практически не отрывая тело от поверхности. Тело сильно уплощено, конечности очень мощные, широко расставленные, у некоторых видов формируется присасывательный диск из разросшихся тергалий. Особо мелкие формы, например хирономиды ранних возрастов, могут зарываться в

диатомовые обрастания. Обладают всевозможными приспособлениями для прикрепления к субстрату на перекатах с быстрым течением. Это могут быть присоски (у *Vlephariceridae*) или крючья (у *Chironomidae*).

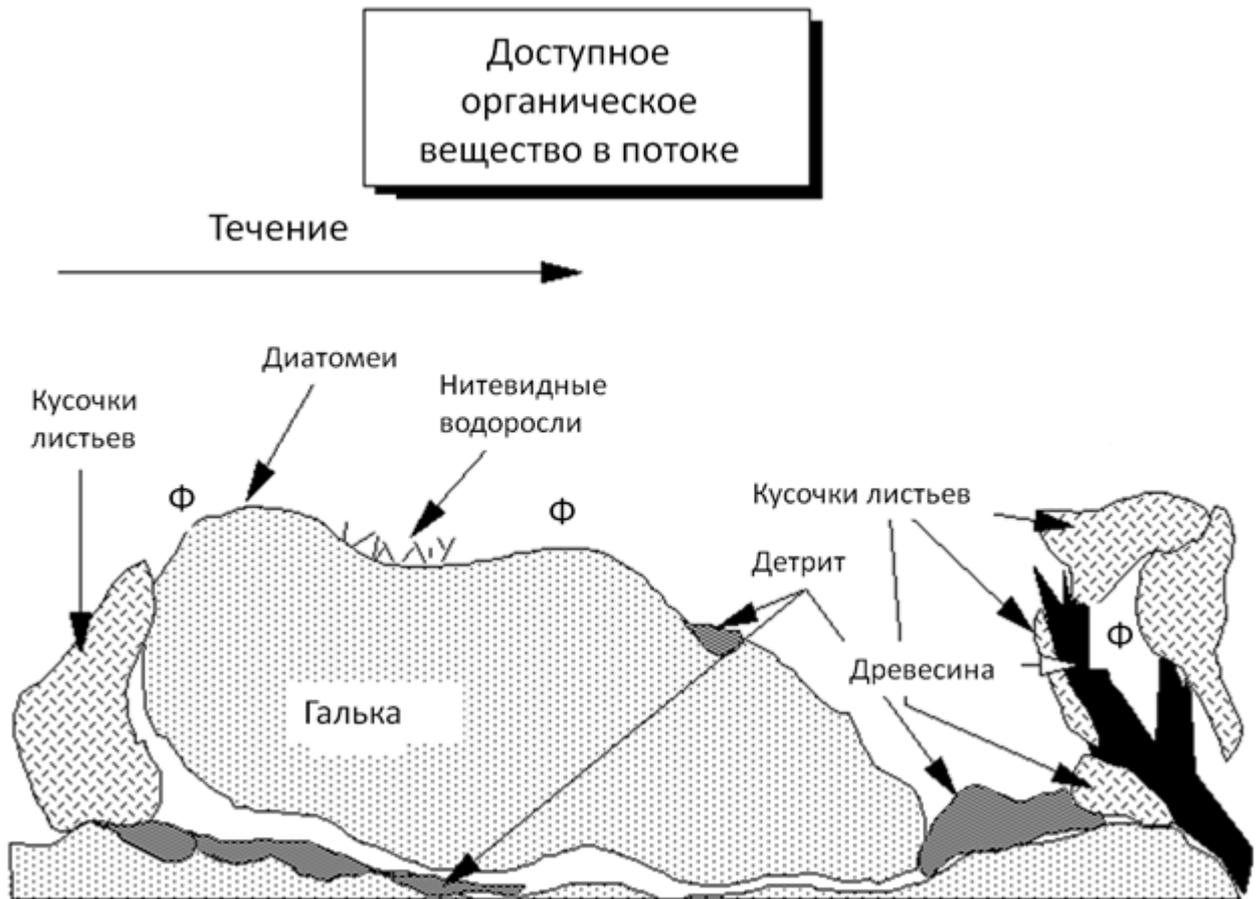


Рисунок 1.7. Схема основных местообитаний ФТГ донных беспозвоночных (по [Cummins, 1984] с изменениями). Ф — филтраторы.

К **заглатывателям** можно отнести пиявок — подкласс *Hirudinea*. **Прокалыватели** в горных водотоках представлены личинками некоторых двукрылых, представители семейства *Athericidae*. Однако и тех и других можно отнести к хищникам.

Непосредственно **хищники хвататели** активно охотятся на свои жертвы. Это представители веснянок из семейств *Perlidae*, *Perlodidae*, и планарии рода *Dugesia*, ручейники из семейств *Polysentropodidae*, *Rhyacophilidae*. Для этих животных характерно поселение на участках русла с умеренным течением воды в щелях между камнями, иногда они выходят на верхнюю сторону камня.

Питаются беспозвоночными без плотных хитиновых покровов (личинки мошек, хирономид и др.).

## ГЛАВА 2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Общая физико-географическая характеристика Алтае-Саянской горной страны

Алтае-Саянская горная страна расположена на территории одноименного экорегиона. Экорегион — достаточно крупная единица земной поверхности с присущим ей сочетанием природных сообществ, видов флоры и фауны с границами, в основном соответствующими исходному распространению природных сообществ (до их трансформации человеком) (Olson et al., 2001). Алтае-Саянский экорегион расположен в центре Азии, его общая площадь составляет 1 065 300 км<sup>2</sup> (Рисунок 2.1). Протяженность с запада на восток — 1600 км, с севера на юг — 1300 км. Расположенный на стыке обширных таежных массивов Западной и Восточной Сибири и пустынных ландшафтов юга Центральной Азии регион вобрал в себя виды флор и фаун таежных, высокогорных, лесостепных, степных и пустынных районов (Природные условия ... , 1963). Уникальные природные ландшафты, специфика фауны и флоры Алтае-Саянского экорегиона позволяют включить его в список территорий, характеризующихся неповторимым биоразнообразием (Olson, Dinerstren, 1998; Olson et al, 2001).

В границы Алтае-Саянского экорегиона входят 7 ландшафтных областей: Алтайская, Кузнецко-Салаирская, Саянская, Тувинская, Монгольский Алтай, Долина Великих озер и Хубсугульская впадина (Давыдова, 1966). Становление современного рельефа Алтае-Саянской горной территории началось в начале четвертичного периода. Именно тогда в результате тектонических движений образовались горные поднятия. Современный рельеф местности отражает процессы формирования складчато-глыбовых гор, нагорий и межгорных котловин, эрозийные ветровые процессы, многократные оледенения территории (Алтае-Саянская..., 1969). Наибольшие высоты зафиксированы в южной части

Горного Алтая (г. Белуха – 4506 м). Средняя высота хребтов снижается в восточном и северо-восточном направлениях от центральной части Горного Алтая (Самойлова, 1982).

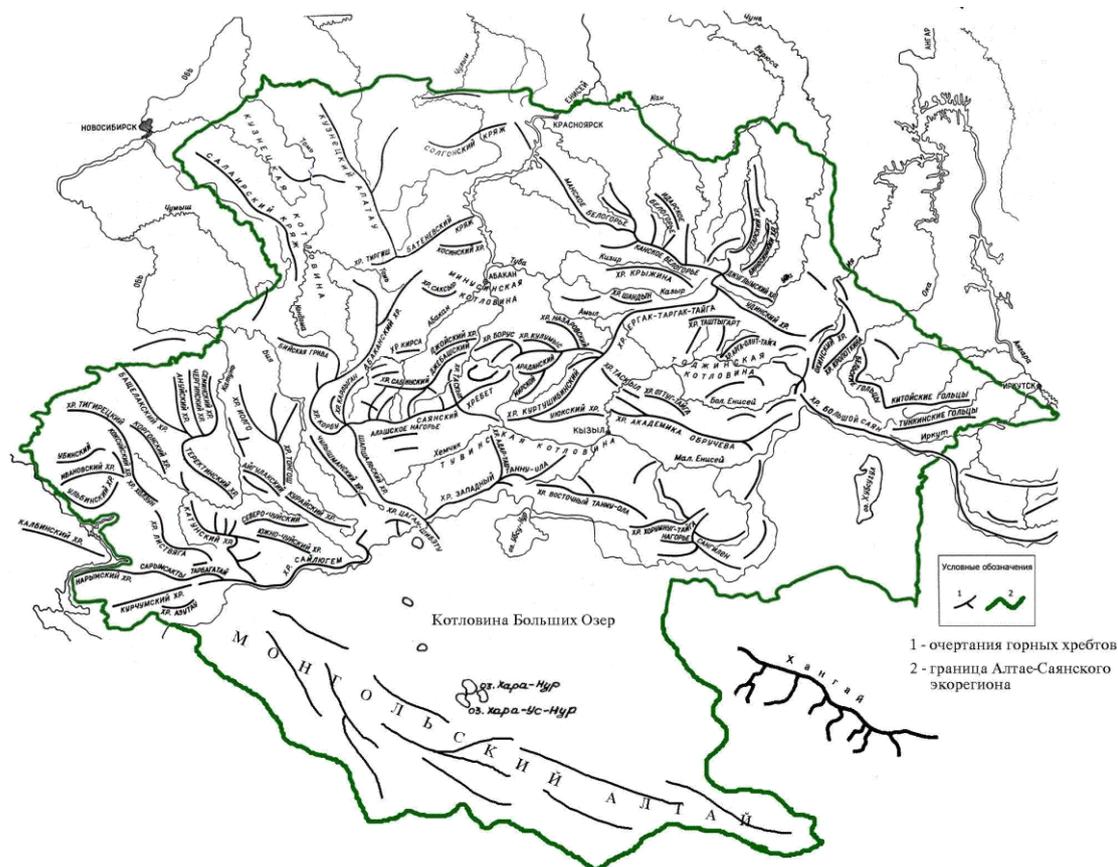


Рисунок 2.1. Орографическая карта Алтае-Саянского экорегиона.

Удаленность от морей и океанов способствует преобладанию континентальных воздушных масс, сформировавшихся над центрально-азиатскими территориями. Большая часть осадков приносится с воздушными массами с Атлантического океана. Но высокие горные массивы препятствуют проникновению воздушных потоков с Атлантики (Маринин, Самойлова, 1987).

Максимальное количество осадков получают западные склоны Алтая, Кузнецкого Алатау и Западного Саяна. Лето в этих районах дождливое, а мощность снежного покрова зимой порой достигает 2,5 м (Climate Change..., 2001). В зависимости от степени увлажнения на наветренных и подветренных макросклонах представлены различные типы растительных сообществ — на

западных и северо-западных склонах формируется сырая пихтовая тайга, влажные горные луга; по южным и восточным склонам, а также в межгорных котловинах развиваются степные биомы, а северные склоны заняты преимущественно таежными лесами (Смагин и др., 1980).

Алтае-Саянская горная страна богата водными ресурсами, разветвленная речная сеть дает начало двум крупнейшим сибирским рекам — Оби и Енисею. Климатические условия и особенности рельефа обуславливают варьирование величины среднегодового стока в различных районах региона. Так, наибольший сток характерен для водотоков северо-западных окраин горной страны (Семенов, 2007). Тип водотоков также различен. Например, в питании р. Катунь, истоки которой находятся в ледниковых районах, решающее значение имеет таяние ледников, в то время как для рек, истоки которых располагаются на меньших высотах, ключевое значение имеет дождевое и грунтовое питание (Израэль и др., 2001). В общем же сток большинства рек за теплый период составляет 80—90 % годового.

## **2.2. Общая физико-географическая характеристика региона**

### **2.2.1. Северный Алтай**

В пределах северной части Горного Алтая обычно выделяют Северо-Восточную, Северо-Алтайскую и Северо-Западную физико-географические провинции (Самойлова, 1973). Северо-Алтайская провинция, где проводились наши исследования, включает несколько средневысотных хребтов, веерообразно отходящих от Семинского хребта (Рисунок 2.2). Расположенная к западу от хребта Иолго, к северу от Семинского хребта и к северо-востоку от Башчелакского хребта данная территория представлена хребтами двух типов: массивно-гребневидного с абсолютными высотами 900–2400 м (Чергинский и Семинский) и останцово-гребневидного с абсолютными высотами 900–1200 м (Башчелакский и

Ануйский). Горные массивы провинции лежат почти параллельно друг другу и ориентированы с северо-северо-запада на юго-юго-восток (Самойлова, 1973).

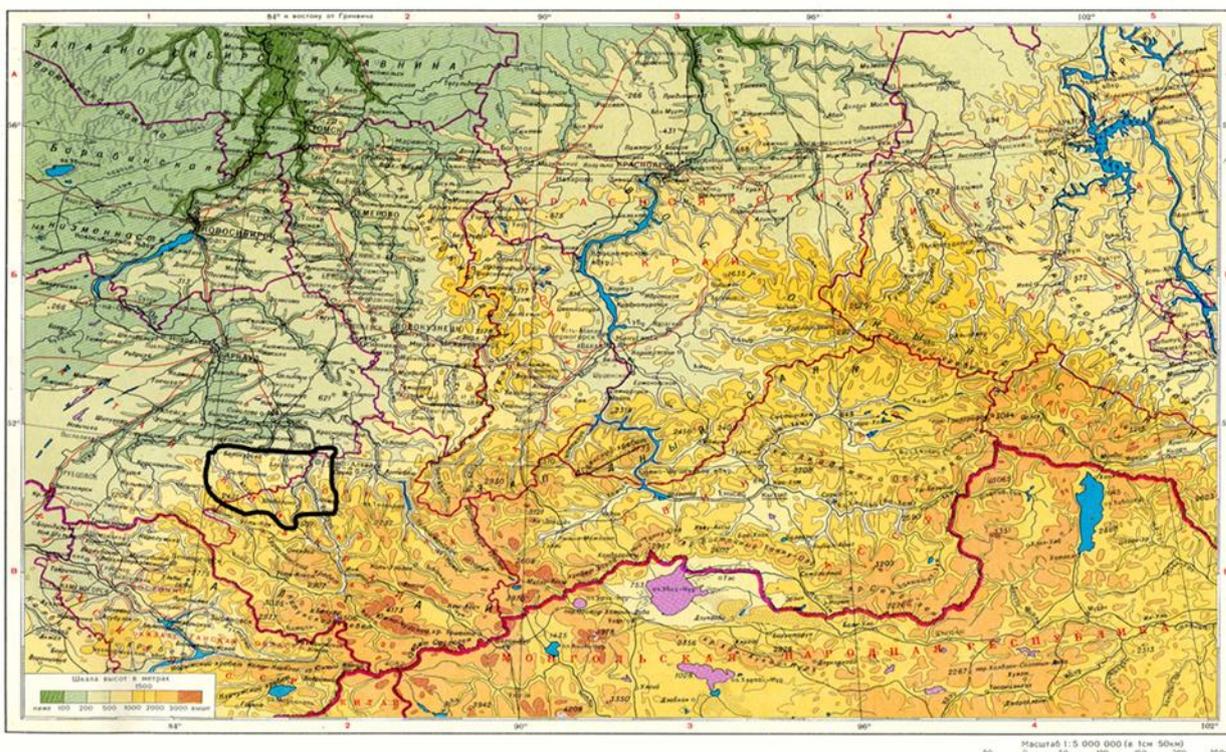


Рисунок 2.2. Алтае-Саянская горная страна. Северо-Алтайская провинция отмечена черным цветом.

Для дальнейшего описания речных бассейнов мы приводим описание хребтов, ограничивающих долины этих рек. Их горные массивы сложены группами пород протерозойской и палеозойской эпох (приложение 1, 2). В основном это кристаллические сланцы, известняки, порфириды и их конгломераты.

Бащелакский хребет. Длина около 120 км, высота до 2421 м. Сложен гранитами и кристаллическими сланцами. В невысоких массивах северо-западной части хребта развита горная лесостепь, на севере и северо-востоке – темнохвойная тайга, на юге лиственные леса. Выше 2000 м — фрагменты альпийских лугов и горных тундр. Бащелакский хребет расположен на северо-западе Горного Алтая, в пределах Алтайского края и Республики Алтай (БСЭ, 1978).

Ануйский хребет. Протягивается с юга-востока на север-запад на 130 км. Средняя высота от 900 м на северо-западе до 1600 м на юго-востоке, наибольшая — 1815 м. Сложен главным образом метаморфизованными известняками, силурийскими сланцами, прорванными интрузиями гранитов. Преобладают ландшафты низкогорий с мелколиственными лесами и участками луговых степей; на юге — среднегорья с лиственничными лесами. Находится на территории Республики Алтай и Алтайского края (БСЭ, 1978).

Чергинский хребет. Максимальная высота — 2014 м. Хребет сложен песчаниками и сланцами. На склонах — луговые степи и сосновые боры, выше — горная лиственничная и кедрово-пихтовая тайга. Находится на территории Алтайского края и Республики Алтай (БСЭ, 1978).

Семинский хребет. Длина около 120 км. Высота до 2506 м (г. Сарлык). Сложен преимущественно из метаморфических пород, гранитов, диоритов и глинистых сланцев. На склонах — лиственничные и пихтово-кедровые леса, по осевой части представлены разные варианты тундр, в том числе ерниковой, и альпийские луга. Хребет пересекает территорию Республики Алтай в пределах трех административных районов (БСЭ, 1978).

Весь Северный Алтай находится в степной зоне. Горный рельеф определяет хорошее развитие вертикальной географической поясности (Модина, 1997). Поскольку гребни хребтов, как правило, не превышают 1800 м, а относительные высоты составляют 300–600 м, наиболее хорошо развит лесной пояс, характерный для среднегорья (Демин, 1993; Маринин и др., 2005). Севернее абсолютные высоты хребтов снижаются до 600–800 м. Тут хорошо представлены низкогорные массивы с незначительно поднятыми остатками пенеплена, занятые преимущественно смешанными и лиственными лесами, а также лесостепями. Высокогорные ландшафты представлены фрагментарно главным образом в районах сочленения хребтов (Маринин, Самойлова, 1987).

Климат Северного Алтая теплый и влажный, в нем выделяют пять типов (Модина, 1997). Климат долин исследованных рек относится ко второму типу — умеренно-феновому. Он характерен для долин, простирающие которых совпадает

по направлению с движением господствующих воздушных потоков. Берега исследуемых рек образованы породами, сильно различающимися по своей устойчивости к разрушению, что находит отражение в характере их морфологии. Ущельеобразные участки с крутым уклоном русла рек чередуются с пологими котловинообразными расширениями. Средний уклон составляет 4–6 м/км, а в верховьях рек около 10 м/км (Модина, 1976). Среднегодовая температура колеблется от  $-1,5^{\circ}\text{C}$  до  $+3^{\circ}\text{C}$ , средняя температура января — от  $-16^{\circ}\text{C}$  до  $-13^{\circ}\text{C}$ , а июля — от  $+14^{\circ}\text{C}$  до  $+18^{\circ}\text{C}$ . Суммарное годовое количество осадков 450–750 мм (Модина, 1997).

### **2.2.2. Западный Саян**

Саяны отделены от Алтая Шапшальским и Абаканскими хребтами. Обычно выделяют горные системы Западного и Восточного Саяна. Западный Саян образует внутреннюю часть Алтае-Саянской складчатой области. Представляет собой систему сравнительно узких плоских и островерхих хребтов, дренированных густой речной сетью, принадлежащей бассейну р. Енисей и р. Абакан (левого притока р. Енисей). Современный горный рельеф Западного Саяна сформировался в результате сводообразных поднятий в начале четвертичного периода, сопровождавшихся интенсивным эрозионным расчленением горных массивов и неоднократным оледенением наиболее высоко поднятых хребтов. Древний выровненный рельеф Западного Саяна, сформированный к концу неогена за счет интенсивной денудации прежних горных образований сохранился фрагментарно. Северные окраины Саяна сложены вулканогенно-осадочными отложениями, мощность которых местами превышает 7 км, центральная часть представлена вулканогенно-флишоидными отложениями раннего палеозоя, а также многочисленными гранитными интрузиями (приложения 3, 4). Главный хребет Западного Саяна является типично альпийским с высотами 2800–3000 м. К западу от главного хребта отходят две ветви — северо-восточная (хребты Кантегирский, Сабинский, Джебашский и Борус) и юго-восточная ветвь (хребты

Хемчикский и Куртушибинский). Восточнее долины р. Енисей высоты водораздельного хребта снижаются почти до 2000 м (максимальная — 2263 м), и рельеф приобретает среднегорный облик. Однако центральные части Ойского, Араданского и Ергакского хребтов имеют альпийский характер. От истоков рр. Ус и Амыл высоты главного водораздела постепенно нарастают, достигая на стыке с системой Восточного Саяна почти 3000 м. Высоты большинства боковых хребтов составляют 2000–2500 м, склоны имеют типичный среднегорный облик. Климат Западного Саяна резко континентальный. Для северного макросклона Западного Саяна на высотах 1000–1400 м средняя температура января варьируется от -20 до -25°C, в межгорных котловинах до -30°C. Основное количество осадков, до 80%, выпадает в летний период — 1000–1200 мм в год. На склонах высокогорных участков в течение всего лета сохраняются снежники, питающие ручьи и малые реки. Все водотоки Западного Саяна имеют типичный горный характер. Питание рек преимущественно снежное: таяние основных снежных масс приходится на вторую половину мая — начало июня. Дождевое питание обеспечивается в июле и августе, особенно ярко это выражено на северных склонах. Вскрываются реки в конце апреля — начале мая, ледостав происходит в конце октября — начале ноября.

С северной стороны отроги Западного Саяна, подходящие к Минусинской котловине, окаймлены полосой лесостепей с преобладанием березовых и сосновых пород деревьев. Выше в низкогорьях представлены лиственничные и лиственные леса. Уже на высотах от 800 м и до 1500 м на северном макросклоне господствует темнохвойная тайга из кедра, пихты и ели (последняя главным образом по долинам рек) со сплошным моховым покровом. У верхней границы леса постепенно редуют и превращаются в кедровые и лиственничные редколесья.

## 2.3. Характеристика исследованных водотоков

### 2.3.1. Северный Алтай

Согласно классификации рек Сибири по их величине, площади водосбора, длине и среднему многолетнему расходу (Корытный, 2001), исследуемые водотоки относятся к средним — Ануй, Песчаная, малым — Сема и очень малым рекам — Черга, Сараса. В работе использована эколого-гидрологическая классификация речных зон (Леванидова и др., 1989). Выделялись зоны кренали, эфиритрали, метаритрали и гипоритрали. Принадлежность участков рек, где проводился забор проб, к той или иной зоне представлен в таблице 2.1.

Таблица 2.1.

Исследованные участки водотоков Северного Алтая

Порядковый номер участка	Долина р. Сема	Долина р. Черга	Долина р. Сараса	Долина р. Песчаная	Долина р. Ануй
1	C1	Ч1	Сар1	П1	А1
2	C2	Ч2	Сар2	П2	А2
3	C3	Ч3	Сар3	П3	А3
4	C4	Ч4	Сар4	П4	А4
5	C5			П5	А5
6	C6			П6	А6
7	C7			П7	А7
8	C8			П8	
9	C9				

Примечание. Голубым цветом отмечены участки кренали, зеленым — эфиритрали, оранжевый — метаритрали, серым — гипоритрали. Приведенные в таблице сокращения далее используются в тексте.

Абиотические характеристики участков приведены в приложении 5.

Река *Сема́* — левый приток первого порядка р. Катунь. Общая протяженность реки — около 84 км. Она берет свое начало на отрогах Семинского хребта, где на высотах от 1700 до 2100 м располагаются основные ее истоки. Долина Семы сравнительно широка, имеет пологие склоны. Лесами (лиственницей и кедром) покрыто около 60 % территории бассейна. На остальной территории – луга, степи и заросли кустарников. В районе Семинского перевала река формируется родниковой зоной дренажного типа. Средняя температура воды за июль здесь составляет около 7,0°C (Петрожицкая, Родькина, 2007). Далее река протекает в северном направлении через весь Шебалинский район, при этом сначала представлены участки с большим уклоном русла, что обуславливает увеличение скорости течения воды, твердый характер грунта с песчано-гравийными наносами и незначительными иловыми отложениями в прибрежной зоне. Однако глубина русла при этом так и не превышает 60 см, на погруженных в поток камнях нередко формируются моховые или водорослевые обрастания (Батурина, 2011а). Средняя температура воды для этих участков реки (800–1500 м) в июле составляет 10,0°C. Затем уклон русла уменьшается, и река вновь течет более полого.

На высотах от 500 м до 800 м русло реки расположено в долинах с пойменными лугами и подболоченными березняками. Температура воды на различных участках здесь варьируется от 15,0°C до 17,0°C. На нижележащих участках уклон русла снова растет, значительно увеличиваются размеры русла (ширина > 10 м, глубина > 1 м), река вбирает в себя многочисленные притоки, пересекает Чергинскую межгорную котловину и стекает вниз по склону до слияния с р. Катунь. Температура воды в июле–августе здесь не превышает 18,0°C (Петрожицкая, Родькина, 2009). Общая площадь водосборного бассейна составляет 2200 км<sup>2</sup> (Комлев, 1966). Среднегодовой расход воды 31,2 м<sup>3</sup>/с (Русловые процессы на реках..., 1996). Мутность воды в среднем для всех рек Северного Алтая составляет 50–100 г/м<sup>3</sup> для верховьев рек и 200–500 г/м<sup>3</sup> в их средних и нижних течениях (Семенов, 2007). Тип питания реки – снегодождевой,

вскрывается река во второй декаде апреля. Общая продолжительность ледовых явлений от 110 до 220 сут. Для реки характерно продолжительное весенне-летнее половодье (более 3,5 месяцев) с летне-осенними паводкам большой продолжительностью (Белоцкий и др., 1991).

Река *Черга* — река в Шебалинском районе Республики Алтай, левый приток р. Сема. Ее истоки (р. Кукуя) располагаются на отрогах Чергинского хребта на высотах около 1140 м. Общая протяженность р. Черга — 49 км. Верховья реки расположены в лесной зоне, где преобладают хвойные породы. Характер рельефа — круто расчлененный. Ниже по течению река попадает в V-образную долину, следуя по ней почти до своего устья. В устьевой зоне рельеф речной долины выполаживается. Прибрежные экосистемы сменяются на лесостепь (Самойлова, 1973). Дно реки практически на всем ее протяжении сложено крупными камнями, в верховьях реки — неокатанными. Температура воды значительно увеличивается: от 7,0°C в верхнем течении до 15,0°C вблизи впадения Черги в р. Сема.

Река *Сараса* — водоток, бассейн которого расположен на территории Алтайского края. Является притоком второго порядка р. Обь. Берет свое начало на отрогах Чергинского хребта на высоте 614 м. Длина реки составляет 37 км. Площадь водосборного бассейна составляет 365 км<sup>2</sup> (Ресурсы поверхностных..., 1966). Верховья реки располагаются на пенеппене в лесостепной зоне, далее река протекает по пологосклонному участку лесостепи с преобладанием лиственных пород деревьев. В нижней своей части река протекает по степной зоне, долина реки пологая, без выраженной террасированности (Самойлова, 1973). Температура воды в реки меняется от 13,0–14,0°C в верховьях до 19,0°C в нижнем ее течении. Характер грунта также изменяется от твердых стабильных субстратов в верхнем течении до песчано-галечникового типа в среднем и нижнем.

Река *Песчаная* — протекает по территории Республики Алтай и Алтайского края, является левым притоком первого порядка р. Обь. Истоки реки располагаются на высотах около 1700 м над ур. моря на склонах Семинского хребта (Рисунок 2.3). Протяженность реки составляет 276 км, площадь речного бассейна 5660 км<sup>2</sup>. С запада бассейн Песчаной ограничен Ануйским хребтом, с

востока — Чергинским хребтом, а с юга — отрогами Семинского хребта. Среднегодовой расход воды составляет 31,5 м<sup>3</sup>/с (с. Точильное) (Акимов и др., 2008). Верховья р. Песчаная расположены на пенеппенизированной лесо-луговой территории, представлены реокреном. Доминирующие породы деревьев — кедр и лиственница. Уклон реки незначительный, дно сложено неокатанными крупными камнями. Температура воды не превышает 9,0°С, ширина русла варьируется от 60 до 80 см, глубина не превышает 10 см. При переходе в эпиритраль береговые экосистемы остаются луговыми, однако долина реки становится крутосклонной глубокорасчлененной. После впадения р. Большая Тихая характер прибрежных экосистем меняется на террасированные лесо-лугово-степные долины, в то время как рельеф остается круто расчлененным (Самойлова, 1973). Русло на данном протяженном участке реки располагается в каньоне, по ширине не превышает 10 метров, глубина также остается незначительной — 10–15 см. Вода прогревается до 14,0°С (июль). Постепенно русло реки расширяется, рельеф местности выполаживается. Перед выходом реки на Предалтайскую равнину, русло Песчаной заключено в урочище Щеки. Здесь река протекает по V-образной долине с березово-осиновыми лесными массивами и широкими лугами. Общая протяженность урочища около 2,5 км, ниже него река поворачивает на север, минует северный фас Алтая и превращается из горной в равнинную.

Река *Ануй* — река в Республике Алтай и Алтайском крае, левый приток первого порядка р. Обь. Основные истоки располагаются на западном склоне юго-восточной оконечности Ануйского хребта на высотах от 1100 до 1400 м над ур. моря, в горной части река протекает между ним и отрогами Башчелакского хребта, следуя в северо-западном направлении. Общая площадь водосборного бассейна составляет 6930 км<sup>2</sup>. Общая протяженность реки 327 км. Длина изученного горно-подгорного участка составляет 134 км. Среднегодовой расход воды 35,8 м<sup>3</sup>/с (гидропост Старотырышкино) (Демин, 1993). Питание реки смешанное грунтово-снеговое. Замерзает в ноябре, вскрывается в апреле (Маринин и др., 2005). Половодье непродолжительное, весеннее-летнее, длится 2–3 месяца: конец марта–начало апреля (весеннее половодье), конец мая–начало июня (летнее половодье)

(Русловые процессы ..., 1996). Ярко выражена зона реокрена, здесь температура воды не превышает  $5,0^{\circ}\text{C}$ , дно долины слабоуглубленное, выполнено щебнистым неокатанным материалом, присутствуют моховые обрастания камней. В целом для верховий реки средняя температура воды составляет около  $11,0^{\circ}\text{C}$ , ширина русла не превышает 2 м, глубина 60 см.

Несколько ниже ширина реки увеличивается до 3 м, здесь русло слабо меандрирует, либо является прямолинейным. После слияния р. Ануй и р. Мута (ниже с. Турата) русло реки значительно углубляется (до 80 см), ширина русла увеличивается до 6 м, температура воды составляет на различных участках от  $14,0^{\circ}\text{C}$  до  $16,0^{\circ}\text{C}$ . Здесь Ануй представляет из себя типично горный поток с быстрым течением, обилием порогов и перекатов. Характер дна галечно-валунный, берега скалистые, зачастую отвесные. При выходе реки на равнину русло расширяется ( $>30$  м), тип грунтов меняется на мягкий: песчаный или илистый с сохранением галечно-песчаных наносов, вода прогревается до  $17,0^{\circ}\text{C}$ .

### **2.3.2. Западный Саян**

Согласно выбранной классификации рек, исследуемые водотоки относятся к средним — Она, малым — Кебеж и очень малым рекам — Таштып и Иджим. Абиотические характеристики исследуемых участков рек приведены в приложении 5, принадлежность к эколого-гидрологическим зонам рек указана в таблице 2.2.

Исследованные участки водотоков Западного Саяна

Порядковый номер участка	Долина р. Она	Долина р. Таштып	Долина р. Кебеж	Долина р. Иджим
1	O1	T1	K1	I1
2	O2	T2	K2	I2
3	O3	T3	K3	I3
4	O4	T4	K4	I4
5	O5		K5	
6	O6			
7	O7			
8	O8			

Примечание. Голубым цветом отмечены участки кренали, зеленым — эфиритрали, оранжевый — метаритрали, серым — гипоритрали. Приведенные в таблице сокращения далее используются в тексте.

Река *Она* — правый приток первого порядка р. Абакан. Истоки реки расположены на склонах Саянского хребта на высотах более 2000 м, течет Она почти строго на север. Протяженность реки составляет 157 км, площадь водосборного бассейна — 4500 км<sup>2</sup>. Питание преимущественно снеговое. Гидрологический режим характеризуется высоким весенне-летним половодьем, дождевыми паводками и низкой летне-осенней и зимней меженью. Средний годовой расход составляет 60,3 м<sup>3</sup>/с (Ресурсы поверхностных ..., 1967). В верховьях Она — небольшая река с уклоном около 10 м/км, русло формируется крупными неокатанными камнями, ширина его не превышает 50 см. Рельеф долины представлен пенеппенизированными, округловершинными, глубоко- и круторасеченными скалисто-осыпными высокогорьями (Андреева, 2012). После слияния многочисленных быстротекущих ручьев река течет по небольшой межгорной котловине с проболоченными участками и мелкими водоемами.

Температура воды очень низкая, не превышает  $6,0^{\circ}\text{C}$ . Долина реки относится к дренированному типу, лиственнично-еловыми лесами в верхней части русла. После выхода из котловины впадения левого притока — ручья Каратош, уклон реки снижается, характер грунта меняется на окатанную крупную гальку. Рельеф долины трансформируется в крутосклонный глубокорасчлененный, присутствуют каменистые осыпи (Андреева, 2012). Ниже по течению река распадается на рукава, поток зажатый валунами ускоряется, течение становится очень бурным. Уклон русла составляет  $2,7\text{--}5,8$  м/км. Формируются многочисленные пороги и шиверы, ширина русла увеличивается до нескольких метров. После слияния р. Она и р. Большой Он, долина реки заметно расширяется, рельеф становится более пологим, река становится полноводной (расход составляет  $25,0$  м<sup>3</sup>/с). Далее склоны долины местами прижимаются к реке, формируя серии порогов и стремнин. После впадения р. Малый Анзас ширина русла существенно увеличивается, до 30 м, дно реки здесь сформировано окатанной галькой, глубина водотока не превышает 50 см, уклон русла увеличивается до  $4,4\text{--}6,9$  м/км. Береговые фитоценозы представлены мелколиственными и хвойными лесами, кустарниковыми зарослями и лугами.

Река *Таштып* — левый приток первого порядка р. Абакан. Берет свое начало в центральной части Абаканского хребта. Длина реки составляет 136 км, площадь водосборного бассейна —  $2520$  км<sup>2</sup>. На протяжении 15 км в нижнем течении имеет общую долину с р. Абакан. Средний годовой расход воды (с. Таштып) составляет  $25,3$  м<sup>3</sup>/с. Питание реки снегодождевое. Верховья реки расположены на высотах около 650 м в лесной зоне низкогорных крутосклонных ландшафтов. Преобладают лиственнично-сосновые леса. Русло истоковой части не превышает по ширине 1 метра, глубина — 20 см (Батурина, 2013). Температура воды сравнительно низкая —  $10,0^{\circ}\text{C}$ . Дно реки сложено крупным обломочным материалом, мозаично представлены песчаные участки. Ниже по течению реки ландшафтные зоны сменяются на кустарниковую степь и осиново-березовые редколесья, рельеф пологоувалистый слаборасчлененный холмистый (Андреева, 2012). После слияния с р. Большая Сея р. Таштып течет по сухой, полынно-

злаковой котловине. Нижняя часть реки, протекающая параллельно р. Абакан, расположена в долине последней, рельеф представлен круто расчлененными низкогорьями, а береговые ценозы — разнотравно-злаковыми степями.

Река *Кебеж* — правый приток р. Оя. Исток — в западной части хребта Ергаки на территории природного парка. Длина реки — 131 км, площадь водосборного бассейна составляет 2170 км<sup>2</sup>. Кебеж относится к типу рек со смешанным питанием: высокое половодье с апреля по июнь и дождевые паводки, имеющие место в период с июля по октябрь (Буренина, Федотова, 2011). Верховья реки расположены на высотах около 1500 м, представляют собой типичный, высокогорный реокрен, с многочисленными водопадами и заливами. Характер речного дна — крупный обломочный материал, валуны и мозаично расположенные песчаные участки. Значения температуры воды в верховьях низкие — от 6,0 до 8,0°C. Уклон русла составляет до 10 м/км. Рельеф речной долины V-образный, с очень крутыми склонами. Прибрежные ценозы — альпийские и субальпийские луга, сменяющиеся ниже по течению кедровыми лесами. В зоне метаритрали река расположена в крутосклонной высокогорной долине. Попадая в лесной пояс с преобладанием хвойных пород, река часто меандрирует, следуя за рельефом местности. Уклон русла не превышает 1 м/км. Ширина русла достигает нескольких метров, глубина увеличивается до 40 см в стрежне. Речное дно составлено среднего размера галькой, часто встречаются альгообрастания на камнях. Температура воды около 11,0°C (июль). После объединения р. Кебеж и р. Оя рельеф долины начинает выполаживаться, прибрежные экосистемы сменяются мелколиственными лесами. Русло реки значительно расширяется (несколько десятков метров). Вблизи с. Ермаковское река приобретает уже равнинный характер, протекая по лесостепной зоне. Глубина русла не превышает 1,5 м, характер грунтов меняется на песчаный и мелкогалечный.

Река *Иджим* — левый приток первого порядка р. Ус, приток второго порядка реки Енисей. Общая протяженность 52 км, площадь водосборного бассейна — 700 км<sup>2</sup>. Среднегодовой объем стока составляет 46,0 м<sup>3</sup>/с (БСЭ, 1976). Питание реки

смешанное, преимущественно снеговое. Замерзает в ноябре, вскрывается в апреле – начале мая (БСЭ, 1976). Исток реки располагается на высотах более 1000 м на пенеппленезированном поднятии Куртушибинского хребта. Река течет в северо-западном направлении до впадения в р. Ус. Для верховьев реки характерны малый уклон русла — менее 1 м/км, небольшой расход воды — 0,1 м<sup>3</sup>/с, дно преимущественно песчаное, мозаично располагаются крупные камни и валуны. Прибрежные системы луговые с преобладанием злаковой растительности. На высоте 900 м над ур. моря прибрежные экосистемы сменяются на лесные — преимущественно хвойные. Русло реки расширяется (5–6 метров), глубина русла достигает 30 см. Дно реки составлено крупной и средней окатанной галькой. Температура воды варьирует от 13,0°С до 14,0°С (июль). Рельеф долины крутосклонный слаборассеченный. Ниже по течению река разливается, объединяется с р. Ус, при этом формируется система обводных каналов, где ширина русла достигает нескольких десятков метров, а глубина увеличивается до 50 см. Дно сложено среднего размера окатанной галькой. Прибрежные экосистемы сменяются на мелколиственно-хвойные леса.

#### **2.4. Разнообразие рельефа речных долин и степень освоенности территорий**

Исследованные нами реки представлены разнообразными участками. Отмечены все типы верховий рек: высокогорные реокрены (рр. Кебеж, Она), среднегорные реокрены (р. Таштып), реокрены с малым уклоном русла (рр. Песчаная, Черга, Сема, Иждим), высокогорные лимнокрены – исток р. Ануй, среднегорные лимнокрены – р. Сараса (см. приложение 5). Метаритральная зона, наиболее протяженная для всех изученных водотоков, характеризуется высокой степенью изменчивости физических условий для разных водотоков. Стоит подчеркнуть представленность различных форм речных долин — от слабо рассеченных до V-образных, мозаичность смены прибрежных ценозов — от хвойных лесов в верхней части метаритрали до степных биомов в нижней ее

части. Исследование гипоритральной зоны проводилось лишь для некоторых водотоков, протяженность и рельеф долин которых способствовал ее развитию (рр. Песчаная, Ануй, Кебеж).

На исследованных нами участках рек отмечалось присутствие антропогенной нагрузки, приводящей к нарушению местообитаний в водной системе. Выделено несколько типов воздействия человека на экосистемы: 1) использование речного стока для хозяйственных и коммунальных нужд – наличие населенного пункта вблизи участка отбора проб; 2) активный выпас скота на прилегающих наземных системах; 3) техногенная трансформация речного русла – наличие мостов, дамб, водозаборов и т. д. Первый тип антропогенной нагрузки зафиксирован для участков Ч4, С4, А5, Т3. Второй тип характерен для практически всех участков метаритрали рек Северного Алтая и для участков И1, Т4, К5. Третий тип воздействия отмечался для участков С6, С8, Ч4, П5, П6, А3, А4, О7, О8, К5, Т3, Т4, И1.

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 3.1. Методы сбора и объем материала

В основу настоящей работы положены сборы донных беспозвоночных, проведенные на водотоках горных систем Южной Сибири. Материалы собирались в первой декаде июля в 2010, 2011, 2012 и 2013 гг. на территории Северного Алтая и северного макросклона Западного Саяна. Исследования проводились на 5 водотоках Северного Алтая: рр. Сема, Черга, Песчаная, Ануй, Сараса, на 4 водотоках северного макросклона Западного Саяна: рр. Она, Кебеж, Иджим, Таштып.

Вдоль русла каждой изученной реки закладывался градиентный профиль от ее истока до гипоритральной зоны. Участки отбора проб на его протяжении закладывались так, чтобы, с одной стороны, континуальность была полной, а с другой — чтобы участки были достаточно дискретными. Такой подход позволяет получить представительные данные о таксономическом многообразии беспозвоночных и составить комплексное представление об изменчивости структуры сообществ, однако редко применяется исследователями ввиду большой сложности и трудоемкости. Закладка пробных участков осуществлялась вдоль русла водотоков в пределах последовательных высотных интервалов, обычно — по 200 м, в некоторых случаях — по 100 м. Определение географических координат (для эллипсоида WGS84 с привязкой к географическому полюсу) и высоты над уровнем моря проводили при помощи GPS навигаторов Garmin GPSmap 60CSx и 76CSx. Нумерация участков отбора проб проводилась последовательно от истока вниз по течению реки. Распределение точек отбора проб вдоль продольного профиля рек представлено на рисунках 3.1 и 3.2. В дальнейшем в тексте при обозначении участков отбора проб будут использованы сокращения (см. перечень сокращений).

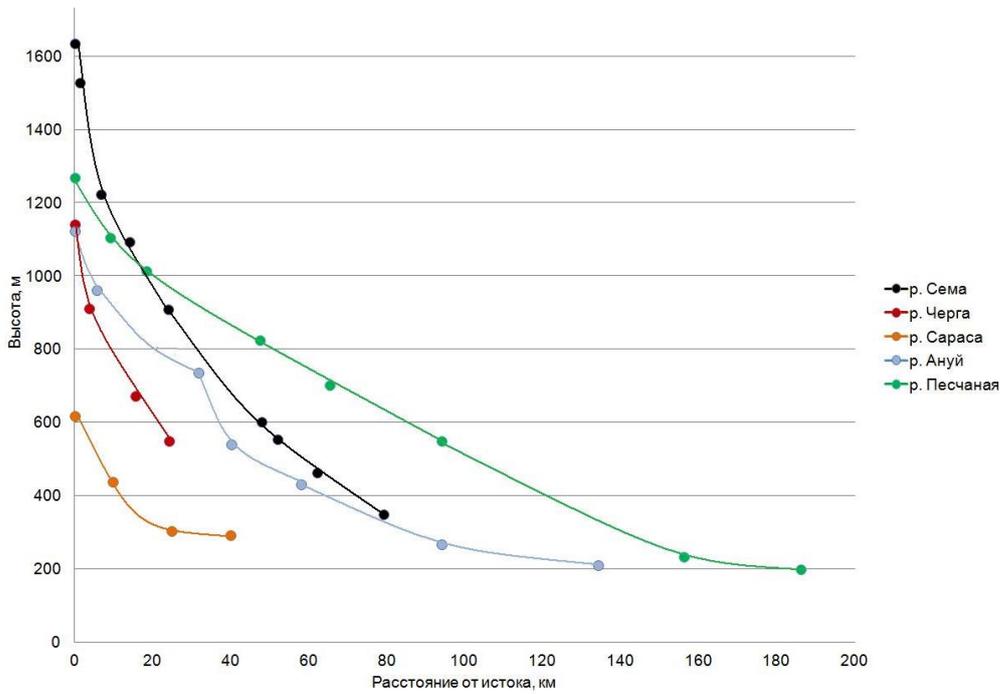


Рисунок 3.1. Распределение точек отбора проб вдоль продольного профиля водотоков Северного Алтая.

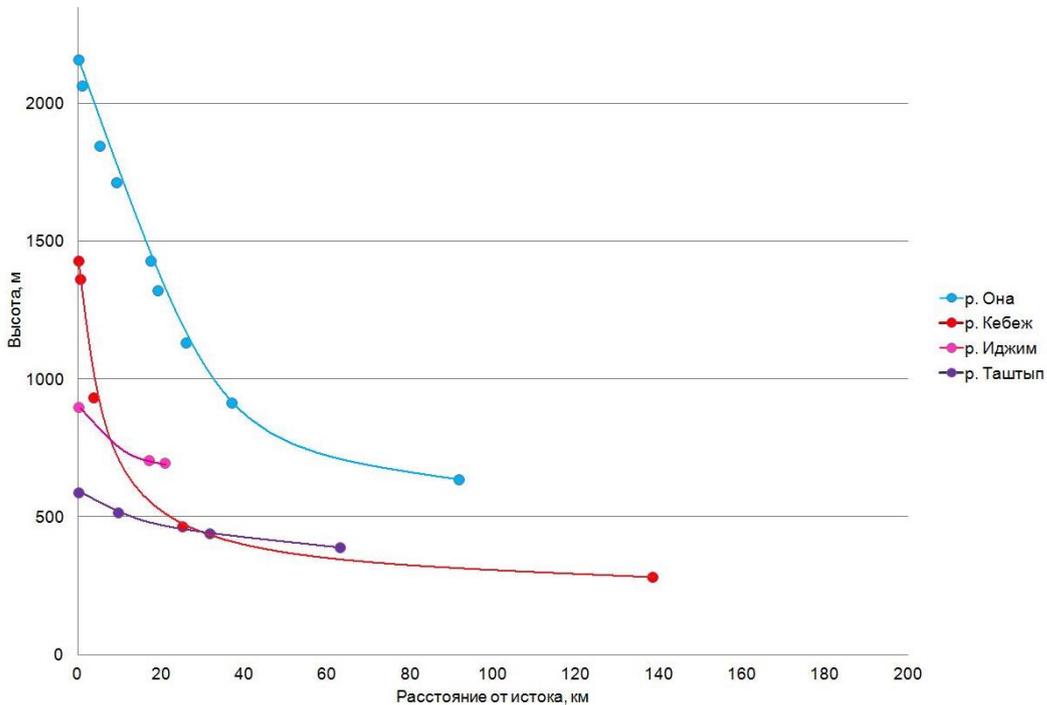


Рисунок 3.2. Распределение точек отбора проб вдоль продольного профиля водотоков северного макросклона Западного Саяна.

На каждом участке проводились фаунистические сборы и количественные учеты численности донных беспозвоночных. Пробы отбирали стандартными

гидробиологическими методами (Руководство по гидробиологическому..., 1992; Абакумов, 1982, Фролова, 2008). Сбор беспозвоночных как для качественных, так и для количественных проб проводили водным скребком.

Сбор бентоса с крупных погруженных предметов осуществлялся вручную. Скребок устанавливали ниже по течению относительно места сбора, для отлова организмов, смытых с поверхности субстрата. На каждом исследуемом участке водотока производилась закладка трех учетных площадок со стороной 25 см.

Учетные площадки располагались таким образом, что охватывали наибольшее число разных микростаций (Руководство по гидробиологическому ..., 1992). При низком уровне воды (до 0,4 м) учетные площадки располагались поперек русла, при высоком – вдоль русла, но на разной глубине. После завершения взятия проб пойманные организмы изымались из скребка и перемещались в флаконы с фиксатором (70% этиловый спирт). Каждый флакон этикетировался. Дальнейшая обработка проб происходила в камеральных условиях.

Одновременно со сбором макробеспозвоночных измеряли температуру воды, глубины русла в литоральной зоне и на стрежне, ширину русла, линейную скорость течения воды (м/с), концентрацию растворенного кислорода (мг/л) и описывали характер донного субстрата. Температуру воды и содержание кислорода измеряли при помощи прибора для физико-химического анализа воды Hanna HI91146-04, скорость течения определяли малой гидрометрической вертушкой (Georacks MFP51). Расход воды в водотоке рассчитывали по формуле:

$$Q = 0,85 \times W \times V, \quad (3.1)$$

где  $Q$  – расход воды в водотоке,  $W$  – площадь живого сечения,  $V$  – скорость течения, 0,85 – поправочный коэффициент (Караушев, 1969). Площадь живого сечения определяется шириной водоема и тремя промерами глубин: в середине, у берегов. Значения глубин суммируются, полученное значение делится на 3 и умножается на значение ширины русла водотока.

Географические координаты и абиотические параметры (температура воды, линейная скорость течения, объем стока, концентрация растворенного кислорода, характер грунта) участков отбора проб представлены в приложении 5. Расположение их на географических картах показано в приложениях 6–9.

Идентификация видовой принадлежности организмов производилось с помощью стереомикроскопов Zeiss Stemi-2000C и Zeiss SteREO Discovery V12, а также микроскопа Zeiss PrimoStar. Производился подсчет числа особей каждого таксона в пробе, затем определение сухой биомассы всех представителей данного вида на электронных аналитических весах OHAUS Explorer Pro EP2114C. При идентификации использовались определители (Определитель пресноводных ..., 1994, 1995, 1997, 1999, 2001, 2004; Рубцов, 1962; Лепнева, 1966а, 1966; Заика, 2000, 2010; Жильцова, 2003;; Батурина, 2013; Запекина-Дулькейт, 1955, 1960; Запекина-Дулькейт, 1955, 1960, 1980; Тесленко, 2006).

Автором лично было обработано 204 пробы макробеспозвоночных (качественные и количественные) (таблица 3.1). В процессе разбора проб было определено 5468 организмов.

Таблица 3.1

Количество обработанных проб за период исследований

Водоток	Количество	Период исследований
Северный Алтай		
р. Ануй	21	2010
р. Сема	27	2010
р. Сема	24	2011
р. Песчаная	24	2011

р. Песчаная	24	2012
р. Черга	12	2011
р. Сараса	12	2011
Западный Саян		
р. Она	24	2012
р. Кебеж	15	2012
р. Таштып	12	2013
р. Иджим	9	2013
Итого	204	

Для определения доминантных видов использована классификация М. А. Чельцова-Бебутова в модификации В. Я. Леванидова (Леванидов, 1977): доминанты – доля в общей численности больше 15,0 %, субдоминанты – от 5,0 до 14,9 %, второстепенные – от 1,0 до 4,9 %, третьестепенные – менее 1,0 %.

Для характеристики структуры сообществ донных беспозвоночных использовали оценки их альфа- и бета- разнообразия. Под альфа-разнообразием мы понимаем видовое богатство (число видов, для сравнения отнесенное к определенной площади) и выравненность обилия видов (равномерность распределения видов по их обилию в сообществе). Оценивались такие параметры, как число видов, доля таксона, группы таксонов или экологической группы относительно суммарной биомассы сообщества и относительно суммарной численности сообщества. При выборе индексов, применяемых при оценке альфа-разнообразия сообществ, необходимо учитывать, что большинство различий между индексами заключается в том, какую значимость тот или иной индекс приписывает выравненности и видовому богатству. Непараметрические индексы,

основанные на относительном обилии видов, учитывают одновременно и выравненность и видовое богатство. И это позволяет избежать ошибочной переоценки значимости того или иного таксона. Нами выбран информационный индекс разнообразия Шеннона, рассчитываемый либо для относительной численности, либо для относительной биомассы видов. Его расчет предполагает, что существует некая генеральная совокупность видов. В исследуемой выборке виды представлены случайным числом особей. Когда обнаружение любого вида будет иметь одинаковую вероятность, значение индекса будет максимальным. При увеличении частоты некоторых событий по сравнению с другими, значение индекса снижается, вплоть до достижения минимального значения (нуля). Недостаток данного индекса – невозможность включить в выборку все виды реального сообщества.

Для оценки значимости вида в сообществе мы использовали модифицированный индекс плотности вида (Броцкая, Зенкевич, 1939; Зацепин и др., 1948):

$$D = |\sqrt{(N_i * B_i)}|, \quad (3.2)$$

где  $N_i$  – доля особей  $i$ -го вида в суммарной плотности сообщества,  $B_i$  – доля биомассы  $i$ -го вида в суммарной биомассе сообщества. Показатели выбранного индекса меняются в пределах от 0 до 1, что позволяет использовать его значения при расчете индекса информационного разнообразия Шеннона (для основания  $e$ ):

$$H = -\sum (D_i * \ln D_i) \quad (3.3)$$

где  $D_i$  – индекс плотности населения.

Для оценки уровня структурированности сообществ (равномерности организации таксономической структуры) используется индекс выравненности экологических сообществ Пиелу (Pielou, 1966):

$$H_p = H / \log_2 (1/S), \quad (3.4)$$

где  $S$  — количество видов в сообществе.

Оценка трофической принадлежности видов проводится с использованием справочной литературы, идентификация жизненных форм осуществляется на основе классификации донных беспозвоночных по характеру и типу питания (Cummins, 1973, 1984). Выделяется восемь жизненных форм бентоса по способу добычи пищи и ее характеру: хвататели хищники, хищники-заглатыватели, собиратели, подвижные соскребатели, прикрепленные (слабоподвижные) соскребатели, измельчители и фильтраторы, хвататели-миксофаги.

Структура ФТГ беспозвоночных описывается с использованием индекса разнообразия Шеннона, рассчитанного на основании относительной плотности населения видов для каждой ФТГ. Чтобы различать ситуации с отсутствием видов в ФТГ и нулевым значением, введено корректирующее слагаемое путем добавления к нему величины  $\Delta$ . Таким образом, рассчитывается индекс  $A$ :

$$A = H + \Delta \quad (3.5)$$

где,  $\Delta$  равно нулю, если ФТГ не представлена в сообществе, и  $\Delta$  равно 1, если ФТГ представлена хотя бы 1 видом. Составлялась матрица значений  $A$  для ФТГ каждого сообщества на каждом участке. В полученной матрице значения индекса  $A$  для конкретной ФТГ равное 0 свидетельствует об отсутствии данной группы в структуре сообщества. Если индекс  $A$  равен 1, то ФТГ представлена только одним видом. Значение индекса, превышающее 1, свидетельствует о нескольких видах входящих в состав ФТГ. На основе полученных матриц значений  $A$  проводилось определение степени сходства сообществ.

### 3.2. Статистический анализ данных

Для оценки сходства сообществ использованы индекс Брэя–Кертиса (Bray, Curtis, 1957) (один из вариантов индекса Чекановского–Сьеренсена для количественных данных):

$$I_{bc} = 1 - \frac{\sum |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum (x_{ij} + x_{ik})} \quad (3.6)$$

где,  $x_{ij}$  и  $x_{ik}$  соответственно определенные показатели (здесь использовалась доля видов в общей биомассе сообщества при оценке сходства фаун или значения  $A$  при оценке степени сходства сообществ при их типизации), коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Песенко, 1982).

Соответствие распределений нормальному закону проверено с использованием критерия согласия Пирсона. В большинстве анализируемых выборок распределение не соответствует нормальному распределению. Следовательно, использованы непараметрические методы анализа данных по относительной плотности видов в сообществе при выделении основных типов сообществ донных беспозвоночных.

Так, при типизации населения макробеспозвоночных применяется кластерный анализ на основе матриц сходства 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  $\pm 5$

%), 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

Фундаментальные исследования населения донных беспозвоночных многочисленных водотоков Северного Алтая начались еще в 1920-е гг. Первое крупное гидробиологическое исследование Верхней Оби и ее притоков было проведено в 1925 году. Государственным гидрологическим институтом (Петкевич, Иоганзен, 1958). Результаты этих работ были обобщены рядом авторов: Н. Н. Липиной (1926), С. Г. Лепневой (1930) и А. В. Мартыновым (1930). Значительная часть предгорной и равнинной территории бассейна Верхней Оби была обследована в 1936–1949 гг. Г. П. Романовой (1963). Более поздние исследования водотоков Горного Алтая опубликованы в работах Макаренко, Рудневой (1994), Рудневой (1995), Мисейко, Ковешникова (1998). Данные о макробеспозвоночных многих притоков Верхней Оби (таксономический состав, численность, биомасса и доминанты зообентоса) оказались принципиально новыми.

После значительного перерыва, уже в начале XXI в., появилось несколько публикаций, в той или иной степени посвященных водотокам Северного Алтая, а также сопредельных частей Северо-Восточного и Северо-Западного Алтая. В них приводятся данные о распределении как отдельных видов, так и о структуре донных сообществ. К настоящему времени есть (хотя нередко и фрагментарные) сведения по бассейнам рр. Черга, Чарыш, Ануй, Песчаная и Сема. Так, в 2006–2007 годах О. В. Попова (2008) провела комплексное исследование макрозообентоса рр. Черга и Сема. Всего, по ее данным, в бассейнах этих рек обитает более 70 таксонов донных животных. До вида определены личинки амфибиотических насекомых из отрядов Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera.

Поденки (18 видов) представлены семействами Baetidae, Ephemerellidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae, Ameletidae. Веснянки (8 видов) относятся к семействам Nemouridae, Perlodidae, Leuctridae, Perlidae, Chloroperlidae. Выявлено 6 видов ручейников из семейств Stenopsychidae, Limnephilidae, Glossosomidae, Arctopsychidae, Rhyacophilidae, Hydropsychidae (приложение 9). Кроме насекомых, обнаружены и другие группы: олигохеты, клещи, амфиподы. По данным Поповой, среди донных организмов рр. Черга и Сема по биомассе преобладают личинки амфибиотических насекомых, а их видовой состав относительно постоянен. Среди массовых видов автор отмечает *Brachycentrus americanus*, *Hydropsyche sciligra*, *Stenopsyche marmorata*, *Ephemerella triacanta*. Разнообразие второстепенных видов немного разнится в сообществах изученных рек.

Пространственное распределение мошек в бассейне р. Сема исследовали Л. В. Петрожицкая и В. И. Родькина (2009). Обследованы рр. Сарлык, Шебалик, Дьектиек, Седлушка, Кислая, Мьюта, Чергушка, Балак, Черга, Черная, Булухта, Мещанка, Рыбнушка. Сборы сделаны в июле и августе 2007 г. Приведен видовой состав мошек, описана пространственно-типологическая структура их населения в бассейне реки. Всего авторами обнаружено 30 видов из 14 родов.

В последнее десятилетие сведения о водных донных беспозвоночных водотоков бассейна Верхней Оби дополнили работы М. А. Бекетова: по рр. Бия, Иогач (Бекетов, 2005), ручьям Юрок, Пыжа, Кагеш (Бекетов, 2005), Н. С. Батуриной по Северному Алтаю: по рр. Сема, Ануй (Батурина, 2011а, 2011б, 2012), рр. Черга, Песчаная (Батурина, 2013), Д. М. Безматерных: равнинные реки – притоки Верхней Оби – рр. Барнаулка, Малая Черемшанка, Чумыш, Бутун, Власиха, Землянуха, Курья, Паньшиха, Пивоварка, Рожня, Зудилиха (Безматерных, 2004) Некоторые сведения о распространении амфибиотических насекомых (поденки, веснянки, ручейники) в Северном Алтае опубликованы В. В. Заикой (2008, 2009а, б). В 2013 году опубликованы результаты крупномасштабных исследований бентоса верхней части Обского бассейна, проведенные Л. В. Яныгиной (2013). Дано таксономическое описание основных сообществ макрозообентоса водотоков Верхней Оби.

В отличие от северной части Горного Алтая изученность фауны макрозообентоса Западного Саяна крайне недостаточна. В основном исследования проводятся на Красноярском водохранилище и прилегающих участках русла р. Енисей научной группой Института фундаментальной биологии и биотехнологии СФУ – З. Г. Гольд и коллегами (Гольд и др., 2003; 2005; 2008), С. П. Шулепиной (Шулепина и др., 2000; 2008; 2010). Опубликованы данные о сообществах личинок мошек бассейна р. Абакан (Петрожицкая, Родькина, 2002). Также внимание уделялось бентосной фауне высокогорных озер хребта Ергаки (Глущенко и др., 2009), озера Маранкуль (Шарыпов, 2010). Малые реки Западного Саяна почти не изучены. По сути, опубликованы только данные по сообществам донных беспозвоночных р. Большие Уры (Кухарева, 2001), являющейся одним из левых притоков верхнего течения Енисея, верховьям р. Ус (Адрианова и др., 2013).

Большие Уры представляют собой типичную малую горную реку с твердым грунтом, быстрым течением и почти полным отсутствием водной растительности и листового опада на дне водотока. Автор указывает для данной реки 35 видов беспозвоночных, принадлежащих к 20 семействам. По сухой биомассе в сообществах доминируют представители отряда Trichoptera — 43,5 %. За ними следуют Ephemeroptera (34,3 %). Отмечено, что наиболее богатым по числу видов является отряд Diptera: всего выявлено 15 видов. В основном это представители подсемейства Orthoclaadiinae семейства Chironomidae. Кроме последнего, из двукрылых отмечены Empididae, Limoniidae, Psychodidae и Simuliidae. Вторым по видовому богатству был отряд Ephemeroptera — 9 видов, относящихся к семействам Baetidae, Heptageniidae, Ephemerellidae. Для отряда Plecoptera было установлено лишь 3 вида из семейств Perlodidae и Chloroperlidae. Выявленные представители отряда Trichoptera относились к семействам Rhyacophilidae, Brachycentridae и Glossosomatidae.

По опубликованным данным население макрозообентоса верховьев р. Ус включает 87 видов. Наиболее богато представлен отряд Diptera — 46 таксонов. По численности преобладают личинки хирономиды (60 % от общей численности

зообентоса). Авторы данной публикации стремились оценить экологическое состояние системы водотока: полученные данные позволили им дать интегральную оценку качества воды р. Ус – II класс с тенденцией перехода к III классу качества). Высокое таксономическое разнообразие личинок амфиботических насекомых (поденок, ручейников и веснянок) характеризует р. Ус как чистый водоток с благоприятными условиями для развития реофильных гидробионтов.

Сведения о разнообразии амфиботических насекомых есть также для р. Сыстыг-Хем, стекающей с южного макросклона Западного Саяна в Тоджинскую котловину (Заика, 2012). Для населения амфиботических насекомых установлено 28 видов, наиболее богато представлен отряд Ephemeroptera – 18 видов, отряды Plecoptera и Trichoptera включают по 5 видов. По численности преобладали *Arctopsyche ladogensis* и *Pteronarcys reticulata* – 12,2 и 10,1 % соответственно.

Фауна макрозообентоса обозначенных территорий изучена крайне слабо. Многие участки речных бассейнов труднодоступны для исследователей. Работы по таксономическому составу бентоса местных водотоков носят фрагментарный характер и описывают, как правило, не всю протяженность русла.

#### **4.2. Видовой состав обнаруженных отрядов и семейств**

Выявление таксономической принадлежности донных беспозвоночных является необходимым этапом в гидробиологических исследованиях как таковых. Именно знание видовой состава бентосных сообществ позволяет в дальнейшем строить модели пространственной и временной структуры водных экосистем. Кроме того, понимание механизмов функционирования речных биоценозов также невозможно без представления о видовом богатстве и структуре сообществ донных беспозвоночных, поскольку именно на уровне видовой состава в системе происходят смены в структуре сообществ при изменении гидрогеоморфологических параметров русла путем усиления или же ослабления некоторых биотических взаимодействий. Очевидно также, что давать какую-то

оценку экологическому состоянию выше обозначенных водных экосистем невозможно без данных по таксономическому разнообразию макробеспозвоночных.

В ходе нашей работы установлено, что донные беспозвоночные изучаемой нами территории представлены четырьмя типам: Arthropoda, Plathelminthes, Annelida, Mollusca и 240 видами (приложение 10). Бентосная фауна Северного Алтая включает 175 видов, а Западного Саяна — 169 (приложение 11).

Тип Plathelminthes представлен 4 видами из семейства Planariidae. Максимальная биомасса —  $23,2 \text{ г/м}^2$ , зафиксирована в верховьях р. Ануй. Столь высокие показатели объясняются тем, что это — типичный лимнокрен, скорость течения здесь крайне мала —  $0,01 \text{ м/с}$ , как и расход воды —  $0,03 \text{ м}^3/\text{с}$ . Дно реки сложено крупными камнями, песком, присутствуют макрофиты. Такие условия оптимальны для развития планарий.

Найдено всего три вида из типа Annelida: два — из отряда Naidotaxida и один — из отряда Arhynchobdellida. Столь малое таксономическое богатство связано с тем, что представители указанных отрядов предпочитают водотоки с мягкими грунтами и обилием детрита. Так, отмеченные нами виды обнаружены в нижних течениях рр. Таштып, Песчаная, Ануй и Сема на участках с илистыми или песчаными грунтами и обилием детрита.

Тип Моллюски (Mollusca) представлен всего двумя видами — *Lymnaea ovata*, обнаруженным в рр. Таштып, Иджим (Западный Саян), рр. Песчаная и Сема (Северный Алтай), и *Bithynia leachii*, найденным в р. Песчаная. Стации, где были найдены указанные виды, характеризуются относительно высокой температурой воды от  $13,0$  до  $15,0^\circ\text{C}$ , небольшой скоростью течения — от  $0,36$  до  $0,64 \text{ м/с}$  и присутствием мягких типов грунтов — в первую очередь песчаных, а также зарослей макрофитов.

Подавляющее большинство выявленных видов (231, т. е. 96,3 %) принадлежит к типу Членистоногие (Arthropoda). Членистоногие представлены двумя классами: ракообразные — Crustacea (по современным представлениям — класс Malacostraca) и насекомые (Insecta).

Ракообразные представлены в водотоках Алтае-Саянского региона видами отряда Amphipoda. По данным Яныгиной (2013), расселение представителей данного отряда является видоспецифичным. Так, *Gammarus pellucidus* обитает в крупных и средних горных водотоках бассейна р. Катунь. Нами данный вид обнаружен преимущественно в среднем течении рр. Песчаная, Сема, а также в верховьях среднегорных рр. Черга и Сараса. Таким образом, можно утверждать, что он населяет различные участки среднего течения горных водотоков Северного Алтая. *Gammarus lacustris*, по данным того же автора, встречается единично в малых реках. В наших материалах этот вид присутствует в сборах из среднего течения рр. Черга и Песчаная, причем абиотические характеристики данных участков варьировали незначительно. Так, температура воды составляла от 12 до 14 °С, а скорость течения менялась от 0,45 до 0,59 м/с. *Gammarus barnaulensis* встречен нами в бассейнах всех алтайских водотоков. Саянская фауна бокоплавов представлена всего одним видом, встреченным на различных участках рр. Кебеж, Иджим и Таштып — *Gammarus sp.* Максимальная масса гаммарид на один квадратный метр — 93,7 г — зафиксирована в среднем течении р. Песчаная.

Отряд Поденки (Ephemeroptera) в горных водотоках традиционно является одним из самых таксономически богатых. Всего нами выявлено 66 видов из восьми семейств, что составляет 28,4 % от всех обнаруженных видов членистоногих, отмеченных для данного региона, и 27,5 % от всех найденных видов. Для Северного Алтая выявлено 48 видов, для Западного Саяна — 52. Наиболее богато представлено (22 вида) семейство Heptageniidae, широко распространенное по всему продольному профилю горных водотоков. Максимальная биомасса в этом семействе зарегистрирована для *Rhithrogena putoranica* — 47,8 г/м<sup>2</sup> в верховьях р. Кебеж. Вторым по разнообразию является семейство Baetidae — 18 видов. Максимальные показатели биомассы зафиксированы для участков среднего течения р. Сема — до 10,0 г/м<sup>2</sup>. Отмечено 13 видов Ephemerebellidae, четыре — из Caenidae, семейства Polymitarcyidae, Ameletidae и Leptophlebiidae представлены тремя видами каждое, а Potamanthidae — единственным видом. В целом, распределение личинок поденок по

местообитаниям и степень их обилия на том или ином участке реки объясняется наличием у организмов разных видов тех или иных адаптационных признаков. Например, представители Baetidae являются типичными собирателями. Поедая частицы детрита с поверхности погруженных в воду предметов, они активно перемещаются с места на место. Для распределения этих организмов по поверхности субстрата важную роль играет скорость течения воды и характер грунта. По нашим данным, максимальная их биомасса зафиксирована на участках с крупными элементами субстрата — неокатанными камнями и обилием детрита. Скорость течения (линейная) на таких участках не превышала 0,5 м/с.

Стрекозы (Odonata). В малых и средних горных реках Алтае-Саянского экорегиона нами обнаружен всего один вид — *Ophiogomphus serpentinus*, встреченный нами на двух участках р. Песчаная в ее среднем и нижнем течении. Максимальная биомасса зафиксирована для нижнего течения этой реки и составляет 12,0 г/ м<sup>2</sup>. Заселение горных водотоков с каменистым грунтом не типично для представителей данного отряда. Однако личинки этого же вида были отмечены нами на каменистых перекатах предгорных рек Новосибирской области. По нашему мнению, личинки стрекоз в течение летнего периода используют перекаты как «охотничьи угодья», где их пищевые объекты многочисленны и разнообразны.

Веснянки в горных водотоках Алтае-Саянского экорегиона по нашим данным представлены 25 видами из семи семейств. Из них 10 принадлежат семейству Perlodidae. По три вида — из Nemouridae и Capniidae. Leuctridae и Perlidae представлены двумя видами каждое, Chloroperlidae — четырьмя и Pteronarcyidae — одним. Видовое богатство для Северного Алтая составило 21 вид и 20 видов — для водотоков Западного Саяна. Веснянки — типичные реофилы, предпочитающие низкие температуры и высокое содержание кислорода в воде. В зависимости от условий варьируются не только количественные показатели — численность и биомасса, но и трофические предпочтения веснянок. Так, для представителей семейства Perlodidae свойственна смена трофического поведения от поедания детрита на участках с обилием аллохтонной продукции до

хищничества на открытых участках реки со значительными скоростями течения воды (Яранцева, 2014). Максимальные значения биомассы веснянок зафиксированы на участках нижнего течения р. Таштып – биомасса *Nemoura sahlbergi* достигала  $37,5 \text{ г/м}^2$ , в верхнем течении р. Кебеж максимальная биомасса отмечена для *Pteronarcys reticulata* –  $14,9 \text{ г/м}^2$ , в среднем течении той же реки среди веснянок доминировал *Isoperla mongolica* –  $10,8 \text{ г/м}^2$ .

Отряд Большекрылые (Megaloptera) представлен всего одним видом, относящимся к роду *Sialis*. Единственный участок, где был обнаружен данный таксон – верхнее течение р. Иджим, расположен на высоте 900 м над ур. моря, характеризуется малым уклоном русла и небольшим расходом воды –  $0,11 \text{ м}^3/\text{с}$ . Биомасса данного таксона достигала  $14,8 \text{ г/м}^2$ . Таким образом, Megaloptera являются редкими для исследуемого региона и заселяют только те местообитания, где условия максимально приближены к медленно текущим хорошо прогреваемым равнинным рекам.

Определение найденных личинок отряда Жесткокрылые (Coleoptera) проводилось только до рода. В водотоках исследуемого региона жуки представлены всего двумя таксонами из семейства Elmidae – *Macronychus sp.* и *Esolus sp.* Биомасса на один квадратный метр не превышала 10 г.

Ручейники (Trichoptera) в донных сообществах горных водотоков, как правило, представлены весьма богато. Многие таксономические группы ручейников являются облигатными реофилами, формируя существенную часть вторичной продукции экосистем горных водотоков (Яныгина, 2013). Нами отмечено 52 вида из 15 семейств, что составляет 21,7 % от всех выявленных представителей типа Arthropoda. Трихоптерофауна Северного Алтая включает, по данным нашим сборов, 40 видов, Западного Саяна – 37 видов. Наиболее богато представлено семейство Limnephilidae, включающее 12 видов. К массовым формам данного семейства можно отнести представителей родов *Dicosmoecus* и *Halesus*, их биомасса в сообществе на некоторых участках рек достигала  $50 \text{ г/м}^2$ . Выявлены Rhyacophilidae и Apataniidae – по восемь видов, Hydropsychidae – шесть видов, Goeridae, Psychomyiidae – по два вида, Leptoceridae и

Brachycentridae — по три вида. Остальные семейства — Stenopsychidae, Arctopsychidae, Polycentropodidae, Glossosomatidae, Hydroptilidae, Uenoidae и Calamoceratidae — представлены одним видом каждое.

Анализ структуры сообществ ручейников показывает, что представители многих семейств населяют, как правило, станции с определенными абиотическими характеристиками. Так, для верховий рек типичны виды семейств Goeridae, Apataniidae, Uenoidae. Представители семейства Rhyacophilidae встречаются как в верховьях рек, так и в их среднем течении. Далее, вдоль продольного профиля водотока в сообщества внедряются виды из семейств Stenopsychidae, Arctopsychidae, Polycentropodidae, Limnephilidae, занимая разнообразные микростации, соответствующие потребностям той или иной таксономической группы. В зоне гипоритрали господствуют представители Hydropsychidae, Brachycentridae и Glossosomatidae, питающиеся переносимыми потоком органическими частицами.

Отряд Двукрылые (Diptera) — наиболее разнообразная группа донных беспозвоночных Алтае-Саянского экорегиона. Нами отмечено 80 видов из 9 семейств, что составляет более 33,3 % от всех обнаруженных видов донных беспозвоночных. Наиболее богато представлено семейство хирономид (Chironomidae) — подсемейство Orthoclaadiinae (17 видов), подсемейство Diamesinae (6), подсемейство Chironominae (7) и подсемейства Tanypodinae и Prodiamesinae (по одному виду). Следует отметить, что определение по личинкам многих видов комаров-звонцов, особенно из подсемейства Orthoclaadiinae, на современном этапе практически невозможно. Суммарная биомасса насекомых этого семейства, как правило, увеличивается от верховий водотоков к нижнему их течению. Так, для р. Таштып на участках, расположенных в верхней части реки, максимальная биомасса хирономид составляла 2,6 г/м<sup>2</sup>, на участках, расположенных в нижнем течении показатели биомассы достигали 12,0 г/м<sup>2</sup>.

Семейство мошки (Simuliidae) представлено 30 видами: 23 — найдены в водотоках Западного Саяна и 17 — Северного Алтая. Максимальная биомасса отмечена в среднем течении р. Кебеж — 13,8 г/м<sup>2</sup> и верхнем течении рр. Ануй и

Иджим — 9,6 г/м<sup>2</sup>. Семейство Vlephariceridae представлено семью видами, максимальная биомасса зафиксирована на участках в среднем течении р. Она — 10,8, г/м<sup>2</sup> и среднем течении р. Сема — 7,6 г/м<sup>2</sup>. Семейство лимониды (Limoniidae) представлено четырьмя видами, Tipulidae — тремя, Athericidae — двумя, а Muscidae, Sciomyxidae — одним каждое.

Анализ видового богатства сообществ донных беспозвоночных исследуемых рек показал, что бентосное население горных водотоков Северного Алтая и Западного Саяна характеризуется доминированием отряда Ephemeroptera (Рисунок 4.1).

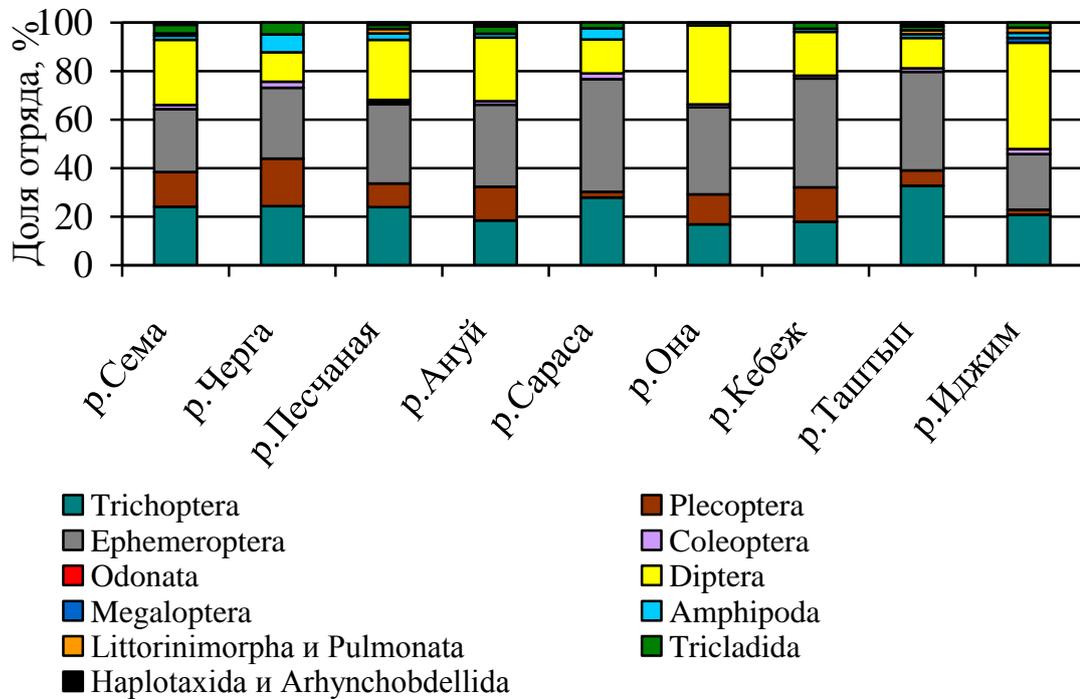


Рисунок 4.1. Таксономическая структура населения донных беспозвоночных исследуемых рек.

Стоит отметить, что в среднегорных реках (Таштып, Сараса) наиболее богато представлены отряды Ephemeroptera, Diptera и Trichoptera, в высокогорных водотоках к ним добавляется Plecoptera. Любопытная картина наблюдается для бентосного населения р. Иджим. В видовом составе преобладают личинки двукрылых насекомых. Вероятно, это связано с характером рельефа русла

(уклона, ширины, средней глубины). Размер реки (малая или средняя) по нашим данным не оказывает существенного влияния на видовой состав (на уровне отрядов) макрозообентоса.

#### 4.3 Таксономический состав функциональных трофических групп

**Хищники хвататели** представлены 14 видами из шести семейств — Perlidae, Gomphidae, Rhyacophilidae, Leptoceridae, Polycentropodidae и Sialidae. Удаётся выявить две подгруппы: виды, предпочитающие верховья рек и метаритраль, *Sialis sp.* и представители рода *Rhyacophila*. Ко второй подгруппе, заселяющей нижнюю часть метаритрали и гипоритраль, относятся представители Perlidae, Gomphidae, Leptoceridae, Polycentropodidae.

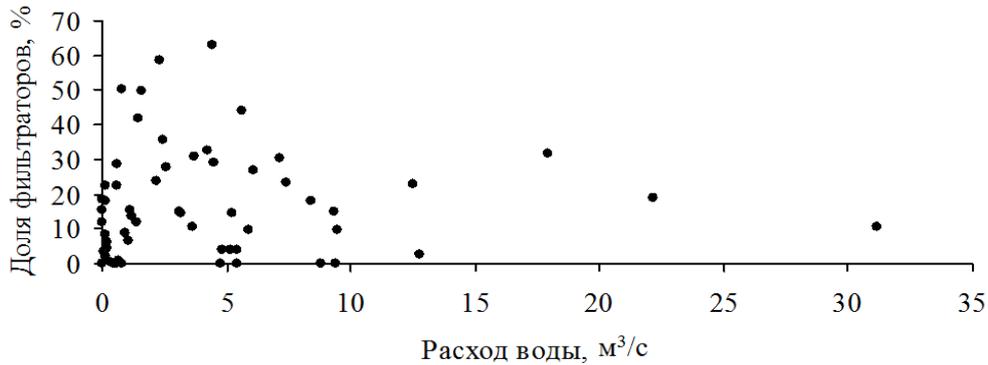
**Хищники заглатыватели** представлены 10 видами из пяти семейств — Muscidae, Tipulidae, Athericidae, Planariidae, Erpobdellidae. Представители отряда Diptera населяют преимущественно нижнее течение метаритрали и гипоритраль, выбирая станции с мозаичным распределением грунтов (в том числе песчаных и илистых), тогда как Planariidae встречаются на всем протяжении водотока, а представители семейства Erpobdellidae найдены только в гипоритрали р. Песчаная.

**Фильтраторы** представлены 41 видом из четырех семейств — Simuliidae, Hydropsychidae, Arctopsychidae и Brachycentridae. Анализ количественных данных показал, что доля фильтраторов в сообществах макрозообентоса максимальна, когда расход воды варьируется в пределах от 0,1 до 6 м<sup>3</sup>/с (Рисунок 4.2), а скорость течения — от 0,25 до 1,0 м/с.

Более детальное рассмотрение полученных данных позволило установить характер изменчивости таксономической структуры группы фильтраторов вдоль русла реки. Прежде всего, необходимо отметить, что среди фильтраторов можно выделить подгруппы. Представители первой, а именно Simuliidae, используют в

пищу мелкие частицы органического вещества, переносимого потоком. Ко второй подгруппе относятся формы из семейств Hydropsychidae, Arctopsychidae и Brachycentridae, которые предпочитают более крупные частицы органики.

**А**



**Б**

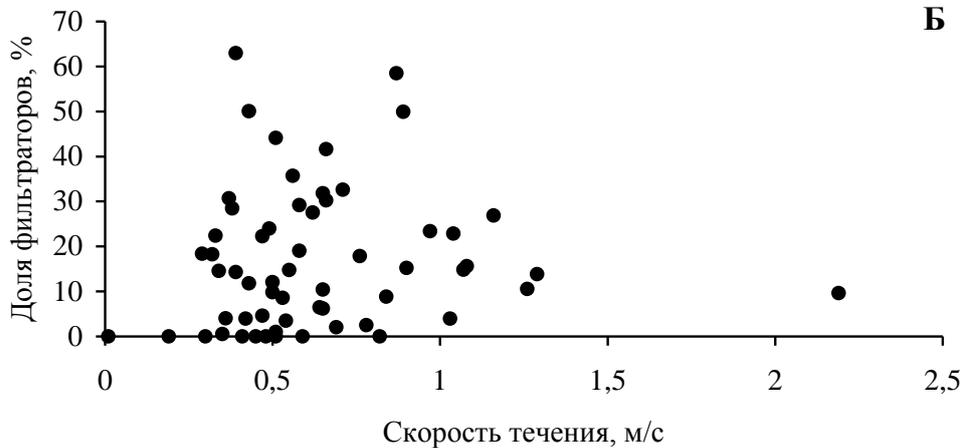
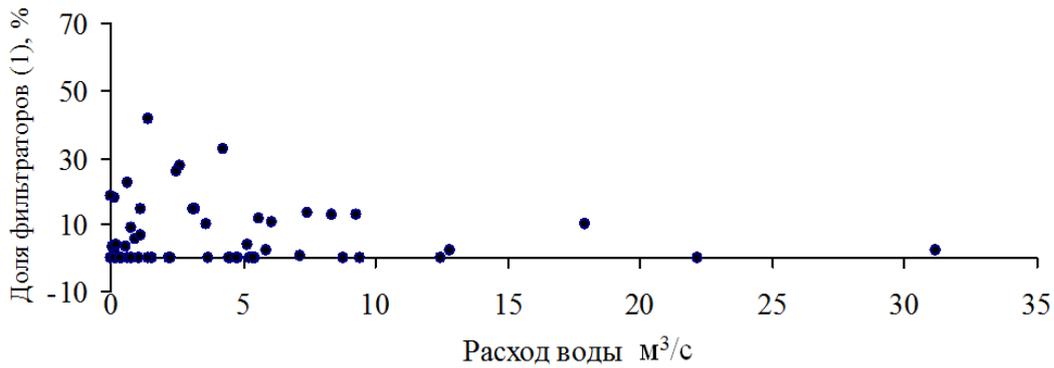


Рисунок 4.2. Изменение суммарной доли фильтраторов в сообществах макрозообентоса в зависимости от расхода (А) и скорости течения воды (Б).

Следовательно, при пространственном распределении вдоль профиля реки, виды, входящие в эти две подгруппы, предпочитают различные станции. Личинки мошек тяготеют к участкам русла, где расход воды варьируется от 1 до 5 м³/с, а скорость течения составляет от 0,5 до 0,7 м/с (Рисунок 4.3). На таких участках личинки мошек входят в доминантный комплекс сообществ, а их доля в сообществах достигает 20 % и более. Виды второй подгруппы занимают разнообразные станции. Они, так же как и представители первой подгруппы, предпочитают части водотоков с расходом воды от 1 до 5 м³/с.

А



Б

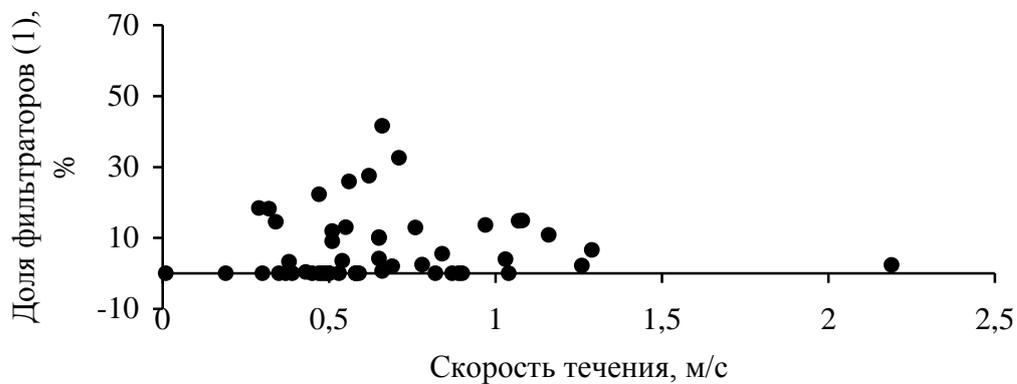


Рисунок 4.3. Изменение доли фильтраторов первой подгруппы в сообществах макрозообентоса в зависимости от расхода (А) и скорости течения воды (Б).

Однако при увеличении расхода воды до  $20 \text{ м}^3/\text{с}$  представители второй подгруппы также входят в состав доминирующего комплекса сообществ (Рисунок 4.4). Оптимальные значения скорости течения для этих животных составляют —  $0,4\text{--}0,5 \text{ м/с}$  и  $0,8\text{--}1,0 \text{ м/с}$ .

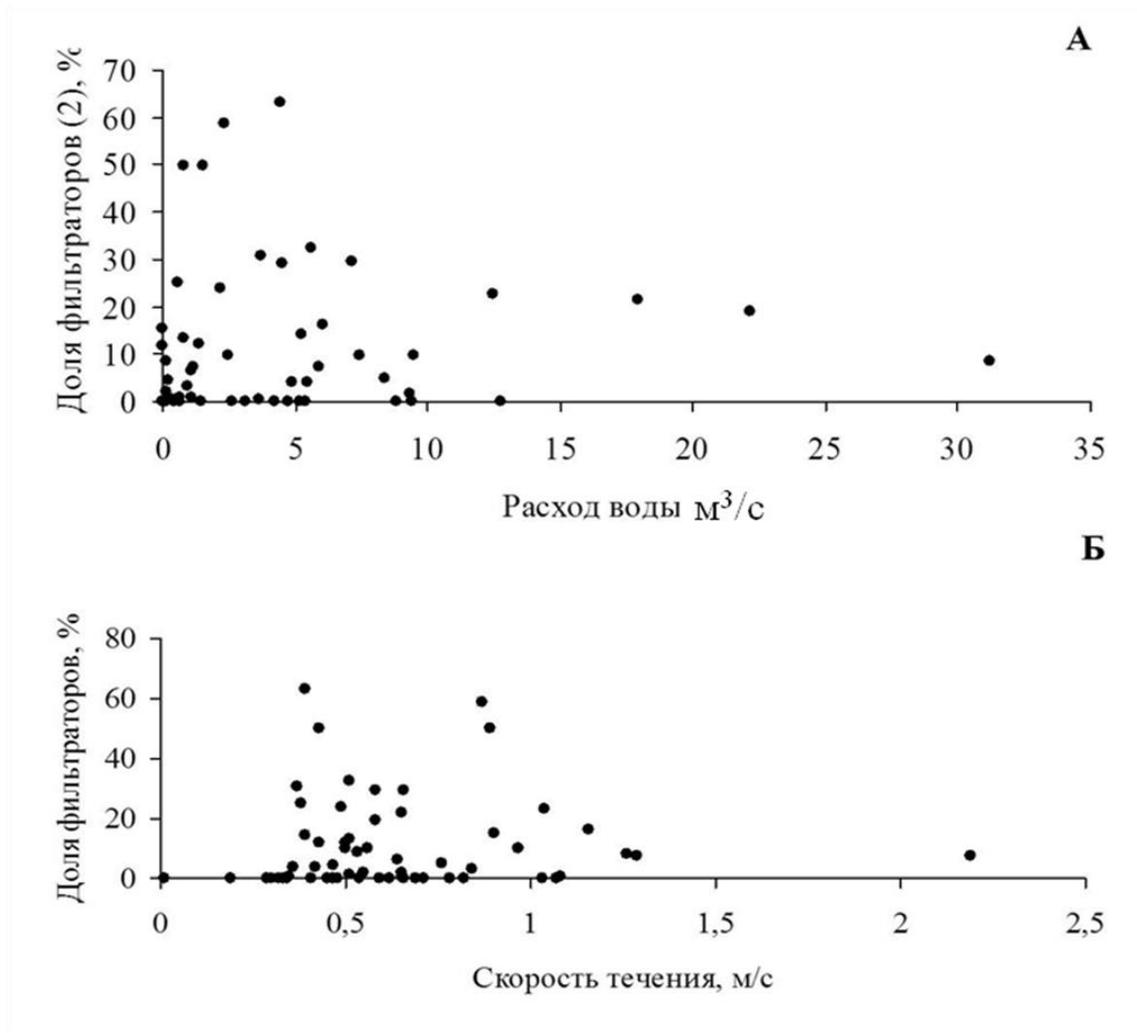


Рисунок 4.4. Доля фильтраторов второй подгруппы в сообществах макрозообентоса: А – зависимость от расхода воды, Б – зависимость от скорости течения.

Таким образом, в зависимости от величины расхода воды и скорости течения таксономическая структура группы меняется. Представители первой подгруппы более чувствительны к показателям абиотических факторов, и оптимальные для них условия существования лежат в сравнительно узком диапазоне. Представители второй подгруппы способны заселять как верховья рек, так и нижнее течение метаритрالي и гипоритраль.

**Собиратели миксофаги** представлены 12 видами из двух семейств — Perlodidae и Elmidae. На распределение представителей данной группы существенное воздействие оказывает содержание в воде растворенного кислорода, поскольку Perlodidae крайне чувствительны к данному показателю и

поэтому используются в качестве биоиндикаторов. Кроме того, при увеличении антропогенной нагрузки именно эта группа одной из первых исчезает из бентосных сообществ. С нашей точки зрения, это связано с чувствительностью таких видов к химическим параметрам воды (приложение 5).

**Собиратели детритофаги** является одной из самых богатых в таксономическом отношении – 57 видами из 16 семейств — Chloroperlidae, Neomuridae, Capniidae, Leuctridae, Psychomyiidae, Leptoceridae, Stenopsychidae, Leptophlebiidae, Ephemeridae, Polymitarcyidae, Caenidae, Ameletidae, Baetidae, Sciomyxidae, Chironomidae, Gammaridae. В данную группу входят виды, освоившие разные станции, однако использующие сходные пищевые ресурсы. Так, например, личинки поденок из семейств Ameletidae и Baetidae заселяют нижнюю поверхность крупных камней или погруженных в воду предметов в литоральной зоне на всей протяженности ритрала. Представители другого семейства поденок — Caenidae — предпочитают прибрежные заросли макрофитов или залежи детрита у берегов в нижней части метаритрала и гипоритрала. Поденки Ephemeridae и Polymitarcyidae являются грунтозаглатывателями, населяют участки водотоков с мягкими грунтами, преимущественно в нижней части ритрала рек. В верхней части ритрала собиратели детритофаги представлены семействами Chloroperlidae, Neomuridae, Capniidae, Leuctridae. Представители остальных семейств расселены вдоль русла водотоков и приурочены к участкам, где формируются микростации с замедленным течением.

Группа **измельчители** также является одной из самых широко представленных — 58 видов из 11 семейств. Поденки представлены семействами Ephemerellidae и Potamanthidae. Ручейники — относительно крупными видами из семейства Limnephilidae и мелкими — из семейства Psychomyiidae. Из отряда двукрылые в данную группу входят насекомые из семейств Limoniidae и Chironomidae. Веснянки представлены единственным видом *Pteronarcys reticulata*. В группу также входят виды из семейств Lymnaeidae, Bithyniidae, Enchytraeidae и Naididae. Таксономическая структура данной группы вдоль продольного профиля реки зависит в большей степени от локальных параметров среды. Так,

представители семейств *Lymnaeidae* и *Vithyniidae* встречаются исключительно в гипоритрали рек на мягких грунтах с обилием детрита. *Pteronarcys reticulata*, предпочитая станции с каменистым дном и замедленным течением воды, заселяет лимнокрены и гипоритральные участки средних рек. Представители двукрылых, ручейников и поденок расселяются вдоль всего продольного профиля реки, тяготея к участкам метаритрали, где предпочитают станции с каменистыми грунтами, водорослевыми обрастаниями и скоплениями детрита между элементами субстрата.

Видовой состав функциональной трофической группы **малоподвижных соскребателей**, имеющих приспособления для удержания на субстрате в сильном течении, включает 14 видов – представителей семейств *Vlephariceridae*, *Apataniidae*, *Goeridae*, *Glossosomatidae*, *Hydroptilidae*, *Uenoidae* и *Calamoceratidae*, *Chironomidae*. Виды этой группы предпочитают твердый стабильный субстрат, относительно высокую скорость течения — от 0,4 до 0,6 м/с, относительно небольшой расход воды — от 1 до 5 м<sup>3</sup>/с. В состав доминирующего комплекса представители данной группы входят на участках верхней части метаритрали рек, протекающих по степной территории.

Группа **активно передвигающихся соскребателей** включает 22 вида исключительно из семейства *Heptageniidae*. Обладая довольно крупными размерами тела и способностью к активному передвижению по поверхности субстрата даже при высоких значениях скорости течения, личинки таких поденок занимают практически все возможные станции и попадают на всем протяжении водотока. Их встречаемость в пробах составила для Северного Алтая 95 %, а для водотоков Западного Саяна — 100 %. В отличие от малоподвижных соскребателей, представители данного семейства заселяют в массе и те станции, где скорость течения воды превышает 1 м/с, а расход воды 10 м<sup>3</sup>/с. Таким образом, соскребатели представлены в сообществах макрозообентоса водотока в верхней его части как малоподвижными, так и активно передвигающимися формами. Вниз по течению первых уменьшается в связи увеличением расхода воды и средней глубины русла (приложение 5).

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

Оценка степени сходства выявленного видового состава донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна производилась с помощью индекса Брея–Кертиса на основе данных по относительной численности видов в сообществе. Индекс составляет 0,63, что свидетельствует о средней степени сходства. Для того чтобы выявить таксономические группы, общность видового состава которых максимальна, мы провели сравнение на уровне классов, отрядов и семейств. Наибольший уровень сходства видового состава прослеживается в типах Mollusca и Plathelminthes — 0,66. Для типа Arthropoda степень сходства составляет 0,63. Фауна кольчатых червей полностью отличается для Северного Алтая и Западного Саяна. Поскольку типы Mollusca, Plathelminthes представлены всего одним отрядом, а тип Annelida – двумя, то сравнение на уровне отрядов производилось только для представителей класса Arthropoda. Так, установлено, что наиболее сходны видовые составы отряда Plecoptera — 0,77. Степень сходства фауны поденок Северного Алтая и Западного Саяна составляет 0,68, фауны ручейников — 0,67. Для отряда двукрылые значение индекса равняется 0,52. Видовой состав отряда Amphipoda Северного Алтая и Западного Саяна не перекрывается. Таким образом, на уровне отрядов наибольшая степень сходства характерна для амфибиотических насекомых. Мы связываем это с биологическими особенностями этой группы: в основном она представлена реофильными формами, расселение имаго которых происходит вдоль речных долин. Следовательно, густая речная сеть Алтае-Саянской горной страны является оптимальной для быстрого расселения видов и формирования сходных в таксономическом плане сообществ амфибиотических насекомых.

При сравнении видового состава донных сообществ на уровне семейств, возникает важный вопрос: как оценивать семейства, представленные только одним видом? В ситуации, когда такой вид обнаружен и для фауны Северного Алтая и Западного Саяна, значение индекса сходства оказывается максимальным,

хотя доля данного семейства в целом не велика (относительного всего видового богатства). Для того чтобы оценить не только степень сходства, но и значимость данного сходства для фауны в целом, мы провели анализ двух параметров: значений индекса Брея–Кертиса и количества видов в семействе в целом (Рисунок 4.5).

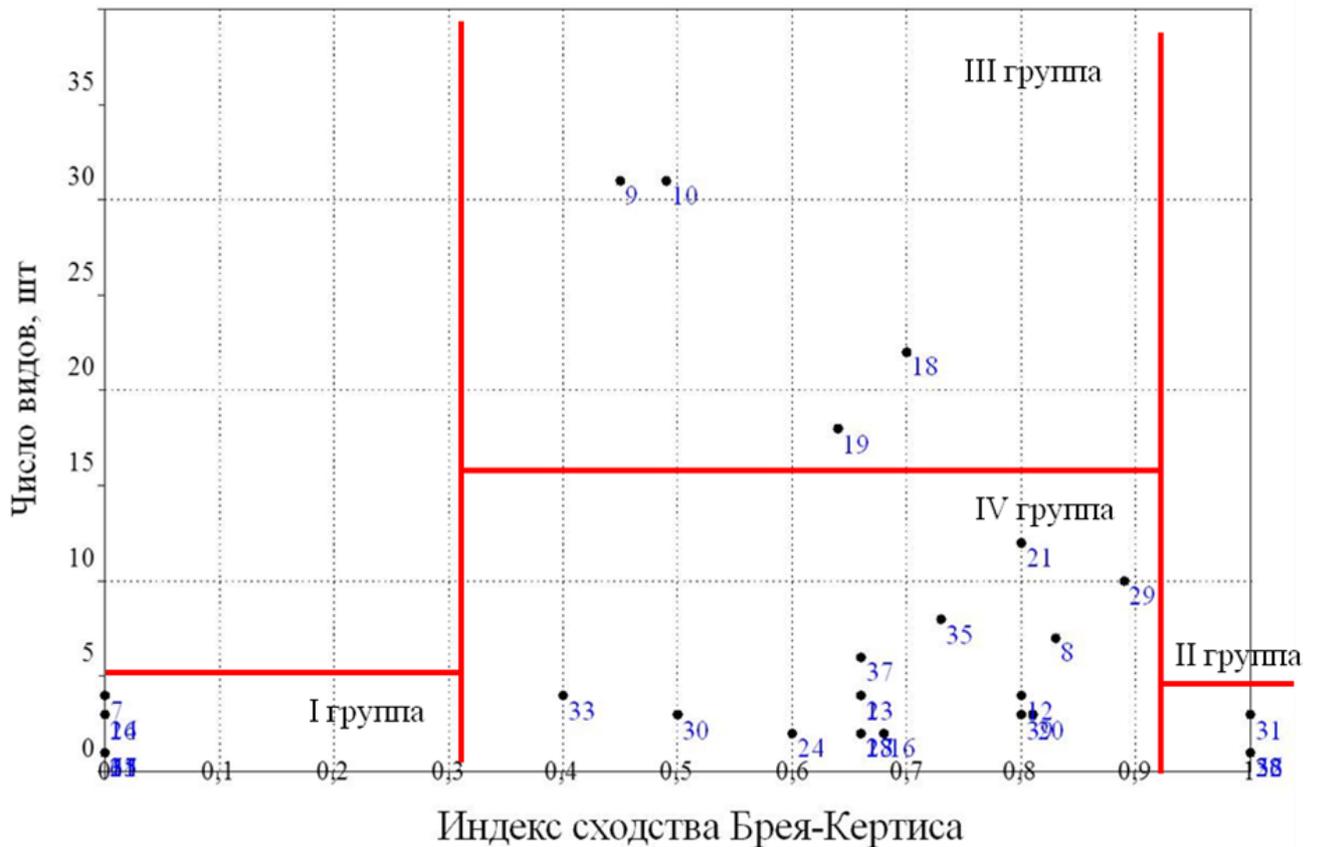


Рисунок 4.5. Степень значимости уровня сходства семейств макрозообентоса Северного Алтая и Западного Саяна: 1 – Planariidae; 2 – Enchtraeiidae; 3 – Naididae; 4 – Erpobdellidae; 5 – Lymnaeidae; 6 – Bithyniidae; 7 – Gammaridae; 8 – Blephariceridae; 9 – Chironomidae; 10 – Simuliidae; 11 – Muscidae; 12 – Limoniidae; 13 – Athericidae; 14 – Tipulidae; 15 – Sciomyxidae; 16 – Elmidae; 17 – Gomphidae; 18 – Heptageniidae; 19 – Baetidae; 20 – Ameletidae; 21 – Ephemerellidae; 22 – Potamanthidae; 23 – Caenidae; 24 – Polymitarcyidae; 25 – Ephemeridae; 26 – Leptophlebiidae; 27 – Leuctridae; 28 – Perlidae; 29 – Perlodidae; 30 – Capniidae; 31 – Neomuridae; 32 – Pteronarcyidae; 33 – Chloroperlidae; 34 – Goeridae; 35 – Rhyacophilidae; 36 – Stenopsychidae; 37 – Hydropsychidae; 38 – Arctopsychidae; 39 – Brachycentridae; 40 – Polycentropodidae; 41 – Psychomyiidae; 42 – Glossosomatidae;

43 – Hydrophilidae; 44 – Leptoceridae; 45 – Uenoidae; 46 – Apataniidae; 47 – Limnephilidae; 48 – Calamoceratidae; 49 – Sialidae.

---

Удалось выявить 4 группы семейств. В первую группу входят семейства, представленные малым количеством видов (от 1 до 4), обнаруженные только в Северном Алтае или только в Западном Саяне — Ephemeridae, Leptophlebiidae, Goeridae, Hydrophilidae, Uenoidae, Psychomyiidae, Polycentropodidae, Calamoceratidae, Sialidae, Enchitraeiidae, Naididae, Erpobdellidae, Gammaridae, Muscidae, Sciomyxidae, Gomphidae, Bithyniidae. Вторая группа включает семейства с малым количеством видов, обнаруженных в обоих регионах, — Lymnaeidae, Potamanthidae, Neomuridae, Pteronarcyidae, Stenopsychidae, Arctopsychidae, Glossosomatidae. К третьей группе видов относятся четыре самых богатых семейства — Simuliidae, Chironomidae, Heptageniidae и Baetidae. Значение индекса сходства составляет от 0,46 до 0,70. В четвертую группу включены семейства, видовое богатство которых варьируется от 5 до 22 таксонов, а степень сходства меняется от 0,4 до 0,89. Преимущественно это семейства амфибионтных насекомых — Chloroperlidae, Perlodidae, Ephemerellidae, Ameletidae, Caenoidea, Polymitarcyidae, Hydropsychidae, Rhyacophilidae и др.

Таким образом, для фауны донных беспозвоночных исследуемых территорий установлено, что наиболее богатые видами семейства имеют среднюю степень сходства таксономического состава. Это 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 распространением.

Для основных ФТГ индекс сходства Брея-Кертиса варьируется от 0,47 до 0,86 (Рисунок 4.6).

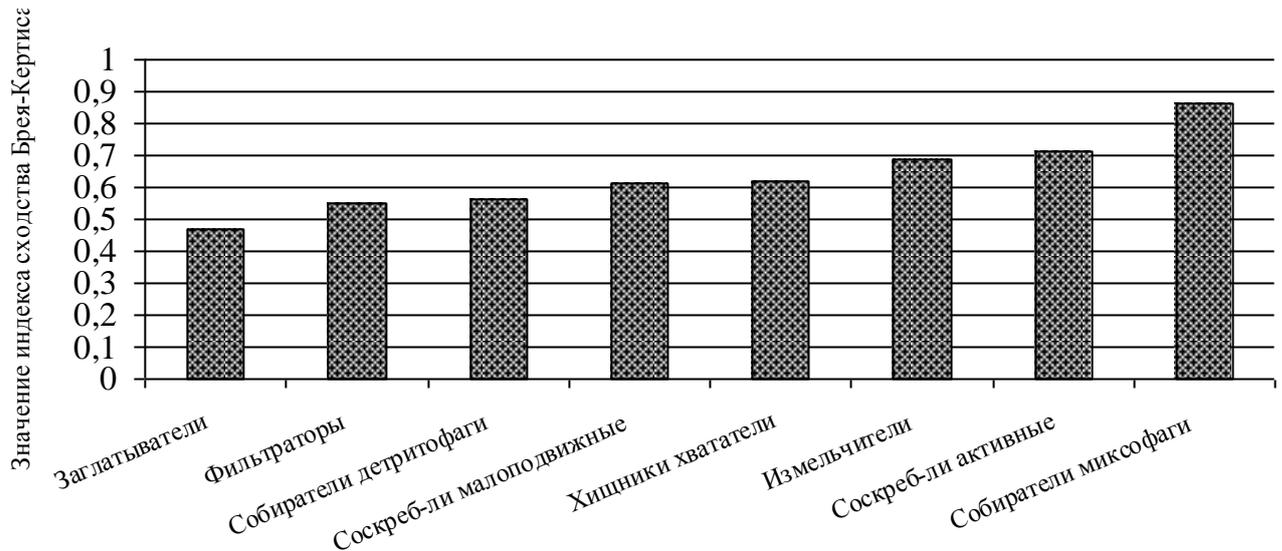


Рисунок 4.6. Степень сходства таксономического состава ФТГ.

Наибольшая степень сходства характерна для группы собиратели миксофаги, поскольку это ФТГ представлена небольшим числом видов, встречающихся в эпиритрали и метаритрали рек. Второй по величине сходства таксономического состава является группа активных соскребателей, значение индекса равно 0,71, что вероятно объясняется тем, что данная группа представлена всего одним семейством поденок — *Heptageniidae*, для которого отмечается наибольшая встречаемость таксонов в различных водотоках в целом по исследуемой территории. Таксономический состав хищников заглатывателей Северного Алтая и Западного Саяна значительно различается, индекс сходства Брея–Кертиса (по присутствию видов) оставляет 0,47. Степень сходства таких групп, как фильтраторы, собиратели детритофаги, малоподвижных соскребатели, хищники хвататели, и измельчители сравнительно высока — 0,55, 0,56, 0,61, 0,62 и 0,69 соответственно.

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 вида. В среднегорных реках наиболее богато представлены отряды *Ephemeroptera*, *Diptera* и *Trichoptera*, в высокогорных водотоках к ним

добавляется Plecoptera. В изученных водотоках выявлены беспозвоночные, принадлежащие к 8 функциональным трофическим группам, из которых наиболее разнообразны измельчители детритофаги (58 видов) и собиратели детритофаги (57 видов). Фильтраторы – 41 вид, представлены двумя подгруппами: фильтрующим мелкие и фильтрующим более крупные частицы. Группа активно передвигающихся соскребателей включает 22 вида из семейства Neptageniidae. По 14 видов принадлежит к малоподвижным соскребателям и к хищникам хватателям, причем среди последних выделяются виды, предпочитающие верховья рек и метаритраль, и формы, заселяющие нижнюю часть ритрала. К собирателям миксофагам относится 12 видов, к хищникам заглатывателям — 10. Индекс Брея–Кертиса для видового состава донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна (с учетом обилия видов) равен 0,63. На уровне типов наибольший уровень сходства прослеживается для типов Mollusca, Plathelminthes, Arthropoda (соответственно 0,66, 0,66, 0,63). Среди беспозвоночных, относящихся к типу Annelida, общих видов нет. На уровне отрядов наиболее близки видовые составы Plecoptera — 0,77, Ephemeroptera — 0,68, Trichoptera — 0,67. Для Diptera значение индекса равно 0,52. Среди Amphipoda общие виды не обнаружены. На уровне семейств анализ двух индекса Брея–Кертиса и количество выявленных видов семейства показывает обособление четырех групп: а) семейства, представленные малым количеством видов и обнаруженные только в одном регионе; б) семейства с малым количеством видов, но найденные в обоих регионах; в) семейства со средним числом видов и средним/высоким сходством между регионами; г) самые богатые видами семейства со значительным сходством.

Среди функциональных трофических групп наибольшая степень сходства населения донных беспозвоночных двух исследуемых территорий характерна для собирателей миксофагов и активных соскребателей. Наименьшим сходством отличается группа хищников заглатывателей.

## ГЛАВА 5. СООБЩЕСТВА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОДОТОКОВ СЕВЕРНОГО АЛТАЯ И ЗАПАДНОГО САЯНА

### 5.1. Биоразнообразие сообществ

Для сообществ донных беспозвоночных горных водотоков характерна высокая степень изменчивости структурно-функциональной организации, что отражается на их видовом богатстве и выравненности на каждом конкретном участке русла. Для оценки сходства структурно-функциональной организации таких сообществ недостаточно провести сравнительный анализ видового состава. Для обобщенной характеристики удобно использовать показатель информационного разнообразия (индекс Шеннона для относительной плотности населения видов). Если проанализировать его изменчивость для сообществ, заселяющих различные местообитания, то можно судить о степени дифференцированности таксономической структуры и, следовательно, оценить уровень сложности организации сообществ применительно к полноте использования ресурсов среды макробеспозвоночными. Кроме того, данные о снижении степени разнообразия в сообществах беспозвоночных, входящих в группу макрзообентоса, позволяют выявлять участки, где наблюдаются процессы трансформации экосистемы под влиянием антропогенной нагрузки.

При оценке степени разнообразия сообществ макробеспозвоночных Западного Саяна выявлено, что максимальное значение индекса составило 3,17, минимальное – 1,72 (амплитуда – 1,45) (Рисунок 5.1). Для 75 % изученных сообществ значения индекса Шеннона попадают в интервал от 2,4 до 3,17. Преимущественно это сообщества метаритрали, заселяющие станции с твердым стабильным субстратом: участки метаритрали К3, К4, О3, О5, О6, О8, Т3, Т2, О4, О7, И2, И3, сообщества эфиритрали (участок О2) и гипоритраль (К5) (Рисунок 5.2). Другие абиотические параметры (температура воды, скорость течения, концентрация растворенного кислорода) меняются значительно (приложение 9).

Ярко выраженных доминантов в структуре сообществ этой группы не отмечается. Среди субдоминантов практически для всех сообществ группы выявлены виды *Dicosmoecus palatus*, *Rhithrogena cava*, *Pictetiella asiatica*, *Gammarus sp.*, *Rhithrogena putoranica*.



Рисунок 5.1. Распределение сообществ по разнообразию их таксономической структуры.

Во вторую группу мы выделяем сообщества участков, расположенных в зонах высокогорной (участки К1, О1, И1) и среднегорной кренали (Т1) и участок гипоритрали с антропогенной нагрузкой (Т4). Для всех сообществ данной группы значения индекса попадают в интервал от 2,0 до 2,3, т. е. уровень разнообразия этих сообществ ниже, чем для метаритрально-гипоритральной группы. Для этих сообществ отмечается присутствие 2–3 видов в составе доминирующего комплекса. Так, например, *Gammarus sp.* и *Rhithrogena putoranica* доминируют по относительной массе в сообществе (33,2 и 22,9 % соответственно) на участке К1. Минимальные значения индекса разнообразия характерны для второго участка р. Кебеж – К2 (Рисунок 5.2). Данное бентосное сообщество формируется на реокренальном участке русла с чередованием небольших водопадов и участков с незначительным уклоном русла, дно сложено крупными валунами, температура воды 8,0 °С. По относительной биомассе преобладает один вид – *Gammarus sp.*,

его доля в сообществе составляет более 50 %. Видовой состав здесь представлен 11 таксонами, преимущественно стенотермными видами.

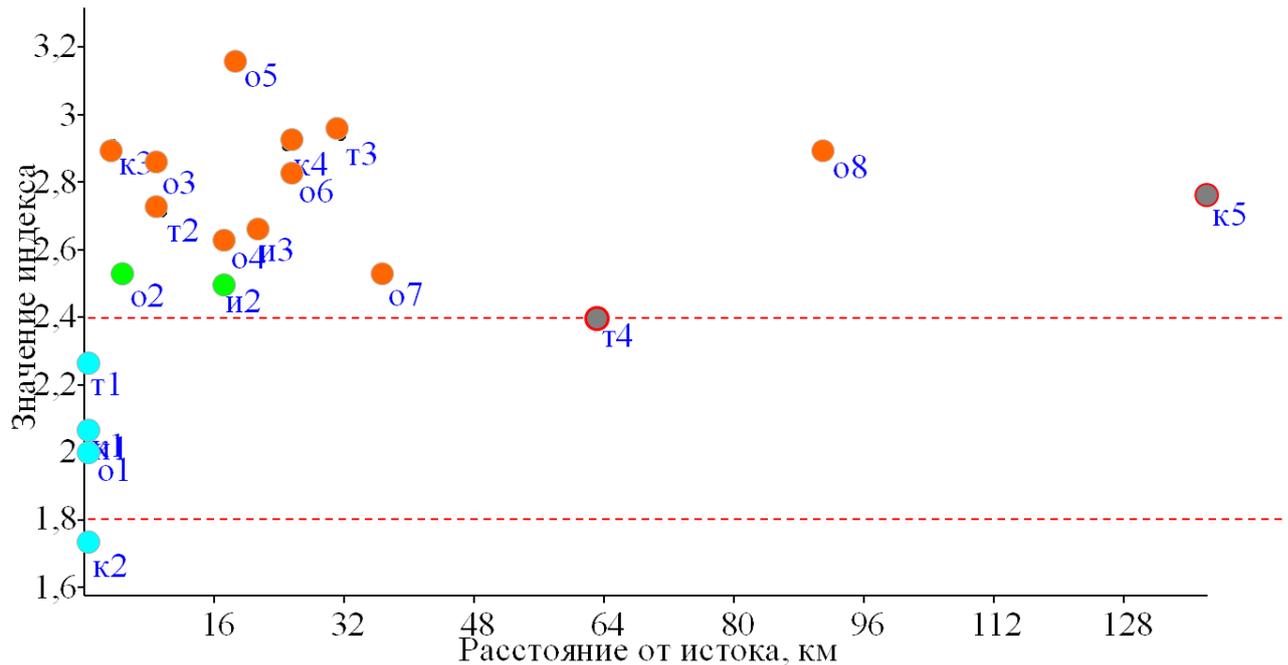


Рисунок 5.2. Разнообразие сообществ донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна. Цветом отмечена принадлежность к разным зонам реки: креналь – голубой цвет, эпиритраль – зеленый цвет, метаритраль – оранжевый цвет, серый – гипоритраль, красный цвет – участки с антропогенной нагрузкой.

По нашему мнению, такое низкое разнообразие сообщества объясняется рельефом русла водотока. В период таянья снегов и частых дождей подобный каскад водопадов становится крайне не благоприятным для бентоса, и, вероятно, многие организмы оказываются вовлечены в процессы катастрофического пассивного дрейфа.

Таким образом, для сообществ донных беспозвоночных Западного Саяна выявлены следующие закономерности: наиболее разнообразны сообщества метаритрали и гипоритрали рек. Сообщества кренальных участков слабо разнообразны, причем среднегорные кренальные сообщества более разнообразны, нежели высокогорные. Минимальный уровень разнообразия зафиксирован для реокрена с большим уклоном русла, где, вероятнее всего, таксономическая структура упрощена из-за процессов катастрофического пассивного дрейфа.

Анализ разнообразия сообществ водотоков Северного Алтая показывает, что значения индекса для данного района в целом ниже (Рисунок 5.3.). Так, минимальное значение для Западного Саяна составляет 1,72, для Северного Алтая – 1,45. Максимальное значения индекса для Западного Саяна – 3,17, для Северного Алтая – 2,89. В целом мы связываем это повышенным уровнем антропогенной нагрузки на исследуемой территории Северного Алтая относительно Западного Саяна. Важно также отметить, что для сообществ донных беспозвоночных, расположенных на участках водотоков с повышенной антропогенной нагрузкой (вблизи населенных пунктов – участки Ч4, А5, С4), степень разнообразия существенно ниже по сравнению с таковой бентосных сообществ, расположенных как выше, так и ниже по течению (Рисунок 5.4).



Рисунок 5.3. Распределение сообществ по разнообразию их таксономической структуры.

Для большинства сообществ донных беспозвоночных Северного Алтая (78 %) значения индекса разнообразия попадают в интервал от 2,1 до 2,8 (Рисунок 5.4). Сюда относятся сообщества, заселяющие станции с твердым стабильным субстратом эфиритрали (Ч1, Ч2, С2, П1, П2, Ч3, С3, С4, П3, П4, П5, П7, А2, Сар2), метаритрали рек (С5, С6, П6, А3, А4, А5, А6,) и гипоритрали рек (участки С8,

С9). Ярко выраженных доминантных видов в таксономической структуре сообществ не выявлено. Среди субдоминантных видов отмечены *Arctopsyche ladogensis*, *Rhithrogena cava*, *Gammarus barnaulensis* и др.

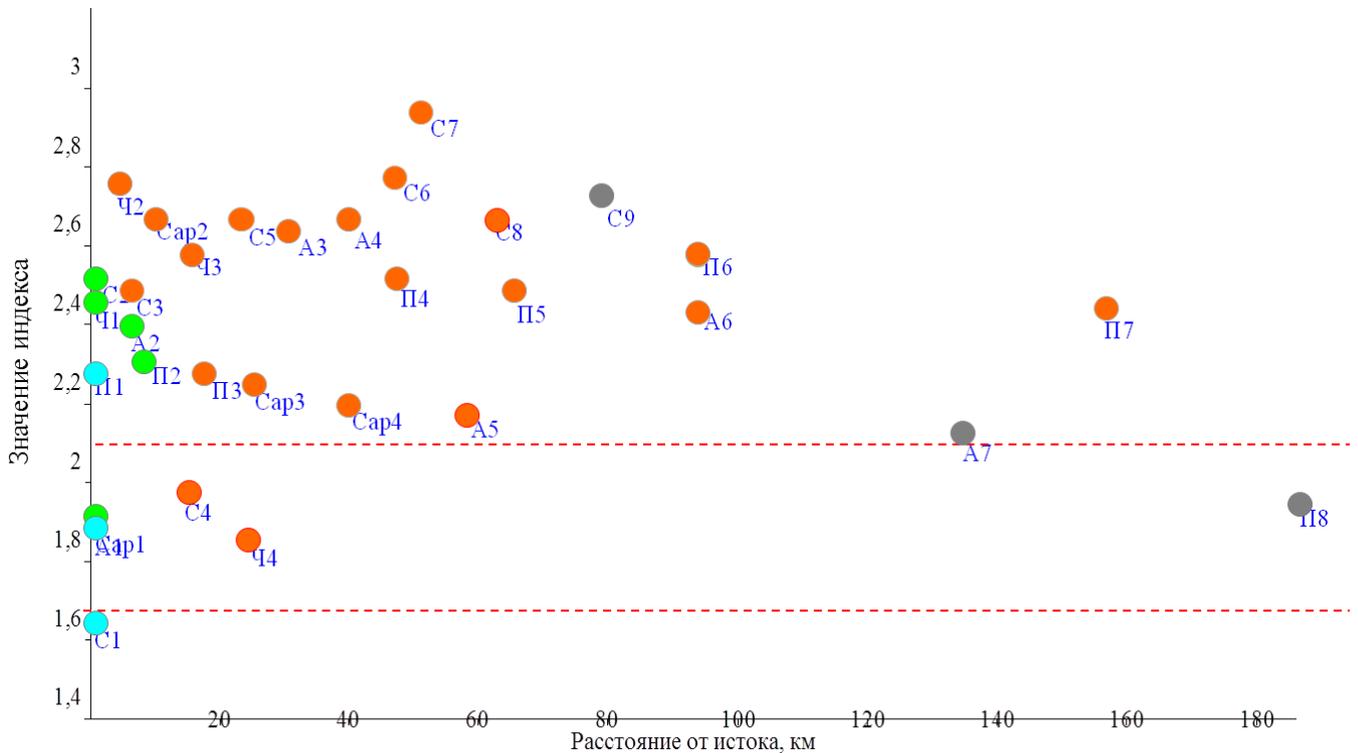


Рисунок 5.4. Разнообразие сообществ донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая. Цветом отмечена принадлежность к разным зонам реки: креналь – голубой цвет, эфиритраль – зеленый цвет, метаритраль – оранжевый цвет, серый – гипоритраль, красный цвет – участки с антропогенной нагрузкой.

Ко второй группе относятся сообщества с низкой степенью разнообразия — 1,70–2,1 (значения индекса Шеннона по относительной плотности населения видов), расположенные в зонах высокогорной кренали (A1), среднегорной кренали (Cap1), на участках с повышенной антропогенной нагрузкой (C4, Ч4) и гипоритрали рек (A7, П8). В состав доминирующего комплекса входят от 2 до 4 видов. Так, на участке A7 в доминантный комплекс (по относительным значениям биомассы) входят *Brachycentrus americanus* – 21,6 %, *Micrasema gelidum* – 21,6 %, *Rhithrogena cava* – 18,5 %, *Ephemerella lepnevae* – 16,2 %.

Для сообщества верховьев р. Сема зафиксировано минимальное значение разнообразия — 1,63. Участок является типичным реокреном с низкой

температурой воды, каменистым дном, малым расходом стока (приложение 9). В сообществе доминирует *Ephemerella nuda* – 40,4 %. Максимальное значение индекса зафиксировано для сообщества участка С7 – 2,93.

Таким образом, как в Северном Алтае, так и в Западном Саяне по степени видового разнообразия для водотоков выделяются сообщества метаритрали, связанные с твердыми субстратами, для которых характерны максимальные значения индекса Шеннона. Судя по всему, это определяется возможностью сосуществования различных реофильных форм донных беспозвоночных. Наименьшим разнообразием характеризуются сообщества реокренов. Видовой состав таких сообществ представлен узкоспециализированными видами (стенотермными реофилами – *Apatania zonella*) и формами с широким диапазоном экологической валентности, встречающимися на всем протяжении водотока, к примеру, *Rhithrogena cava*. Таксономическая структура сообществ участков, расположенных в зонах высокогорной и среднегорной кренали, а также участков метаритрали с антропогенной нагрузкой слабо разнообразна. Для всех сообществ данной группы значения индекса попадают в интервал от 2,0 до 2,3 для Западного Саяна и от 1,7 до 2,1 для Северного Алтая. Для этих сообществ отмечается присутствие 2–4 видов в составе доминирующего комплекса.

## 5.2. Выравненность таксономической структуры сообществ

Для оценки уровня выравненности структуры сообществ донных беспозвоночных рассчитывался индекс Пиелу. Высокие показатели данного параметра указывают на равномерность представленности таксонов в сообществе. Если рассматривать данный показатель в комплексе с видовым богатством, можно выявить те абиотические условия, при которых при естественной конкуренции формируется система, наиболее полно осуществляющая функции живого вещества (т. е., каждый функциональный блок сообщества представлен максимально возможным количеством взаимозаменяющих видов, что позволяет беспрепятственно осуществлять передачу вещества и энергии по трофическим

цепям и накапливать ее в экосистеме). Судя по литературным данным, максимальное число таксонов характерно для литореофильных сообществ (Чертопруд, 2004; Ковешников, 2010; Тесленко, 2008, 2010). Однако не всегда выравненность таких группировок велика. Мы полагаем, что наиболее выравненные сообщества формируются на участках водотока, расположенных в средней части метаритрали, где видовой состав наиболее богат, а абиотические параметры потока слабо изменчивы.

Кроме того, именно выравненность таксономической структуры сообщества следует рассматривать как показатель, отражающий степень антропогенной нагрузки для сообществ ритральных систем (Лебедева и др., 2002). Поскольку в условиях однотипности абиотических условий метаритрали одним из первых сигналов о начале трансформации природной системы является исчезновение стенобионтных видов. В результате, соответственно, происходит перераспределение «экологических пространств» видов, что приводит к появлению супердоминантов в таксономической структуре сообщества.

Для сообществ макрозообентоса Западного Саяна интервал варьирования значений индекса от 0,49 до 0,64 (Рисунок 5.5). Наименьшее значение характерно для второго участка р. Кебеж, вероятно, из-за изменчивости абиотических параметров данного реокрена, и для бентосного сообщества на участке И2, для которого отмечено минимальное для водотоков Западного Саяна содержание растворенного в воде кислорода (приложение 9). Максимальный уровень выравненности характерен для метаритрали р. Она (участок О3) и р. Иджим (участок И3). Высокий уровень выравненности также зафиксирован для эфиритрали и верхней части метаритрали р. Она. На данных участках сообщество складывается из кренальных видов и видов эврибионтов, кроме того, для данных участков характерен относительно небольшой объем стока и каменистый грунт, что способствует формированию однотипных условий в поперечном профиле водотока.

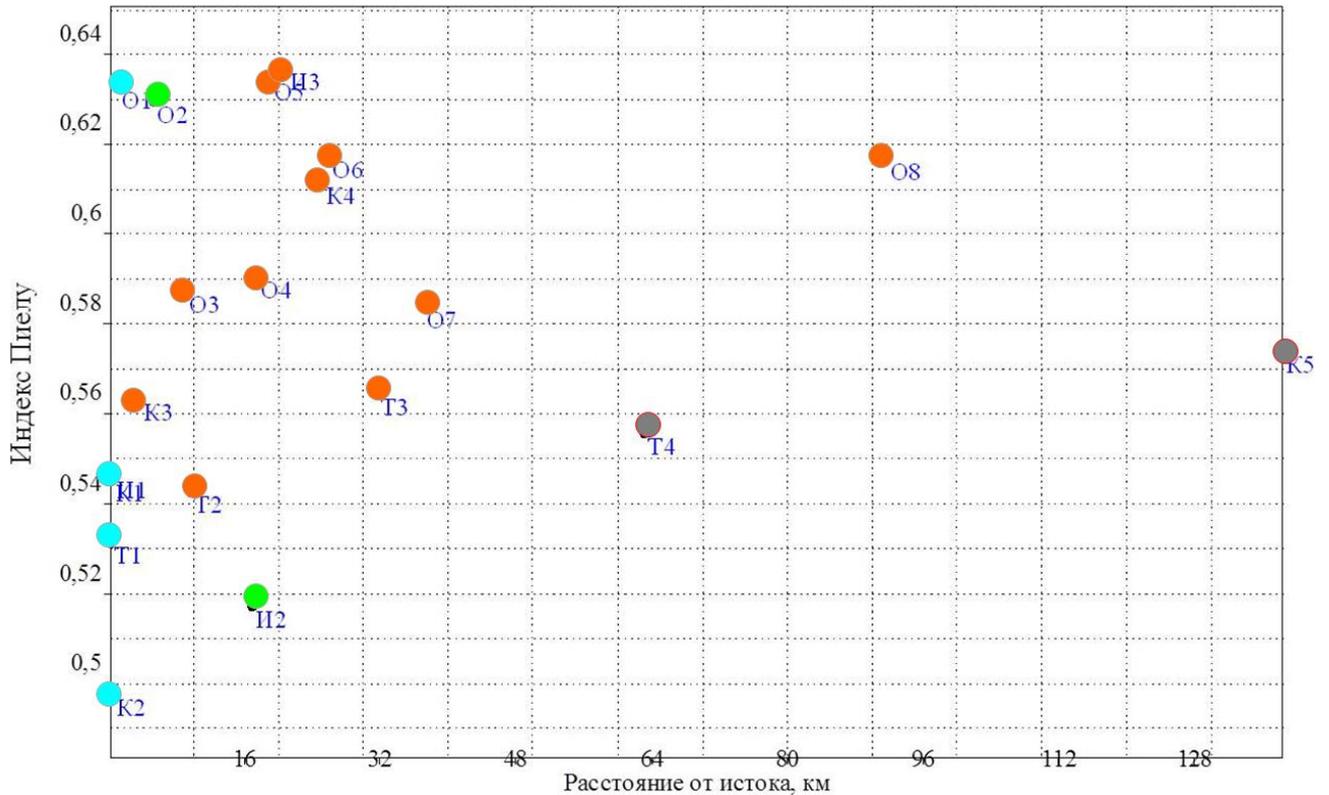


Рисунок 5.5. Уровень выравнимости таксономической структуры сообществ макрозообентоса Западного Саяна. Цветом отмечена принадлежность к разным зонам реки: креналь – голубой цвет, эпитритраль – зеленый цвет, метаритраль – оранжевый цвет, серый – гипоритраль, красный цвет – участки с антропогенной нагрузкой.

Для бентосных сообществ водотоков Северного Алтая значения индекса выравнимости варьируют от 0,32 до 0,88 (Рисунок 5.6). Как мы и предполагали, наиболее выравниваемой является таксономическая структура сообществ метаритрали. Минимальный уровень выравнимости характерен для участков с антропогенной нагрузкой — Ч4, С4 — и участков нижней части метаритрали и гипоритрали р. Сараса. Стоит отметить, что для последних двух участков зафиксированы минимальные для водотоков Северного Алтая значения концентрации растворенного кислорода (приложение 9). Вероятно, столь низкие значения данного параметра являются ограничивающими для многих видов донных беспозвоночных. Наибольшее значение индекса соответствует участку А4

— средняя часть метаритрали. Выравненность таксономической структуры на всех оставшихся участках варьируется от 0,52 до 0,76.

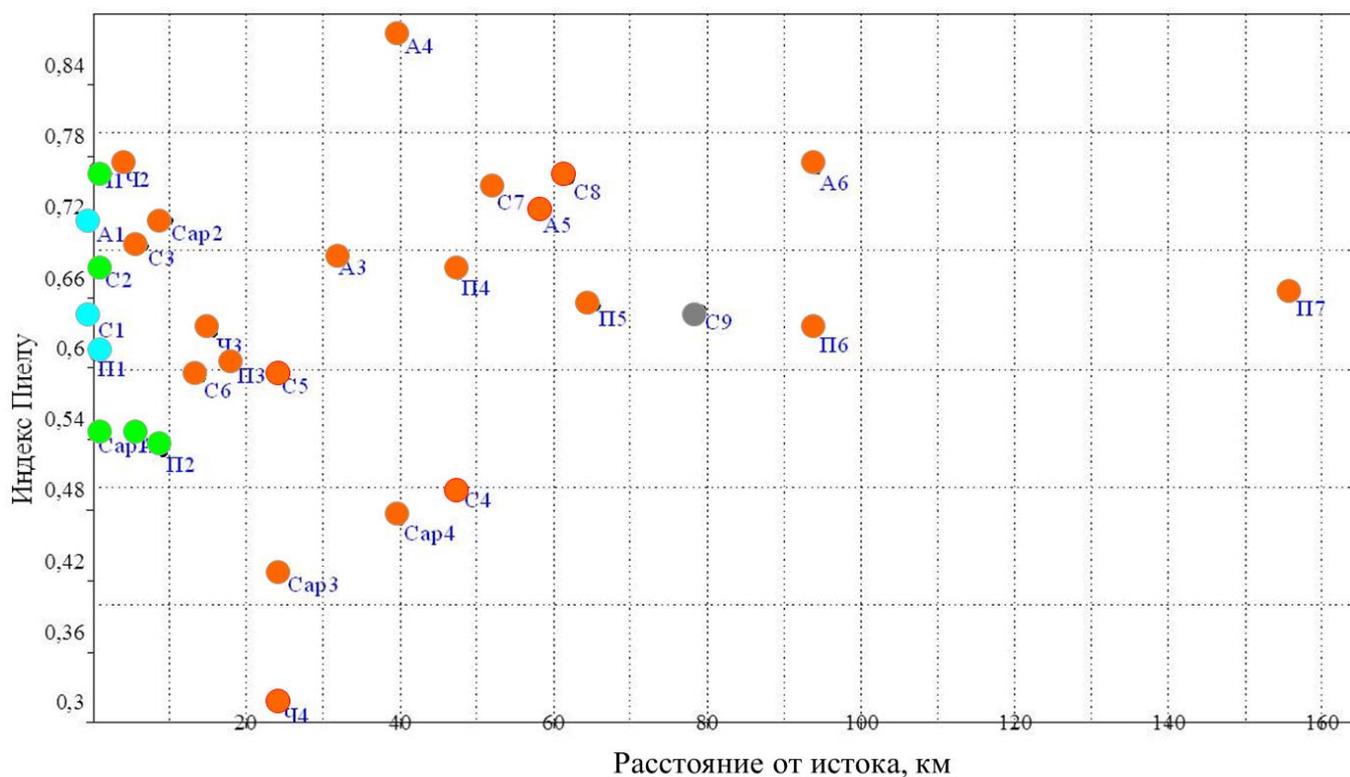


Рисунок 5.6. Уровень выравненности таксономической структуры сообществ донных беспозвоночных Северного Алтая. Цветом отмечена принадлежность к разным зонам реки: креналь – голубой цвет, эпитритраль – зеленый цвет, метаритраль – оранжевый цвет, серый – гипоритраль, красный цвет – участки с антропогенной нагрузкой.

В целом для бентосного населения Западного Саяна и Северного Алтая установлено, что на степень выравненности сообществ оказывает характер донного субстрата, концентрация в воде растворенного кислорода, уровень антропогенной нагрузки. Максимально выравненные сообщества отмечаются для средней части метаритрали. В зоне эпитритрали выравненность таксономической структуры сообществ также велика. Мы связываем это с малым уклоном русла, небольшим объемом стока и формированием однотипного донного субстрата. Подобные условия способствуют формированию сообществ с большим разнообразием стенобионтов, однако необходимо помнить, что зона эпитритрали

не продолжительна для большинства рек и с увеличением объема стока, многие виды вытесняются из сообществ. Минимальные значения выравненности 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

Для выявления участков рек, населенных однотипными сообществами донных беспозвоночных, и зон вдоль продольного профиля, в которых происходит смена структурно-функциональной организации сообществ, мы использовали оценку степени сходства таксономической структуры сообществ по показателям относительной плотности видов.

Для всех исследуемых нами водотоков зоны, где происходит смена структурно-функциональной организации сообществ, отмечены для районов перехода от кренальных участков к ритралам рек (приложение 12). Так, для водотоков Северного Алтая выделены сходные по таксономической структуре сообщества для верховий каждой реки: Ануй (А1, А2), Песчаная (П1, П2, П3), Сараса, Сема (участок С1) и Черга. Для водотоков Западного Саяна выделение кренальной зоны в структуре сообществ зафиксированы также для всех водотоков (приложение 12 Е, Ж, З, И). Степень сходства сообществ, выделяемых в кренальную группу, с другими сообществами меняется от 0,18 до 0,24 для населения макробеспозвоночных Северного Алтая и от 0,14 до 0,45 — для Западного Саяна. Кроме того, стоит отметить обособление гипоритральных сообществ для р. Песчаная при высокой степени сходства друг с другом и низкой — с другими сообществами — индекс сходства равен 0,8 и 0,16 соответственно, и р. Кебеж, где гипоритральное сообщество имеет крайне низкую степень сходства с сообществами вышележащих участков. Следовательно, для населения макрозообентоса горных водотоков основные изменения в таксономической структуре сообщества происходят при переходе из зоны кренали в зону эпиритрала рек, причем кренальные сообщества верховьев одной реки могут быть

как однотипны – с высокой степенью сходства ( $A_1$ ,  $A_2$ ), так и существенно отличаться друг от друга ( $K_1$ ,  $K_2$ ). Мы полагаем, что подобные сообщества формируются особым набором видов, способных населять именно холодноводную креналь. И для каждого конкретного участка кренали соотношение видов из этого набора определяется локальными абиотическими характеристиками местообитания. Поскольку для данной речной зоны характерна частая смена таких параметров, как уклон русла, тип субстрата, то именно это, на наш взгляд, и определяет обособленность сообществ верховий рек в целом и сообщества различных участков кренали в частности.

## **6.2. Варианты сообществ Западного Саяна**

На дендрограмме (Рисунок 6.1), построенной методом попарной кластеризации по матрице сходства ФТГ, рассчитанной по Брью–Кертису для распределения индексов А (см. Раздел 3.1), выделяется семь вариантов сообществ донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна. Именно такое разбиение кластеров поддерживается значением коэффициента кофенетической корреляции 0,82, демонстрирующего уровень достоверности графического отражения степени сходства. Значимая поддержка (то есть выше 50 %) такого распределения сообществ по кластерам выявляется только для разветвлений на верхних уровнях. В связи с этим для оценки обоснованности объединения сообществ был также использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена (приложение 13). Полученные оценки в целом подтверждают полученные объединения, хотя в ряде случаев (поскольку расчет индекса Брея-Кертиса и показателей ранговой корреляции основан на разных принципах) есть заметные несовпадения. Но в целом картина объединения основных вариантов сообществ устойчива.

Четыре варианта — это сообщества верховьев рек (Рисунок 6.2, А, Б). Два (5 и 6-й) — сообщества метаритрали и гипоритрали водотоков. Наконец, седьмой вариант — гипоритральное сообщество р. Таштып в зоне повышенной антропогенной нагрузки.

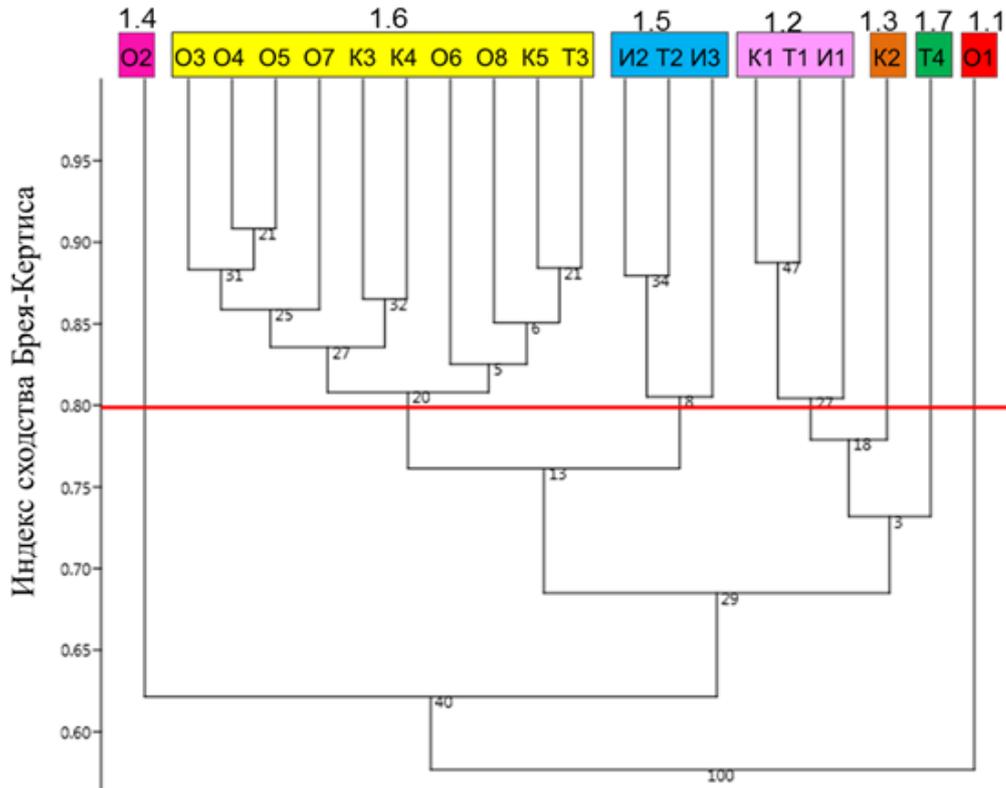


Рисунок 6.1. Варианты сообществ донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна (индекс сходства Брея-Кертиса, попарная кластеризация).

### 6.2.1. Сообщества кренали

**Вариант 1.1** характеризует население макробеспозвоночных высокогорного реокрена — сообщество участка O1 (Рисунок 6.2, А). Реокрен Оны является автохтонной системой, скорость течения относительно небольшая — 0,47 м/с, расход воды составляет 0,22 м<sup>3</sup>/с. Дно уложено крупными камнями и валунами. Представлены следующие функциональные трофические группы — измельчители, фильтраторы, собиратели детритофаги, хищники хвататели и активные соскребатели, использующие в пищу активно развивающиеся водорослевые сообщества. Последняя группа наиболее разнообразна (Рисунок 6.3, А).



Рисунок 6.2 Стации сообществ верховьев рек: А – вариант 1.1, Б – вариант 1.2.

**Вариант 1.2** объединяет реокрены рр. Кебеж (К1), Иджим (И1) и Таштып (Т1) (Рисунок 6.3, Б). Участки К1 и Т1 характеризуются относительно невысокой скоростью течения при небольшом расходе воды (см. приложение 5).

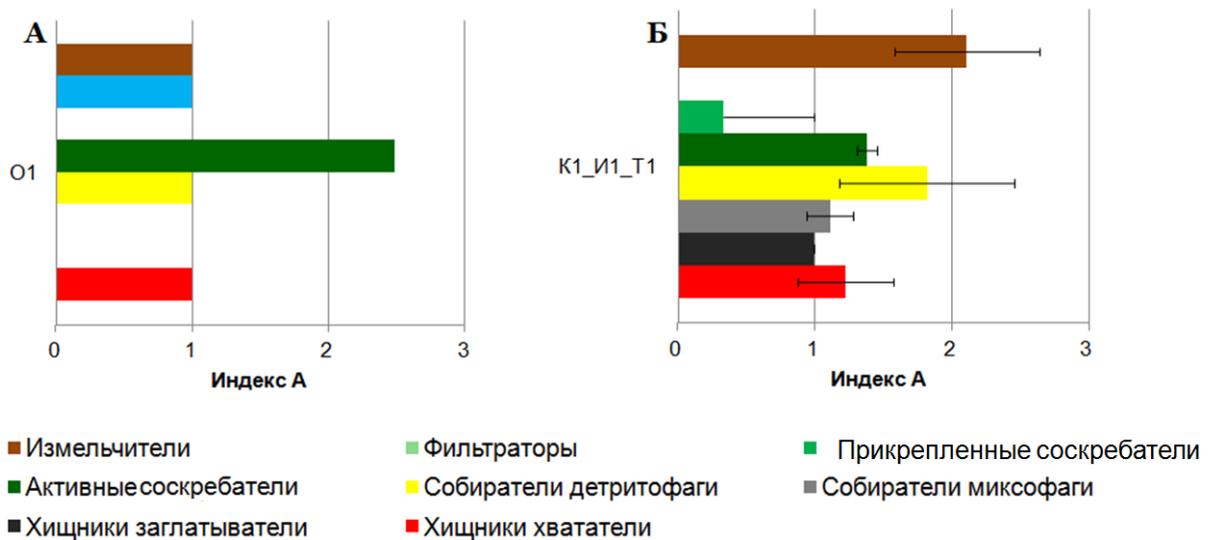


Рисунок 6.3. Структурно-функциональная организация сообществ донных беспозвоночных кренали рек Западного Саяна: А – вариант 1.1, Б – вариант 1.2.

Преобладает аллохтонная продукция, смываемая с берегов. Органические частицы преимущественно крупных размеров, поскольку это верховья рек и поток еще не успевает измельчить попадающий в него детритный материал. Для участка И1 также характерно преобладание аллохтонной продукции, невысокая скорость течения, мозаично представлены разные типы субстратов дна, в том числе и

песчаный. Перечисленные особенности стадий способствуют развитию на таких участках следующих ФТГ донных беспозвоночных — собиратели миксофаги, хищники заглатыватели, хищники хвататели, прикрепленные соскребатели, активно перемещающиеся соскребатели, собиратели детритофаги и измельчители. Для двух последних групп характерны самые высокие значения индекса А. Мы полагаем, это связано с обилием аллохтонного вещества за переработку которого две последние группы являются «ответственными».

**Вариант 1.3** выделен для реокрена р. Кебеж (К2). С увеличением скорости течения и расхода воды (см. приложение 5) в структуру сообщества встраивается группа фильтраторов (Рисунок 6.4, А), представленная несколькими видами из семейства Simuliidae. Однако крупные элементы донного субстрата (крупный неокатанный галечник, валуны) формируют микростации, в которых накапливается детрит. Именно благодаря этому группа измельчители в данном варианте очень разнообразна. Другие группы макробеспозвоночных — активные соскребатели, собиратели миксофаги, хищники хвататели и хищники заглатыватели представлены каждая одним видом. Группа собиратели включает несколько видов из семейств Baetidae и Gammaridae.

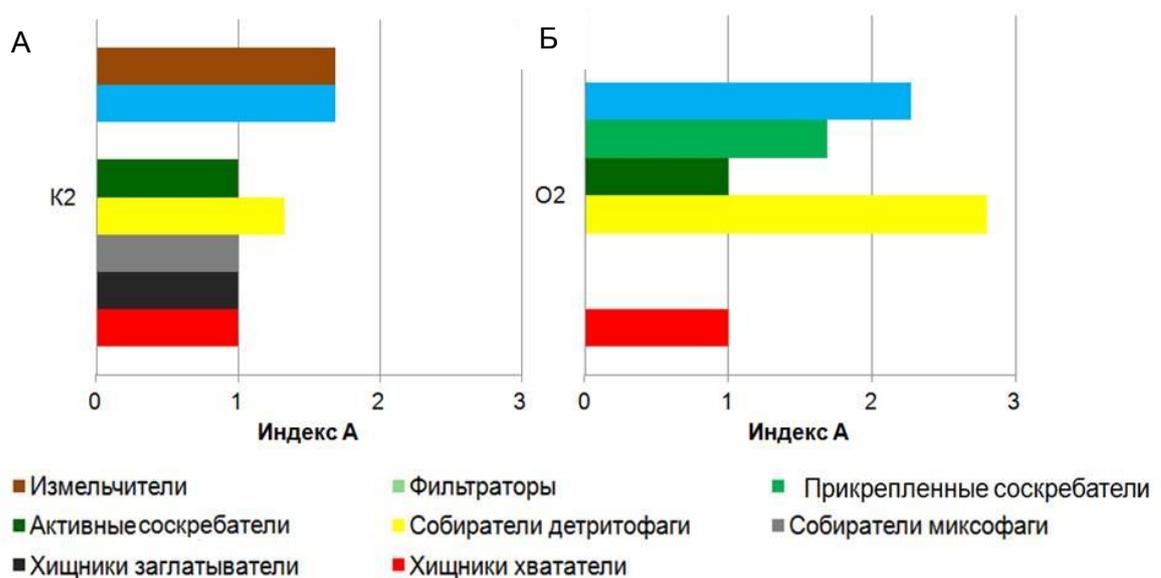


Рисунок 6.4. Структура типичных сообществ донных беспозвоночных верховьев рек Западного Саяна: А — вариант 1.3, Б — вариант 1.4.

**Вариант 1.4** представлен сообществом высокогорной эфиритрали (участок О2) (см. рисунок 6.4, Б), характеризующейся небольшим расходом воды при высокой ее скорости (см. приложение 5). В системе присутствует как избыток аллохтонного вещества, переносимого потоком, так и органическое вещество автохтонного происхождения, поскольку в эфиритрали р. Она протекает по сухим высокогорным лугам. В структуре сообщества представлены фильтраторы (семейство Simuliidae), хищники хвататели, прикрепленные и активные соскребаатели и собиратели детритофаги.

### 6.2.2. Сообщества метаритрали

**Вариант 1.5.** Подобные сообщества донных беспозвоночных заселяют метаритраль водотоков, а именно участки И2, И3, Т2, расположенные под пологом леса (Рисунок 6.5, А). В системах преобладает аллохтонное вещество. Расход воды на данных участках варьируется от 1,28 до 5,62 м<sup>3</sup>/с, скорость воды — от 0,51 до 0,64 м/с. Дно составляет галька разных размеров, встречаются песчаные участки. Представлены все ФТГ (Рисунок 6.6, А). Для группы измельчители характерно максимальное значение индекса А, поскольку именно такие виды участвуют в переработке крупных частиц аллохтонного вещества, смытого с берегов и осажденного между крупными элементами субстрата. Фильтраторы представлены как первой подгруппой (Simuliidae), так и второй (семейства Hydropsychidae, Brachycentridae). Группа активных соскребаателей в каждом сообществе представлена всего одним видом. Группа малоподвижных соскребаателей включает по несколько видов, однако значение индекса А не превышает 1,5.

Собиратели детритофаги представлены различными семействами, в каждом из которых для данного типа сообществ зарегистрировано лишь по несколько видов. Группы собирателей миксофагов и хищников заглатывателей мало разнообразны, вероятно, потому что содержание растворенного кислорода сравнительно мало — 8,5–9,3 мг/л — и недостаточно для массового развития

представители семейств Perlodidae (собиратели) и Planariidae (хищники). Группа хищников хватателей представлена видами из семейства Rhyacophilidae.

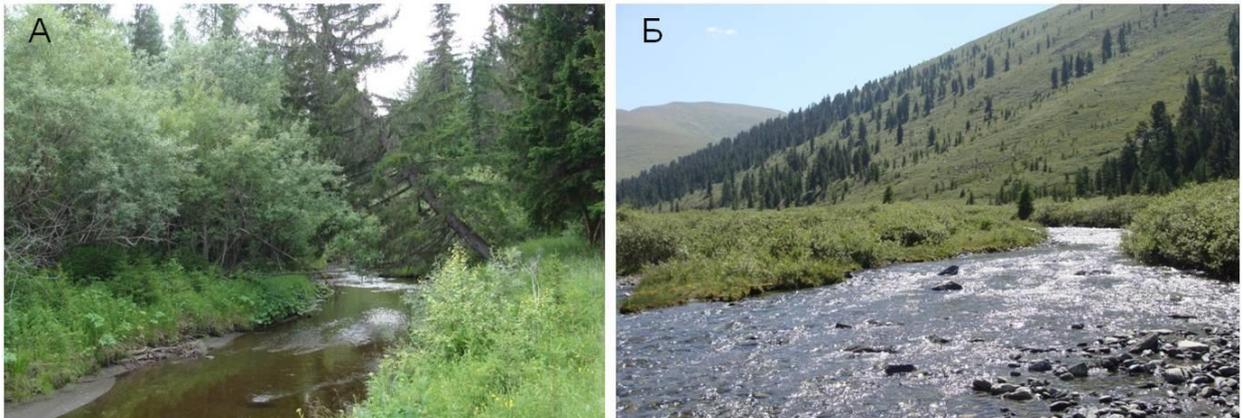


Рисунок. 6.5 Местообитания типичных сообществ метаритрали: А — вариант 1.5, Б — вариант 1.6.

**Вариант 1.6** характерен для участков, где река протекает по открытому пространству, прибрежные фитоценозы степные или же луговые (см. Рисунок 6.5,Б). Скорость течения сильно варьируется — от 0,51 до 1,26 м/с, так же как и расход воды — от 0,66 до 12 м<sup>3</sup>/с. Дно водотоков сложено различного размера окатанной галькой, развиты водорослевые обрастания. Структура сообществ в значительной степени похожа на таковую варианта 1.5 (Рисунок 6.6, Б). Велика степень разнообразия группы измельчители. Фильтраторы представлены двумя подгруппами, преобладает, однако, первая (личинки мошек). Поскольку переносимый детрит измельчается потоком, формируются мелкие частицы органического вещества, на потреблении которых и специализируются личинки этих двукрылых. В группе собиратели детритофаги широко представлено семейство Baetidae, что не было характерно для варианта 1.5. Группа собирателей миксофагов (веснянки Perlodidae) в рассматриваемом варианте сообществ более разнообразна, что объясняется более высокими значениями концентраций растворенного в воде кислорода (10,3–12,7 мг/л). Группа хищников заглатывателей мало разнообразна. Группа хищников хватателей включает только представителей семейства Rhyacophilidae.

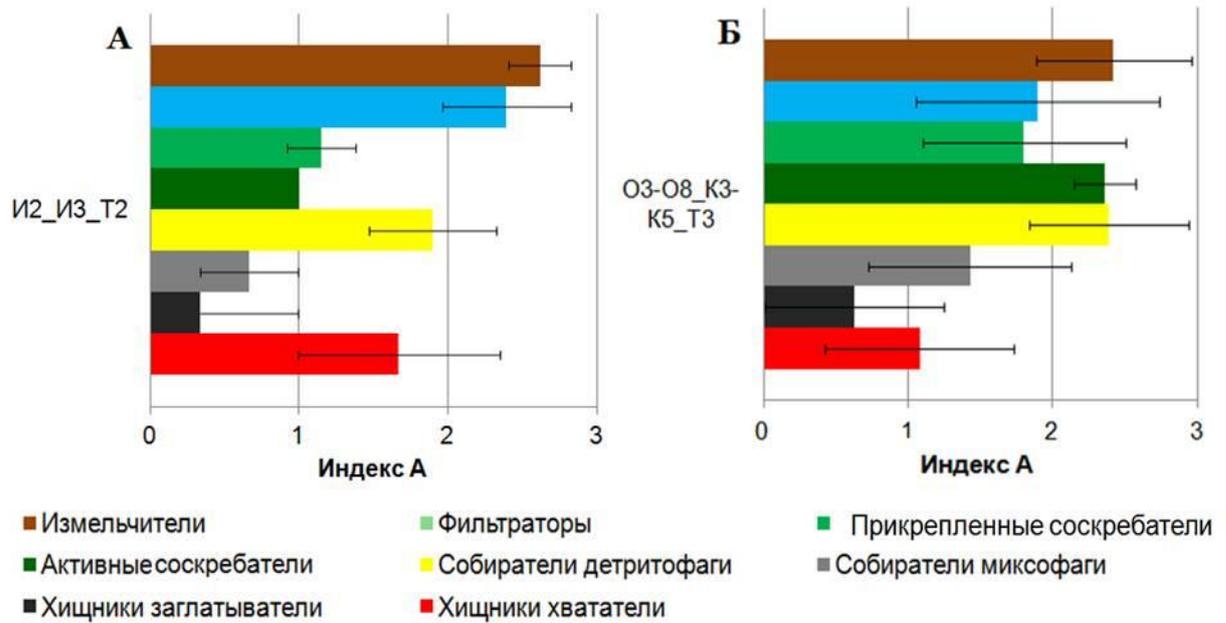


Рисунок 6.6 Структура типичных сообществ донных беспозвоночных метаритрали и гипоритрали рек Западного Саяна: А — вариант 1.5, Б — вариант 1.6.

### 6.2.3. Сообщества гипоритрали

**Вариант 1.7.** В него входит сообщество макробеспозвоночных участка Т4 (Рисунок 6.7, А). Данная станция характеризуется большим расходом воды ( $15,4 \text{ м}^3/\text{с}$ ) (Рисунок 6.7, Б). Дно реки песчаное с участками мелкой гальки, температура воды в период наблюдений составляет  $14,8^\circ\text{C}$ . Среди ФТГ представлены измельчители, активные и малоподвижные соскребатели, собиратели, хищники заглатыватели и хищники хвататели.

В видовом составе сообщества появляются типично потомальные виды — *Erpobdella octoculata*, Разнообразие в сообществе относительно низкое, индекс разнообразия Шеннона составляет 2,4.

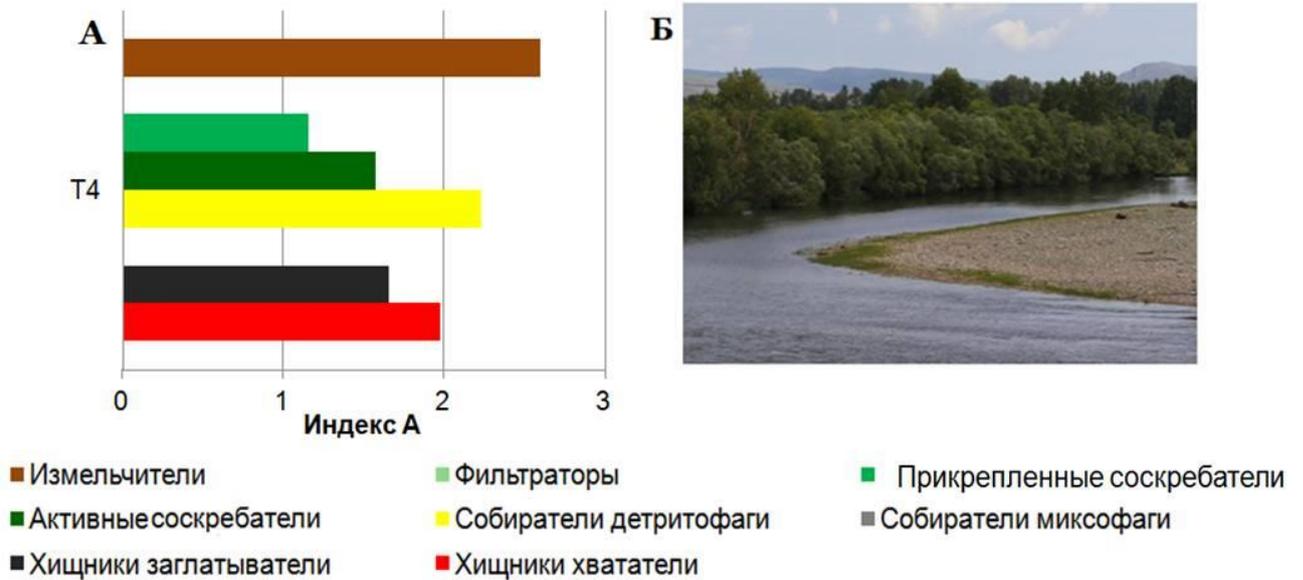


Рисунок 6.7 Структура и станция типичного сообщества донных беспозвоночных гипоритрали рек Западного Саяна: А — вариант 1.7, Б — соответствующий участок Т4.

Пространственно-структурная организация населения донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна представлена на рисунке 6.8. Особенно заметен высокий уровень дифференциации населения донных беспозвоночных верховьев рек: хорошо обособлены два варианта высокогорных кренальных сообществ, один — среднегорных кренальных и один — сообществ эпиритрали. По нашему мнению, подобное многообразие населения связано с варьированием геоморфологических параметров от водотока к водотоку, которая, в свою очередь, определяется высотой расположения, формой рельефа и типом прибрежных экосистем. 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 соскребателей. Сообщества гипоритрали, описанные для водотоков Западного Саяна, характеризуются отсутствием таких групп, как собиратели миксофаги (типично реофильные виды) и фильтраторы. Мы объясняем это большими значениями

расхода воды и характером грунтов (песчаные, с мозаично расположенными участками мелкой гальки).

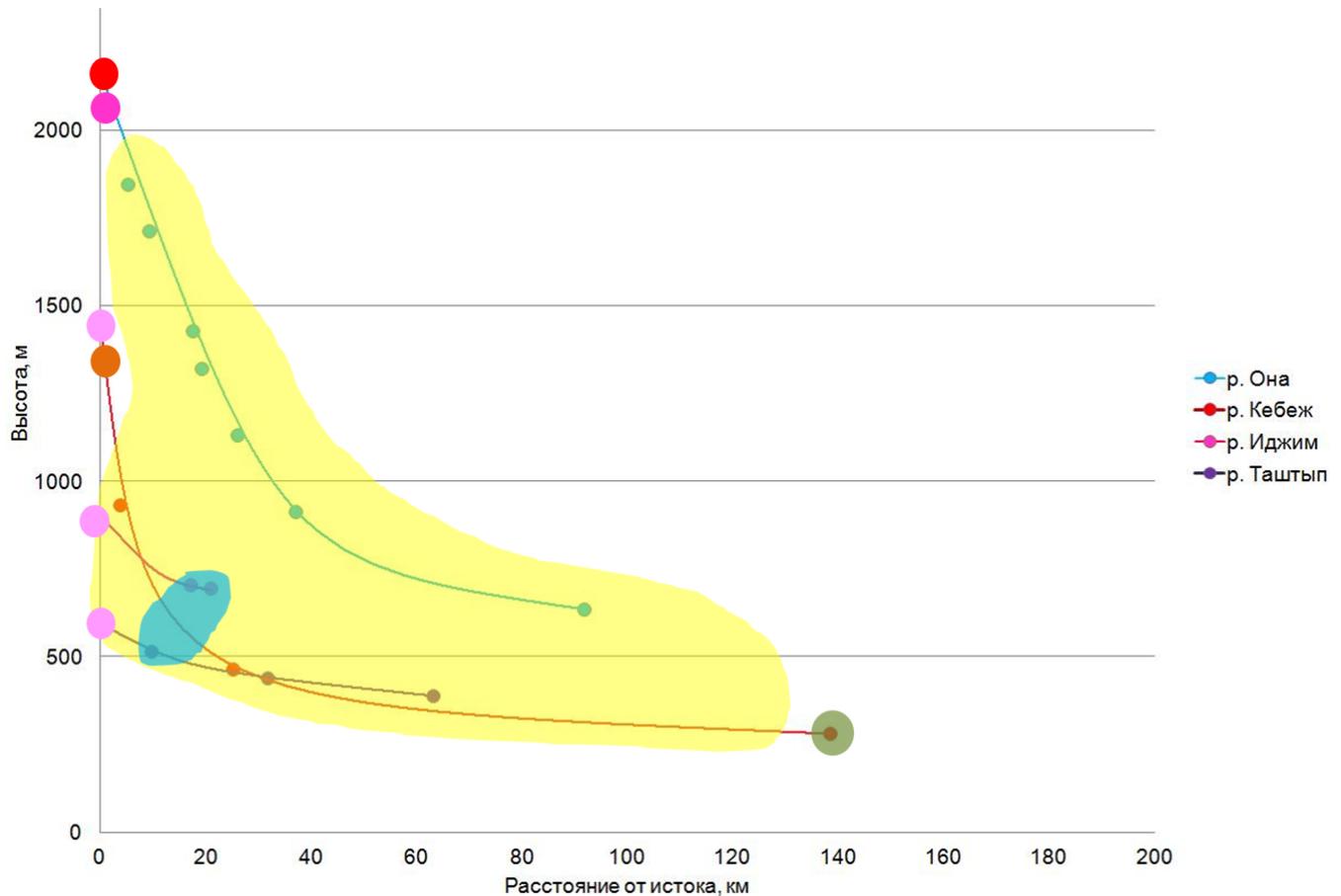


Рисунок 6.8. Пространственная организация населения донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна. Распределение вариантов сообществ: алый — 1.1; розовый — 1.2; черный — 1.3; серый — 1.4; зеленый — 1.5; желтый — 1.6; коричневый — 1.7.

### 6.3. Варианты сообществ Северного Алтая

Для населения донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая, используя тот же подход (приложение 14), выделено четыре варианта сообществ (Рисунок 6.9) (коэффициент конформетической корреляции — 0,81): два — для верховьев рек, один — метаритрали и один вариант — гипоритральных сообществ.

### 6.3.1. Сообщества кренали

**Вариант 2.1.** населяет реокрены Северного Алтая (участок С1). Верховья р. Сема образуют типичный реокрен (см. Рисунок 6.10, А): дно водотока сложено крупной галькой, расход воды небольшой ( $0,11 \text{ м}^3/\text{с}$ ). Температура воды не превышает  $7,0^\circ\text{C}$ . Русло реки расположено под пологом кедрово-лиственничного леса. В системе представлено преимущественно аллохтонное органическое вещество. Структуру образуют следующие группы: измельчители, фильтраторы (*Brachycentridae*), собиратели детритофаги (*Baetidae*), собиратели миксофаги (*Elmidae*), хищники хвататели (*Rhyacophilidae*) (Рисунок 6.11, А).

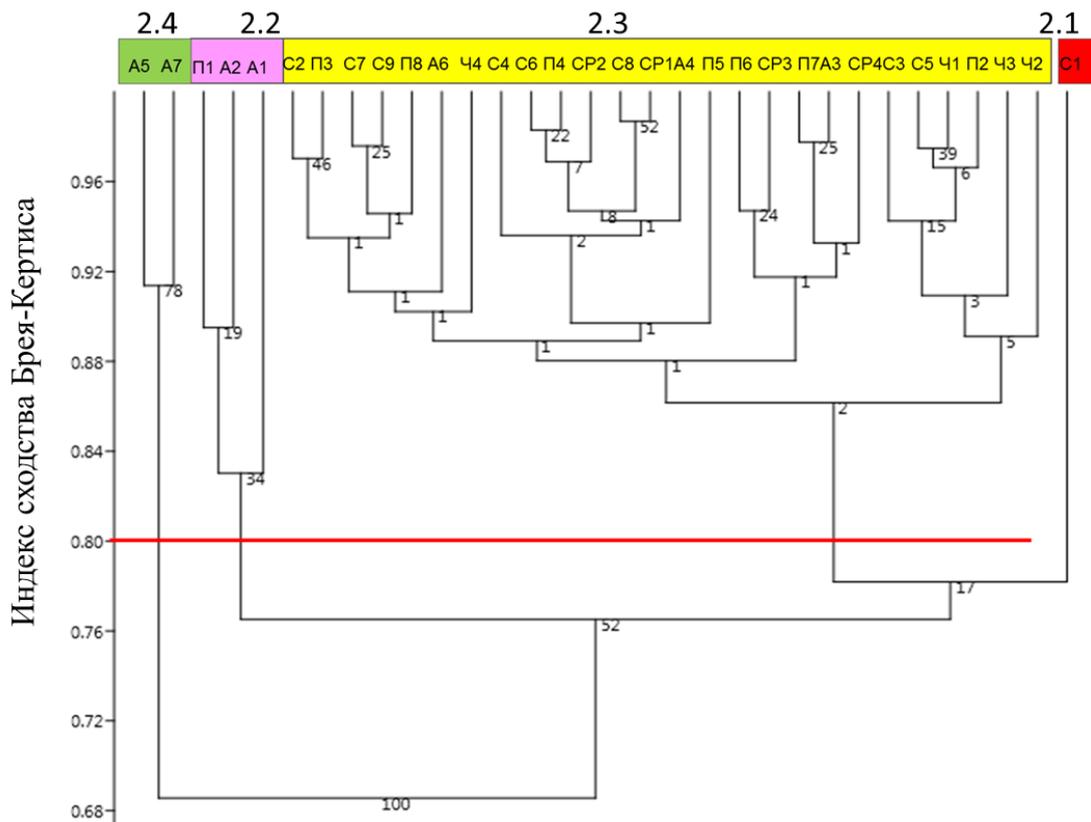


Рисунок 6.9 Варианты сообществ донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая (индекс сходства Брея-Кертиса, попарная кластеризация).

**Вариант 2.2.** Сюда мы относим сообщество лимнокрена р. Ануй, сообщества участков П1 и А2 (рисунок 6.10. Б). Для них характерен малый уклон русла, каменистое дно, скорость течения воды варьируется от  $0,2$  до  $0,3 \text{ м/с}$ ,

расход воды от 0,01 (участок П1) до 0,43 (участок А2) (см. приложение 5). Температура воды очень низкая — от 5,0 до 10,0°C. 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 заглатыватели (Рисунок 6.11, Б).



Рисунок 6.10. Типовые местообитания сообществ донных беспозвоночных: А – вариант 2.1; Б – вариант 2.2; В – вариант 2.3; Г – вариант 2.4.

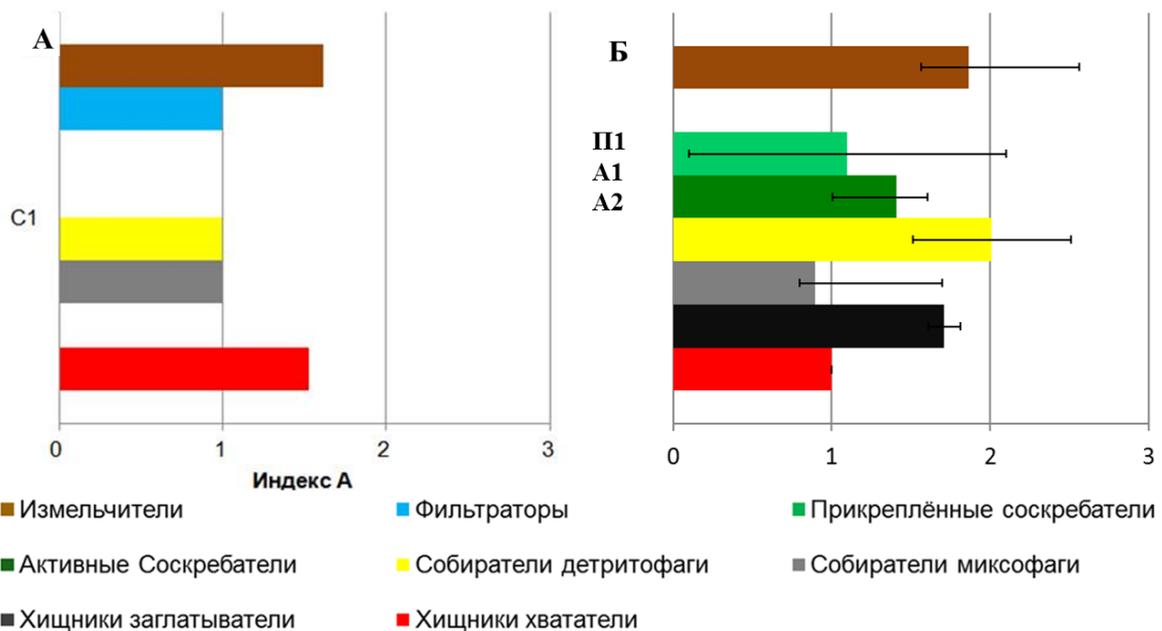


Рисунок 6.11 Структура типичных сообществ донных беспозвоночных кренали рек Северного Алтая: А — вариант 2.1, Б — вариант 2.2.

### 6.3.2. Сообщества эфиритрали и метаритрали

**Вариант 2.3.** объединяет сообщества эфиритрали (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. Расход воды меняется от 0,25 до 2,56 м<sup>3</sup>/с, скорость течения сравнительно велика — от 0,35 до 15,0 м/с и более, высокой степенью затененности русла и обилием аллохтонной органики, как переносимой потоком, так и поступающей из прибрежных экосистем (см. рисунок 6.10, В). Участки водотоков расположены в зоне лиственных и смешанных лесов (см. рисунок 6.10, В). Представлены все ФТГ. Наиболее разнообразны измельчители и собиратели детритофаги. (Рисунок 6.12, А).

### 6.3.3. Сообщества гипоритрали

**Вариант 2.4.** К нему относятся сообщества потомали и метаритрали с антропогенной нагрузкой (см. рисунок 6.10, Г), заселяющие участки с каменистыми грунтами и макрофитами (участки А5 и А7). Участок А5, вероятно, населен бентосным сообществом с упрощенной структурой из-за наличия антропогенной нагрузки. Расход воды варьируется от 19,0 до 37,0 м<sup>3</sup>/с, температура воды относительно высокая и составляет 15,0 ± 2,0°С. Структура сообщества крайне бедная, представлены группы измельчителей, фильтраторов, активных соскребателей и хищников хватателей (Рисунок 6.12, Б).

Таким образом, пространственная организация выделенных вариантов населения макрозообентоса водотоков Северного Алтая представлена на рисунке 6.13. 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

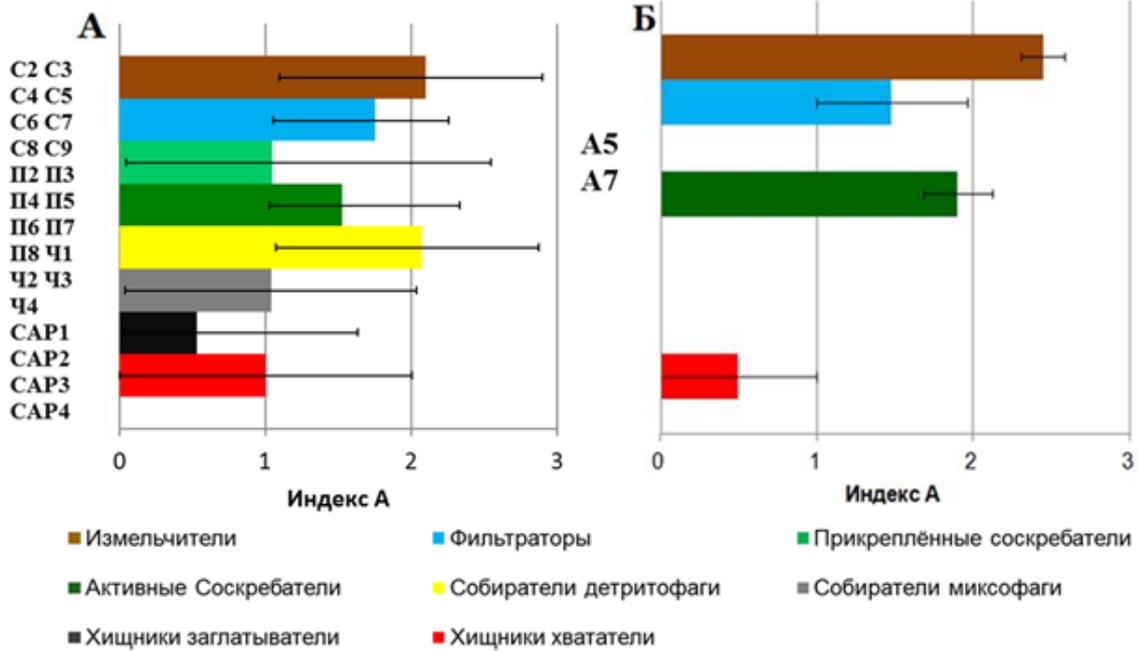


Рисунок 6.12 Структура типичных сообществ донных беспозвоночных метаритрали и гипоритрали рек Северного Алтая: А — вариант 2.3, Б — вариант 2.4.

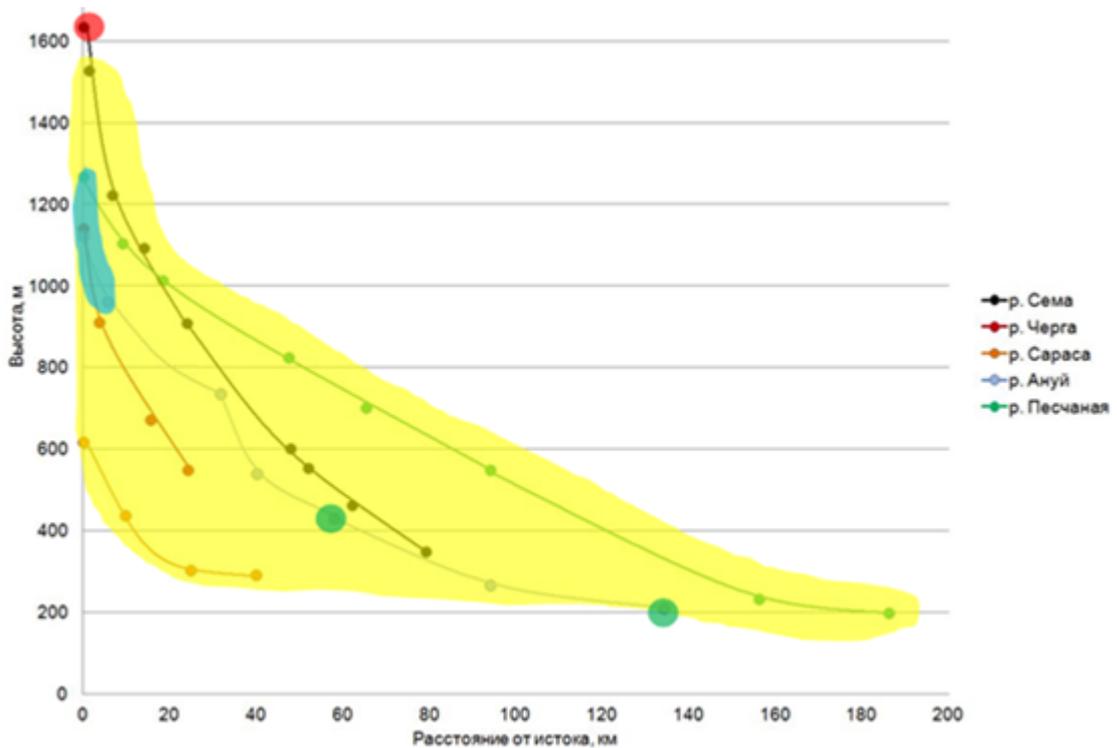


Рисунок 6.13. Пространственная организация населения донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая. Распределение вариантов сообществ: красный — 2.1; голубой — 2.2; желтый — 2.3; зеленый — 2.4.

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 соскребатели и хищники заглатыватели.

#### **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. Явственно по их структурно-функциональной организации отделяются кренальные зоны рек. Так, верхняя – субальпийская зона, представлена несколькими типами кренальных сообществ и эфиритральными сообществами, характеризующихся, как правило, малым количеством ФТГ и невысокими значениями индекса разнообразия таксономической структуры сообществ. Стоит отметить, что для донного населения верховий рек Западного Саяна и Северного Алтая выявляется всего два варианта сообществ, сходных по своей структуре: вариант 2.2 и вариант 1.3. Такие варианты характерны для верховий рек с небольшим уклоном русла и относительно небольшой скоростью течения (приложение 5). На подобных участках встречаются представители всех ФТГ, кроме фильтраторов. Наиболее разнообразны группы собирателей и детритофагов измельчителей, представители которых питаются преимущественно осевшими на дно пищевыми частицами аллохтонного происхождения. Всего для верховий рек южных окраин Алтае-Саянской горной системы можно выделить пять типов сообществ донных беспозвоночных (Таблица 6.1)

Структура остальных вариантов сообществ кренали и эфиритрали рек Северного Алтая и Западного Саяна существенно различается (см. разделы 6.2 и 6.3). Таким образом, для каждой горной системы формируются оригинальные

варианты населения донных беспозвоночных кренальных и эпиритральных участков рек.

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.

Таблица 6.1

## Структура сообществ донных беспозвоночных кренали рек

Тип	Вариант	ФТГ с максимальным значением А	Интервал значений индекса Шеннона (по относительно й видовой плотности)	Отсутствующая группа	Зона реки
А	1.1	Активные соскребатели	2,01	Измельчители детитофаги, хищники заглатыватели, прикрепленные соскребатели	Высокогорный реокрен с малым уклоном русла
В	1.3	Измельчители детритофаги, фильтраторы	1,7	Прикрепленные соскребатели	Высокогорный реокрен с большим уклоном русла

С	1.4	Собиратели детритофаги, измельчители детритофаги	2,5	Хищники- хвататели, собиратели миксофаги	Высокогорная эпиритраль
Д	2.1	Измельчители детритофаги хищники хвататели	1,63	Соскребатели ативные и прикрепленные	Высокогорный реокрен
Е	1.2	Детритофаги собиратели Детритофаги измельчители	2,1-2,3	Фильтраторы	Среднегорный реокрен
	2.2	Детритофаги собиратели детритофаги измельчители	1,9-2,3	Фильтраторы	Высокогорный лимнокрен, реокрен с малым уклоном русла

Ниже локализован тип Н 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 (Н1) и затененных участков русла (Н2). Структура метаритральных сообществ бентоса Западного Саяна и Северного Алтая в значительной мере сходна (таблица 6.2).

Изменчивость структуры сообществ беспозвоночных зафиксирована для таких ФТГ, как активные и прикрепленные соскребатели, что в свою очередь определяется степенью затененности водотоков. Следовательно, для рек северных окраин Алтае-Саянской горной страны характерен один тип сообществ метаритали, в состав которого входят два подтипа — сообщества открытых участков рек (где активно развиваются альгообрастания на субстратах) и сообщества участков, находящихся под пологом леса (где преобладает аллохтонная продукция).

Таблица 6.2

## Структура сообществ донных беспозвоночных метаритрали рек

Тип	Вариант	ФТГ с максимальным значением А	Интервал значений индекса Шеннона (по относительной видовой плотности)	Зона реки
F1	1.5, 2.3	Измельчители детритофаги Собиратели детритофаги Активные соскребатели	2,5-2,7; 1,93-2,89	Метаритраль открытых участков русла и разреженного смешанного леса
F2	1.6	Измельчители детритофаги, собиратели детритофаги, фильтраторы, хищники хвататели	2,5-3,2	Метаритраль затененных участков

Равнинная зона представлена гипоритральными сообществами исследованных рек (типы сообществ I и J). Для них отмечены средние значения степени видового разнообразия и исчезновение из структуры сообществ некоторых ФТГ (Таблица 6.3).

Таблица 6.3

## Структура сообществ макрозообентоса гипоритрали рек

Тип	Вариант	ФТГ с максимальным значением А	Интервал значений индекса Шеннона (по относительной видовой плотности)	Отсутствующая группа
G	2.6	Измельчители детритофаги, собиратели детритофаги, активные соскребатели	2,1-2,4	Прикрепленные соскребатели, собиратели детритофаги, миксофаги, хищники заглатыватели
H	1.7	Измельчители детритофаги Собиратели детритофаги	2,4	Фильтраторы, собиратели миксофаги

Так, для гипоритрального типа сообществ Западного Саяна не отмечены группы фильтраторы и собиратели миксофаги, а для Северного Алтая — собиратели детритофаги, собиратели миксофаги, хищники заглатыватели и прикрепленные соскребатели. Исчезновение из структуры сообществ собирателей миксофагов можно объяснить потребностью представителей данной группы в

высоком содержании растворенного в воде кислорода, которое к гипоритрали рек существенно снижается (см. приложение 5).

Хотя структура сообществ беспозвоночных гипоритрали является обедненной, различия между структурно-функциональной организацией сообществ гипоритрали Западного Саяна и Северного Алтая велики. С нашей точки зрения, это определяется большей степенью антропогенной нагрузки на реки Северного Алтая в целом, что отражается как в исчезновении большего числа ФТГ из сообществ, так и значительном снижении степени разнообразия таксономического состава.

Проведенный анализ показывает, что для населения донных беспозвоночных водотоков гор северно-западной окраины Алтае-Саянской горной страны выделяется восемь типов сообществ, распределение которых показано на схеме (Рисунок 6.14).

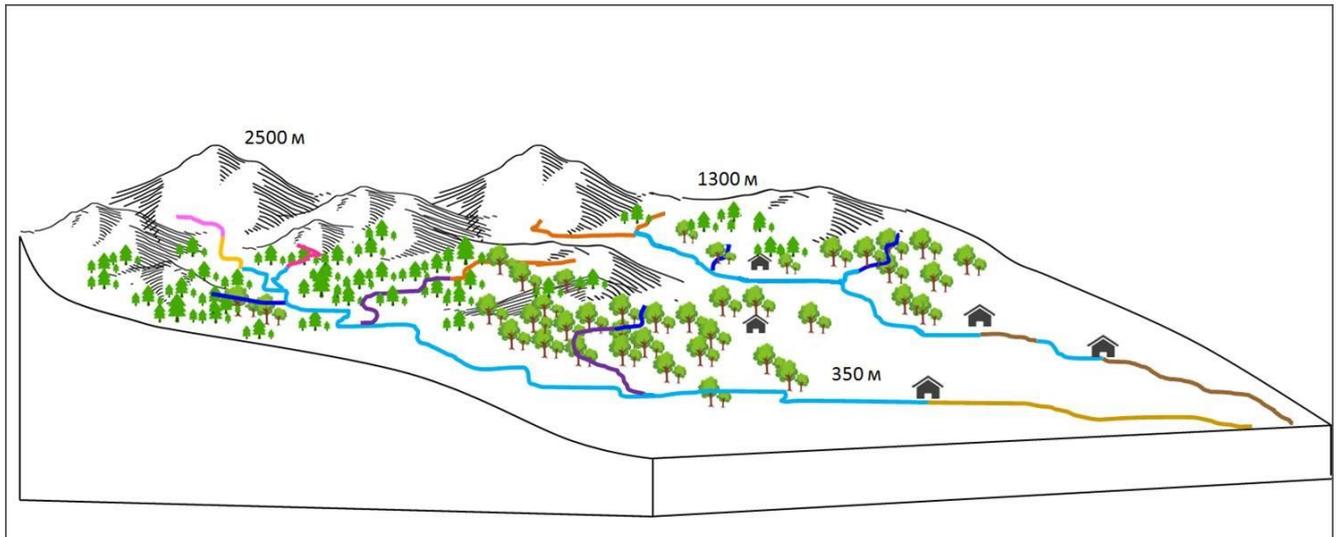


Рисунок 6.14. Схема пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных гор Алтае-Саянской горной страны. Типы сообществ донных беспозвоночных, населяющие зоны рек: розовый цвет — тип А; оранжевый — тип В; красный — тип С; черный — тип D; синий — тип Е; голубой — подтип F1; фиолетовый — подтип F2; коричневый — тип G; горчичный — тип H (см. Таблицы 6.1–6.3).

Зону верховий населяет пять типов сообществ: А — высокогорных автохтонных реокренов; В — высокогорных аллохтонных реокренов; С — высокогорная эфиритраль; D — высокогорных реокренов со смешанным типом экосистем, Е – 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 эфиритрали. 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): 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) эпитритали и метаритритали, свойственные станциям 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 подпопье 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 гипоритральных сообществ со средними значениями разнообразия и неполным набором функциональных групп.

**Перечень используемых сокращений**

- A1 — первый участок отбора проб реки Ануй  
A2 — второй участок отбора проб реки Ануй  
A3 — третий участок отбора проб реки Ануй  
A4 — четвертый участок отбора проб реки Ануй  
A5 — пятый участок отбора проб реки Ануй  
A6 — шестой участок отбора проб реки Ануй  
A7 — седьмой участок отбора проб реки Ануй  
В — водоросли  
Вал — валуны  
Д — суммарное дыхание экосистемы  
ЗФП — зона функциональных процессов  
ИЛ — илистый грунт  
И1 — первый участок отбора проб реки Иджим  
И2 — второй участок отбора проб реки Иджим  
И3 — третий участок отбора проб реки Иджим  
К1 — первый участок отбора проб реки Кебеж  
К2 — второй участок отбора проб реки Кебеж  
К3 — третий участок отбора проб реки Кебеж  
К4 — четвертый участок отбора проб реки Кебеж  
К5 — пятый участок отбора проб реки Кебеж  
К — каменистый грунт  
КГ — крупная галька  
КРК — концепция речного континуума  
КЧОВ — крупные частицы органического вещества  
М — макрофиты

МГ — мелкая галька

МГЭС — малые гидроэлектростанции

МЧОВ — мелкие частицы органического вещества

О1 — первый участок отбора проб реки Она

О2 — второй участок отбора проб реки Она

О3 — третий участок отбора проб реки Она

О4 — четвертый участок отбора проб реки Она

О5 — пятый участок отбора проб реки Она

О6 — шестой участок отбора проб реки Она

О7 — седьмой участок отбора проб реки Она

О8 — первый участок отбора проб реки Она

П — суммарная продукция экосистем

Пес — песчаный грунт

П1 — первый участок отбора проб реки Песчаная

П2 — второй участок отбора проб реки Песчаная

П3 — третий участок отбора проб реки Песчаная

П4 — четвертый участок отбора проб реки Песчаная

П5 — пятый участок отбора проб реки Песчаная

П6 — шестой участок отбора проб реки Песчаная

П7 — седьмой участок отбора проб реки Песчаная

П8 — восьмой участок отбора проб реки Песчаная

ПЧ — пищевые частицы

СрГ — средняя галька

С1 — первый участок отбора проб реки Сема

С2 — второй участок отбора проб реки Сема

С3 — третий участок отбора проб реки Сема

С4 — четвертый участок отбора проб реки Сема

С5 — пятый участок отбора проб реки Сема

- С6 — шестой участок отбора проб реки Сема  
С7 — седьмой участок отбора проб реки Сема  
С8 — восьмой участок отбора проб реки Сема  
С9 — девятый участок отбора проб реки Сема  
Сар1 — первый участок отбора проб реки Сараса  
Сар2 — второй участок отбора проб реки Сараса  
Сар3 — третий участок отбора проб реки Сараса  
Сар4 — четвертый участок отбора проб реки Сараса  
Т1 — первый участок отбора проб реки Таштып  
Т2 — второй участок отбора проб реки Таштып  
Т3 — третий участок отбора проб реки Таштып  
Т4 — четвертый участок отбора проб реки Таштып  
УМЧОВ — ультрамелкие частицы органического вещества  
ФТГ — функциональные трофические группы  
Ч1 — первый участок отбора проб реки Таштып  
Ч2 — второй участок отбора проб реки Таштып  
Ч3 — третий участок отбора проб реки Таштып  
Ч4 — четвертый участок отбора проб реки Черга  
А — модифицированный индекс Шеннона  
F — трофическая функциональная группа фильтраторы  
H — индекс Шеннона  
Q — расход воды в водотоке  
V — скорость течения  
W — площадь живого сечения потока

### Список литературы

1. Андрианова А.В., Апонасенко А.Д., Макарская Г.В., Пономарева Ю.А. Комплексная оценка состояния экосистемы малой горной реки в районе строительства железнодорожной магистрали // Вестник КрасГАУ. — 2013. — Вып. 8. — С. 97–103.
2. Акимова Т.А., Злобина Т.И., Полунина О.Е. Достопримечательности Горного Алтая. Барнаул: Пять плюс, 2008. 232с.
3. Алекин О. А. Основы гидрохимии. — Л.: Гидрометеиздат, 1953. — 232 с.
4. Алексеевский Н.И., Гончаров А.В., Крылов А.В. Признаки подобия водотоков по условиям формирования и трансформации экосистем малых рек // Фундаментальные исследования взаимодействия суши, океана и атмосферы: Мат. конф. — М.: МаксПресс, 2002. — С. 201–202.
5. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 150 с.
6. Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиологический журн. — 1990. — Т. 26. — № 6. — С. 3–12.
7. Алтае-Саянская горная область. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. 116 с.
8. Андреева А.А. Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Хакасия в 2011 году» // Абакан. — 2012. — 126 с.
9. Батурина Н.С. Ручейники (Trichoptera) водотоков Северного Алтая: видовой состав и структура сообществ // Амурский зоологический журнал. — 2011а. — Т. 3 (1). — С. 46–51.
10. Батурина Н.С. Веснянки (Plecoptera) водотоков Северного Алтая: видовой состав и структура сообществ // Евразийский энтомологический журнал. — 2011б. — Т. 10, № 2. — С. 131–135.

11. Батурина Н.С. Видовой состав поденок (Ephemeroptera) водотоков северного Алтая // Вестник Новосибирского государственного университета. – 2012. – Т. 10, вып. 2. – С. 72–78.
12. Батурина Н.С., Сергеев М.Г. Макрозообентос (ракообразные и мекоптероидные насекомые) лесостепного Приобья: справочник-определитель (электронное учебное пособие) // Режим доступа: [http://fen.nsu.ru/posob/bentos/WEB/index\\_01.html](http://fen.nsu.ru/posob/bentos/WEB/index_01.html) (дата обращения: 20.12.2014).
13. Безматерных Д.М. Зообентос притоков Верхней Оби // Ползуновский вестник. – 2004. – № 2. – С. 66–69.
14. Безматерных Д.М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири (аналит. обзор) / Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук; Ин-т вод. и экол. проблем. — Новосибирск, 2007. — 87 с.
15. Безматерных Д.М. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби. – Барнаул, 2008. – 186 с.
16. Бекетов М.А. Новые сведения о поденках (Ephemeroptera) Юго–Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. – 2004. – № 3. – С. 25–27.
17. Бекетов М.А. Видовой состав насекомых водотоков Северо–Восточного Алтая: поденки, ручейники и веснянки (Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera) // Евразийский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, вып. 2. – С. 101–105.
18. Белоцкий К.Н., Рулева С.Н., Чалов Р.С., Шенберг Н.В. Водный режим реки и руслоформирующие расходы воды // Русловые процессы на реках Алтайского края. Масштаб 1:100000. Минск: картографическая фабрика, 1991.
19. Беркович К.М. Русловые процессы на реках в сфере влияния водохранилищ. – М.: Географический факультет МГУ, 2012. — 163 с.
20. Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.
21. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник Дальневосточного отделения РАН. – 1995. – № 3. – С. 51–61.

22. Большая Советская Энциклопедия. URL. <http://bse.sci-lib.com/> (дата обращения 27.06.2014).
23. Бродский К.А. Горный поток Тянь-Шаня. Эколого-фаунистический очерк. — Л.: Наука, 1976. — 244 с.
24. Броцкая В.А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИРО. — 1939. — Т. 4. — С. 3–150.
25. Буренина Т.А., Федотова Е.В. Роль горных лесов в формировании стока рек северного макросклона Западного Саяна // Материалы Международной научно-практической конференции: «Сохранение и воспроизводство лесов как важного средообразующего, климаторегулирующего фактора». — Бишкек. 2011. — С. 18–23.
26. Важнов А.Н. Гидрология рек: учебник для вузов по специальности "География" — М.: Изд-во МГУ, 1976. — 339 с.
27. Вшивкова Т.С. Продольное распределение зообентоса ритрали реки Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. — Владивосток, 1988. — С. 76–85.
28. Геологическая карта Алтайского края // [Интернет страница Федерального государственного унитарного предприятия «Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского» (ФГУП «ВСЕГЕИ»)]. URL: [http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/altaysky\\_kray/index.php](http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/altaysky_kray/index.php) (дата обращения: 12.08.2012)
29. Геологическая карта Красноярского края // [Интернет страница Федерального государственного унитарного предприятия «Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского» (ФГУП «ВСЕГЕИ»)]. Режим доступа: [http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/krasnoyarsky\\_kray/index.php](http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/krasnoyarsky_kray/index.php) (дата обращения: 12.08.2012)
30. Геологическая карта Республика Алтай // [Интернет страница Федерального государственного унитарного предприятия «Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского» (ФГУП

- «ВСЕГЕИ»)]. Режим доступа: <http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/altay/index.php> (дата обращения: 12.08.2012)
31. Геологическая карта Республики Хакассия // [Интернет страница Федерального государственного унитарного предприятия «Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского» (ФГУП «ВСЕГЕИ»)]. Режим доступа: <http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/khakasiya/index.php> (дата обращения: 12.08.2012)
32. Глущенко Л.А., Дубовская О.П., Иванова Е.А., Шулепина С.П., Зуев И.В., Агеев А.В. Гидробиологический очерк некоторых озер горного хребта Ергаки (Западный Саян) // *Journal of Siberian Federal University. Biology* 3. — 2009. — 2. — С. 355–378.
33. Гольд З.Г., Глущенко Л.А., Морозова И.И., Шулепина (Тропина) С.П., Шадрин И. А. Анализ качества вод по химическим и биологическим показателям: пример классификации показателей для водной системы ручей Черемушный – река Енисей // *Водные ресурсы*. — 2003. — Т. 30, № 3. — С. 335–345.
34. Гольд З.Г., Глущенко Л.А., Морозова И.И., Шулепина С.П., Шадрин И.А., Глазков А.Е. Качество воды реки Кача по биологическим (перифитон, макрозообентос, биотестирование) и химическим дескрипторам // *Вестник КрасГУ*. — 2005. — С. 137–146.
35. Гольд З.Г., Шулепина С.П. и др. Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод: монография / под ред. акад. А.Ф. Алимова, д-ра биол. наук М.Б. Ивановой; отв. за вып. проф. З.Г. Гольд. — Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2008. — 538 с.
36. Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат. — 1984. — Т. 1 — Вып. 10. — 492 с.
37. Давыдова М.И. Алтайско-Саянская горная страна // *Физическая география СССР*. — М.: Просвещение, 1966. — С. 554–593.

38. Демин А.Г. Динамика и строение эрозионной сети Алтайского региона. – Новосибирск: НГУ, 1993. — 145 с.
39. Евстигнеев В.М. Речной сток и гидрологические расчеты. – М.: Изд-во МГУ, 1990. — 303 с.
40. Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора – М.: Учпедгиз, 1961. – 598 с.
41. Жильцова Л.А. Фауна России и сопредельных стран. Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognatha. — СПб.: Наука, 2003. — 538 с.
42. Заика В.В. Атлас–определитель водных беспозвоночных Тувы и Западной Монголии. Ч. I. Поденки – Insecta, Ectognatha, Ephemeroptera. – Кызыл: ТуВИКОПР СО РАН, 2000а. – 60 с.
43. Заика В.В. Атлас–определитель водных беспозвоночных Тувы и Западной Монголии. Ч. II. Веснянки – Insecta, Ectognatha, Plecoptera. – Кызыл: ТуВИКОПР СО РАН, 2000б. – 40 с.
44. Заика В.В. Веснянки (Insecta , Plecoptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразийский энтомологический журнал. – 2009. – Т. 8, вып. 2. – С. 238–242.
45. Заика В.В. Фауна и население амфибионтных насекомых (Insecta Ectognatha: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Odonata) водных потоков Алтае-Саянской горной области»: дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук. / Заика Валентин Викторович; [Нац. исслед. Том. гос. ун-т]. – Томск, 2012. – 386 с.
46. Запекина–Дулькейт Ю.И. Веснянки Северо–Восточного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. – Томск, 1955. – С. 30–38.
47. Запекина–Дулькейт Ю.И. Три новых вида веснянок из Горного Алтая и Саян // Энтомологическое обозрение. – 1960. – Т. XXXIX, вып. 3. – С. 667–671.
48. Запекина–Дулькейт Ю.И., Дулькейт Г.Д. Фауна веснянок (Plecoptera, Insecta) и их роль в природе водоемов Сибири // Вопросы экологии. Труды государственного заповедника «Столбы». – Красноярск, 1980. – С. 53–90.

49. Зацепин В. И., Зенкевич Л. А., Филатова З. А. Материалы по количественному учету донной фауны литорали Кольского залива // Труды Государственного океанографического института. — 1948. — Вып. 6. — С. 13–54.
50. Израэль Ю.А., Груза Г.В., Катцов В.М., Мелешко В.П. Изменения глобального климата. Роль антропогенных воздействий // Метеорология и гидрология. М.: ИЦ "Метеорология и гидрология". — 2001. — №5. — С. 7-19.
51. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. К вопросу о континууме и квантованности растительного покрова // Ботанический журнал. — 1985. — № 7. — С. 885–896.
52. Караушев А.В. Речная гидравлика. Л.: Гидрометеиздат, 1969. — 418 с.
53. Ковешников М.И. Пространственное распределение зообентоса в водотоках бассейна р. Бия (Алтай) // Биология внутренних вод. — 2010. — № 3. — С. 66–74.
54. Комлев А.М. Формирование стока в бассейне р. Катунь: (Горный Алтай). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. — 1966. — 147 с.
55. Константинов А.С. Общая гидробиология. — 4-е изд. — М.: Высш. шк., 1986. — 472 с.
56. Короновский Н.В. Геология: учебник для экологических специальностей вузов. — 3-е изд., стер. — М.: Издательский центр «Академия». — 2006. — 448 с.
57. Корытный Л.М. Бассейновая концепция в природопользовании. — Иркутск, 2001. — 163 с.
58. Кухарева П. Исследования макрозообентоса реки Большие Уры [Электронный ресурс]. — 2013. Режим доступа: <http://efa.xost.ru/sciense/theses/6.php> (дата обращения: 15.11.2014).
59. Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь». — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. — С. 126–158.
60. Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И, Тесленко В.А. и др. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. — Владивосток: ДВО РАН, 1989. — С. 74–111.
61. Леонтьев О.К., Рычагов Г.И. Общая геоморфология. — М.: Высшая школа, 1988. — 319 с.

62. Лепнева С.Г. К изучению донной фауны Верхней Оби // Учен. зап. Гос. гидрол. ин-та. – 1930. – Т. 3. – С. 121–194.
63. Лепнева С.Г. Фауна СССР. Ручейники. Личинки и куколки подотряда Цельнощупиковых (*Integrilalpia*). – М.–Л.: Наука, 1966а. – Том II, вып. 2. – 563 с.
64. Лепнева С.Г. Фауна СССР. Ручейники. Личинки и куколки подотряда Кольчатощупиковых (*Annulilalpia*). – М.–Л.: Наука – 1966б. – Том II, вып. 1. – 550 с.
65. Липина Н.Н. К фауне Chironomidae бассейна р. Оби // Изв. Гос. Гидрол. ин-та. – 1926. – С. 17.
66. Львович М.И. Вода и жизнь. М.: Наука. – 1986. — 254 с.
67. Макаrenchенко Е.А., Руднева Л.В. Обзор хирономид (Diptera, Chironomidae) Горного Алтая // Животный мир Алтае–Саянской горной страны: Материалы региональной конференции зоологов Сибири. – Горно–Алтайск: Изд-во Горно-Алтайского ун-та, 1994. – С. 82.
68. Маккавеев Н.И., Чалов Р.С. Руслловые процессы. – М.: Изд-во МГУ, 1986. 263 с.
69. Маринин А.М., Самойлова Г.С. Физическая география Горного Алтая. Барнаул, 1987. – 110 с.
70. Маринин А.М., Барышников Г.Я., Лузгин Б. Н., Модина Т.Д. Алтай. Республика Алтай. Природно-ресурсный потенциал. — Горно-Алтайск, 2005. – 336 с.
71. Мартынов А. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентосных животных // Русский зоологический журнал. – 1929. – Т. 9. – С. 3.
72. Мартынов А. Фауны Amphipoda Телецкого озера и ее происхождение // Тр. Гос. Гидрол. института. – 1930. – С. 29.
73. Мисейко Г. Н., Ковешников М.И. К фауне ручейников Горного Алтая // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. – Томск. – 1998. – С. 291–292.

74. Михайлов В. Н., Добровольский А. Д., Добролюбов С. А. Гидрология: учебник для вузов по географическим специальностям. – М.: Высшая школа, 2005. – 463 с.
75. Модина Т. Д. Климат Горного Алтая // Вопросы географии Горного Алтая. Барнаульский педагогический институт. – 1976. – С. 34–48.
76. Модина Т. Д. Климаты Республики Алтай. – Новосибирск: изд. НГПУ, 1997. – 177 с.
77. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. – 741 с.
78. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные / Под ред. С. Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 1994. – Т. 1. – 400 с.
79. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные / Под ред. С. Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 1995. – Т. 2. – 630 с.
80. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные. Низшие насекомые / Под ред. С. Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 1997. – Т. 3. – 442 с.
81. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые. Двукрылые / Под ред. С. Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 1999. – Т. 4. – 998 с.
82. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. С. Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 2001. – Т. 5. – 836 с.
83. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски, Полихеты, Немертины. – СПб.: Наука, 2004. – Т. 6. – 528 с.
84. Орографическая карта Алтае-Саянского экорегиона // [Интернет страница музея археологии, этнографии и экологии Сибири]. URL: <http://museum.kemsu.ru/asoro.html> (дата обращения: 23.06.2013).

85. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука, 1982. — 288 с.
86. Петкевич А.Н., Иоганзен Б.Г. Перспективы рыбного хозяйства Верхней Оби в связи с гидростроительством // Изв. Всесоюз. НИИ озерного и рыбного хозяйства. — 1958. — Т. 44. — С. 5–27.
87. Петрожицкая Л. В., Родькина В. И. Структура сообществ и пространственное распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках бассейна р. Абакан // Сибирский экологический журнал. — 2002. — Т. 3. — С. 371–376.
88. Петрожицкая Л.В., Родькина В.И. Видовой состав и распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках Юго–Восточного Алтая // Зоологический журнал. — 2007. — Т. 86, № 7. — С. 831–838.
89. Петрожицкая Л.В., Родькина В.И. Пространственное распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в бассейне горной реки Сема Северного Алтая // Биология внутренних вод. — 2009. — № 1. — С. 36–44.
90. Петрожицкая Л.В., Родькина В.И., Заика В.В. Распределение амфибиотических насекомых различных трофических групп в горных и степных реках Западной Тувы // Биология внутренних вод. — 2010. — № 2. — С. 27–35.
91. Попова О.В. 2008. К экологии донных сообществ малых водотоков Алтая на примере р. Черга, р. Сема и их притоков. URL. <http://e-lib.gasu.ru/konf/biodiversity/2008/1/41.pdf> (дата обращения: 24.02.2010).
92. Природные условия и естественные ресурсы СССР (Западная Сибирь). — Москва: Издательство Академии наук, 1963. — 488 с.
93. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 15. Алтай и Западная Сибирь. Вып. 1. Горный Алтай и Верхний Иртыш / Под ред. В. В. Зееберг. — Л.: Гидрометеиздат, 1966. — 216 с.
94. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 16. Ангаро-Енисейский район. Вып. 1. Енисей / Под ред. Г. С. Карабаева. — Л.: Гидрометеиздат, 1967. — 823 с.
95. Романова Г.П. К изучению зоопланктона и зообентоса верхнего течения реки Оби // Труды Томского гос. университета. — 1963. — Т. 152. — С. 117–125.

96. Рубцов И. А. Краткий определитель кровососущих мошек фауны СССР: определитель. — М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 228 с.
97. Руднева Л.В. Зообентос горных водотоков бассейна Верхней Оби. Автореф. дисс... канд. биол. наук. — Красноярск, 1995. — 24 с.
98. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. — СПб: Гидрометеиздат, 1992. — 320 с.
99. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / В.А. Абакумов и др. — СПб.: Гидрометеиздат, 1992. — 240 с.
100. Русловые процессы на реках Алтайского региона / под ред. Р.С. Чалова. — М., 1996. — 244 с.
101. Самойлова Г.С. Типы ландшафтов гор Южной Сибири. — М.: Изд-во МГУ, 1973. — 55 с.
102. Самойлова Г.С. Ландшафтная структура физико-географических регионов Горного Алтая // Ландшафтоведение (теория и практика). Вопросы географии. — М.: Мысль, 1982. — С. 154–164.
103. Семенов В.А. Ресурсы поверхностных вод гор России и сопредельных территорий. — Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2007. — 147 с.
104. Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. Типы лесов Южной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1980. — 336 с.
105. Соколов А.А. Гидрография СССР. — Л.: Гидрометеиздат, 1952. — 287 с.
106. Соколова Е.М. Термический режим рек СССР. — Л., 1951. — 116 с.
107. Тесленко В.А. Веснянки (Plecoptera) в экосистемах рек Дальнего Востока России (фауна, биология, экология). Автореф. докт. дис. — Владивосток, 2006. — 43 с.
108. Тесленко В.А. Фауна и распределение веснянок (Insecta, Plecoptera) в бассейне реки Зея // Пресноводные экосистемы реки Амур. — Владивосток: Дальнаука, 2008. — С. 151–171.

109. Тесленко В.А., Базова Н.В., Матафонов Д.В. Веснянки (Insecta, Plecoptera) восточных притоков озера Байкал // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 3. – С. 331–340.
110. Тесленко В.А., Холин С.К. Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрали р. Кедровая (юг Дальнего Востока России) // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. – 2005. – Вып. 3. – С. 106–112.
111. Чертопруд М.В., Песков К.В. Географические параллели организации литореофильных сообществ малых рек Восточной Европы и Северной Азии // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64, вып. 1. – С. 78–87.
112. Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Пространственная структура сообщества литореофильного макрозообентоса (на примере ручья в Московской области) // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65, вып. 6. – С. 480–489.
113. Шарыпов Р. С. Структурная характеристика макрозообентоса озера Маранкуль // Молодежь и наука: Сборник материалов VI Всероссийской научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых [Электронный ресурс]. — Красноярск: Сибирский федеральный ун-т, 2011. — URL: <http://conf.sfu-kras.ru/sites/mn2010/section9.html>, свободный.
114. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
115. Шулепина С.П. Оценка качества воды глубоководного Красноярского водохранилища по донным беспозвоночным // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы Международной конференции. — Новосибирск: «Агрос». — 2008.— С.363–366.
116. Шулепина (Тропина) С.П.. Донные сообщества в оценке качества воды водотока (на примере ручья Черемушного) // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: материалы международной конференции 14 – 17 марта 2000г. Т. II. – Томск: Изд-во ТГУ, 2000. – С. 115.

117. Щигрева С.П. Общественные советы: роль в сохранении и развитии особо охраняемых природных территорий (на примере Алтае-Саянского экорегиона) // Всемирный фонд дикой природы (WWF), MAVA Foundation. – Красноярск, 2012. – 78 с.
118. Яныгина Л.В. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: Дис. ...д-ра биол.наук: 03.02.08. – Владивосток, 2013. – 339 с.
119. Яранцева И.В. Трофическое положение веснянок семейств Perlodidae и Perlidae в сообществах макрозообентоса водотоков Западного Саяна [Электронный ресурс] // Сборник трудов международной студенческой конференции «Ломоносов 2014». – 2014. Режим доступа: [http://Lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov\\_2014/2476/2476.pdf](http://Lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2014/2476/2476.pdf) (дата обращения: 12.09.2014).
120. Amoros C., Bornette G. Connectivity and biocomplexity in water-bodies riverine floodplains // *Freshwater Biology*. – 2002. – №. 47. – P. 761-776.
121. Benda L., Poff L.R., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pollock M., Pess G. Network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats // *BioScience*. – 2004. – № 54. – P. 413–427.
122. Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // *Ecological Monographs*. – 1957. – Vol. 27. – No. 4. – P. 326–349.
123. Climate Change 2001. The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the IPCC. Summary for Policymakers and Technical Summary. WMO/UNEP, 2001.
124. Cummins K.W. Predicting variations in energy flow through a semicontrolled lotic Ecosystem // Institute of Water Research, Michigan State University. Technical Report. – 1972. – № 19. – P. 1–21.
125. Cummins K.W. Trophic relations of aquatic insects // *Annual Review of Entomology*. – 1973. – № 18. – P.183–206.
126. Cummins K.W. Macroinvertebrates // Whitton B. (ed.) *River Ecology*. Blackwell Sci., Oxford, 1975. – P. 170–198.

127. Cummins K.W., Klug M.J. Feeding ecology of stream invertebrates // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1978. – № 10. – P. 147–172.
128. Cummins K.W. Ecology and distribution of aquatic insects / Cummins, K.W. and R.W. Merritt. *An introduction to the aquatic insects of North America*. — Dubuque, Iowa: Kendall-Hunt Publishing Company, 1984. — P. 59–65.
129. Dudgeon D. Patterns and processes in stream ecology. A synoptic review of Hong Kong running waters. — Stuttgart, 1992. — 147 p.
130. Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E., Hurley M.D. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context // *Environmental Management*. — 1986.— Vol. 10 (2). — P. 199–214.
131. Gomi T., Sidle R.C., Richardson J.S. Headwater and channel network: understanding processes and downstream linkages of headwater systems // *BioScience*. — 2002. — Vol. 52. — P. 905–906.
132. Hawkes H.A. River zonation and classification // *River Ecology*. — Oxford, UK: Blackwell Science Publishers. —1975. — P. 312–374.
133. Hynes H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. — Liverpool, England: University of Liverpool Press, 1970. — 555 p.
134. Illies J., Botosaneanu L. Problemes et methodes de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees sur tout du point de vue faunistice // *Mitteilungen Internat. Vereinigung fur Theoretische und Angevandte Limnol.* — 1963. — T. 12. — P. 1–57.
135. Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. The flood pulse concept in river-floodplain systems // *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. — 1989. — № 106. — P. 110–127.
136. Leopold L.B., Maddock T.J. Hydraulic geometry of stream channels and some physiographic implications // *U. S. Geological Survey Professional Paper*. — 1953. — № 252. — 57 p.
137. Leopold L.B., Marchand M.O. On the quantitative inventory of the Riverscape // *Water Resources Research*. — 1968. — № 4. — P.709–717.

138. Maiolini B., Bruno M.C. The River Continuum Concept revisited: lessons from the Alps // *The Water Balance of the Alps. Alpine space – man & environment.* — Innsbruck: University Press, 2007. — Vol. 3. — P. 21–30.
139. McShaffrey D. Comparative functional morphology of larval *Stenacron interpunctatum* and *Rhithrogena pellucida* (Ephemeroptera: Heptageniidae) and *Ephemerella needhami* (Ephemeroptera: Ephemerellidae) with applications in mayfly taxonomy and ecology // *Proceedings of the VII International Conference on 1992.*
140. Minshall G.W., Cummins K.W., Petersen R.C., Bruns D.A, Cushing C.E. Developments in stream ecosystem theory // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* — 1985. — № 42. — P. 1045–1055.
141. Montgomery D.R. Process domains and the river continuum // *Journal of the American Water Resources Association.* — 1999. — Vol.35 (2). — P. 397–410.
142. Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions // *Conservation Biology.* — 1998. — № 12. — P.502–515.
143. Olson D. M., Dinerstein E., Eric D., Wikramanayake N. D., Burgess, Powell G. V. N., Underwood E. C., D'amico J. A., Itoua I., Strand H. E., Morrison J. C., Loucks C. J., Allnutt T. F., Ricketts T. H., Kura Y., Lamoreux J. F., Wettengel W. W., Hedao P., Kassem K. R. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth // *BioScience.* — 2001. — Vol. 11. — P. 933–938.
144. Perry J.A., Schaeffer D.J. The longitudinal distributions of or riverine benthos: a river discontinuum? // *Hydrobiologia.*— 1987. — Vol. 148. — P. 257–268.
145. Pielou E.C. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse // *American Naturalist.* — 1966. — Vol. 100. — P. 463–465.
146. Pool G.C. Fluvial landscape ecology addressing uniqueness within the river discontinuum // *Freshwater Biol.* — 2002. — Vol. 47. — P. 641–660.
147. Ricker W.E. An ecological classification of central Ontario Streams // *Univ. Toronto Studies, Biological Series.* — 1934. — Vol. 37. — 114 p.

148. Sedel J.R., Reeves G.H., Hauer F.R., Stanford J.A., Hawkins C.P. Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems // *Environmental Management*. – 1990. – № 14. – P. 711–724.
149. Shelford V.E., Samuel E. Methods for the study of stream communities // *Ecology*. – 1929. – № 10. – P. 382–391.
150. Spellman F.R., Drinan J.E. *Stream Ecology & Self-Purification*. — Lancaster: Technomic Co. Inc, 2001. — 261 p.
151. Statzner B., Higl B. Questions and comments on the river continuum concept // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. — 1985. — Vol. 42. — P. 1038–1044.
152. Thoms M.C. Variability in riverine ecosystems // *River Research and Applications*. – 2006. – № 22. – P. 115–122.
153. Thoms M.C., Parsons M. Identifying spatial and temporal patterns in the hydrological character of the Condamine-Balonne River, Australia, using multivariate statistics // *River Research and Applications*. — 2003. — Vol. 19 (5–6). — P. 443–457.
154. Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // *River Research and Applications*. – 2006. – № 22. – P. 123–147.
155. Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D. *The Riverine Ecosystem Synthesis: Towards Conceptual Cohesiveness in River Science*. — San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 2008. –208 pp.
156. Tockner K., Baumgartner C., Schiemer F., Ward J.V. Biodiversity of a Danubian flood plain: structural, functional and compositional aspects // *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* / Gopal B., Junk W.S., Davis J.A. (eds). Leiden: Backhuys, 2000. – P.141–159.
157. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1989 – Vol. 8, № 1. – P. 36–50.

158. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The River Continuum Concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences – 1980. – Vol. 37, № 1. – P. 370–377.
159. Wallace J.B., Webster J.R., Woodall W.R. The role of filter feeders in flowing waters // Archiv für Hydrobiologie. – 1977. – №79. – P. 506–532.
160. Ward J.V., Stanford J.A. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // Dynamics of Lotic Systems / Fontaine T.D. and Bartell S. M. (eds.). — California, US: Ann Arbor Science. – 1983. – P. 29–42.
161. Webster J.R. Analysis of potassium and calcium dynamics in stream ecosystems on three southern Appalachian watersheds of contrasting vegetation: Thesis of Dissertation. Athens, Georgia, US: University of Georgia, 1975.
162. Winemiller K.O., Flecker A.S., Hoeinghaus D.J. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems // Journal of the North American Benthological Society. – 2010. – №29. — P. 84–99.

## Список иллюстративного материала

Рисунок 1.1. Выработка продольного профиля равновесия реки на различных стадиях эрозии.....	14
Рисунок 1.2. Взаимосвязь размеров водотока и экологической структуры его биоценоза .....	20
Рисунок 1.3. Общая модель распределения видового разнообразия бентоса в нетрансформированных реках (со стандартными характеристиками потока).....	22
Рисунок 1.4. Иерархия организации речной системы .....	27
Рисунок 1.5. Схематическое изображение сложной речной системы .....	28
Рисунок 1.6. Выделяемые функциональные пищевые группы относительно размера пищевых частиц и степени их доступности .....	34
Рисунок 1.7. Схема основных местообитаний ФТГ донных беспозвоночных.....	36
Рисунок 2.1. Орографическая карта Алтае-Саянского экорегиона .....	39
Рисунок 2.2. Алтае-Саянская горная страна.....	41
Рисунок 3.1. Распределение точек отбора проб вдоль продольного профиля водотоков Северного Алтая.....	56
Рисунок 3.2. Распределение точек отбора проб вдоль продольного профиля водотоков северного макросклона Западного Саяна.....	56
Рисунок 4.1. Таксономическая структура населения донных беспозвоночных исследуемых рек.....	73
Рисунок 4.2. Изменение доли фильтраторов в сообществах донных беспозвоночных в зависимости от расхода (А) и скорости течения воды (Б).....	75
Рисунок 4.3. Изменение доли фильтраторов первой подгруппы в сообществах донных беспозвоночных в зависимости от расхода (А) и скорости течения воды (Б).....	76

Рисунок 4.4. Доля фильтраторов второй подгруппы в сообществах донных беспозвоночных .....	77
Рисунок 4.5. Степень значимости уровня сходства семейств донных беспозвоночных Северного Алтая и Западного Саяна.....	81
Рисунок 4.6. Степень сходства таксономического состава ФТГ.....	83
Рисунок 5.1. Распределение сообществ по разнообразию их таксономической структуры .....	86
Рисунок 5.2. Разнообразие сообществ донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна.....	87
Рисунок 5.3. Распределение сообществ по разнообразию их таксономической структуры.....	88
Рисунок 5.4. Разнообразие сообществ донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна.....	89
Рисунок 5.5. Уровень выравненности таксономической структуры сообществ донных беспозвоночных Западного Саяна .....	92
Рисунок 5.6. Уровень выравненности таксономической структуры сообществ донных беспозвоночных Северного Алтая.....	93
Рисунок 6.1. Варианты сообществ донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна (индекс сходства Брея-Кертиса, попарная кластеризация).....	97
Рисунок 6.2 Стации сообществ верховьев рек:.....	98
Рисунок 6.3. Структурно-функциональная организация сообществ донных беспозвоночных кренали рек Западного Саяна.....	98
Рисунок 6.4. Структура типичных сообществ донных беспозвоночных верховьев рек Западного Саяна.....	99
Рисунок. 6.5. Местообитания типичных сообществ метаритрали:.....	101
Рисунок 6.6. Структура типичных сообществ донных беспозвоночных метаритрали и гипоритрали рек Западного Саяна.....	102
Рисунок 6.7. Структура и стация типичного сообщества донных беспозвоночных гипоритрали рек Западного Саяна.....	103

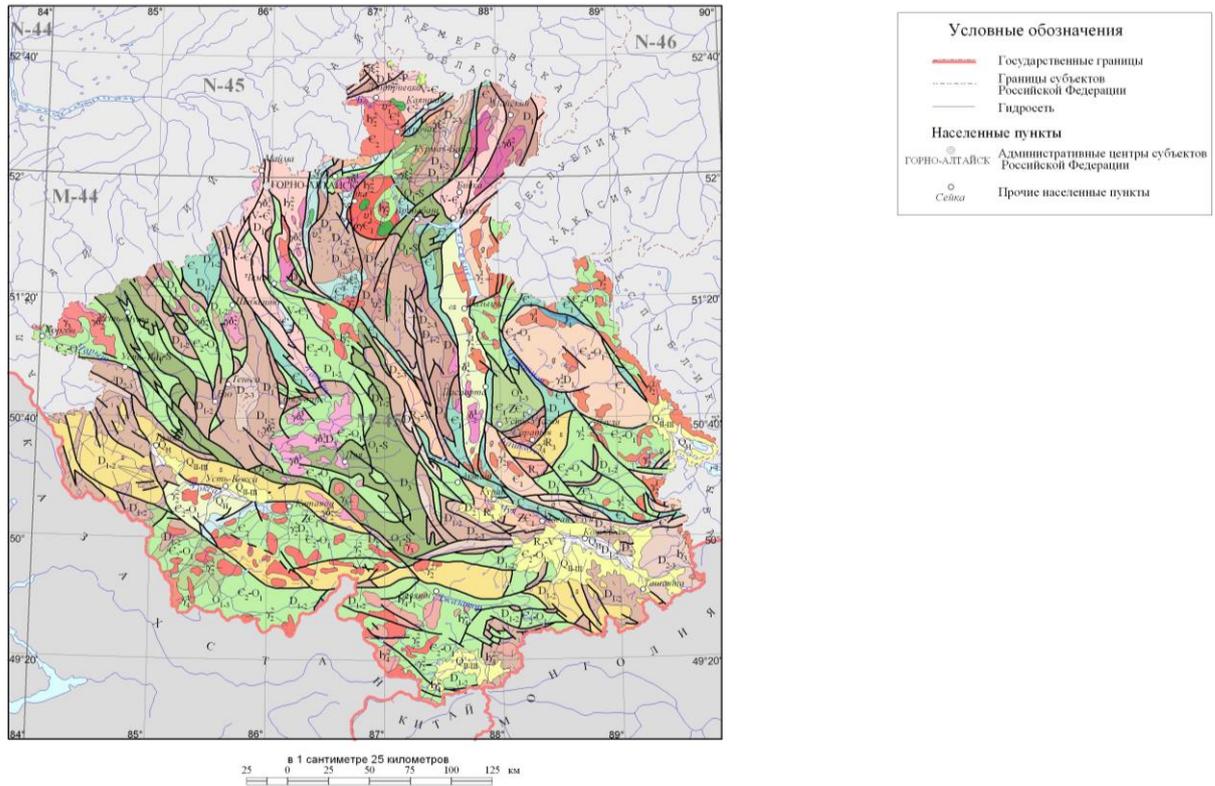
Рисунок 6.8. Пространственная организация населения донных беспозвоночных водотоков Западного Саяна. ....	104
Рисунок 6.9. Варианты сообществ донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая (индекс сходства Брея-Кертиса, попарная кластеризация).....	105
Рисунок 6.10. Типовые местообитания сообществ донных беспозвоночных.....	106
Рисунок 6.11. Структура типичных сообществ донных беспозвоночных кренали рек Северного.....	106
Рисунок 6.12 Структура типичных сообществ донных беспозвоночных метаритрали и гипоритрали рек Северного Алтая. ....	108
Рисунок 6.13. Пространственная организация населения донных беспозвоночных водотоков Северного Алтая.....	108
Рисунок 6.14. Схема пространственно-структурной организации населения донных беспозвоночных гор Алтае-Саянской горной страны.....	114



## Приложение 2

## Геологическая карта Республика Алтай

([http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/altay/10-geol\\_karta.jpg](http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/altay/10-geol_karta.jpg))



У С Л О В Н Ы Е О Б О З Н А Ч Е Н И Я К Г Е О Л О Г И Ч Е С К О Й К А Р Т Е  
Р Е С П У Б Л И К И А Л Т А Й

- Q<sub>к</sub>** Голцен. Аллювиальные отложения поймы, болотные, озерные, озерно-болотные отложения. Глина, гравий, галечники, суглинки, супесь, валуны, илы, песок, глина.
- Q<sub>к-п</sub>** Средний-верхний неоглобтоциты. Водно-ледниковые и денудационно-пролювиальные отложения. Валунники, галечники, щебень, песок, супесь, суглинки.
- К-Р** Верхний мез-палеоген. Коры выветривания. Глины, глины с дресовой жито-белые, геоскрепельные каолинит-гидрослюдастые.
- Т** Нижняя кора. Яванская свита. Песчаники, конгломераты, алевролиты, углистые аргиллиты, известняки угля.
- С** Карбон. Кызылгашская свита. Песчаники, алевролиты, конгломераты, углистые аргиллиты, прослойки и линзы известняков.
- D<sub>1</sub>** Верхний девон. Индугемская, кызылгашская серии. Конгломераты, песчаники, алевролиты, глинистые сланцы.
- D<sub>2</sub>** Средний девон. Бельгешайская свита. Песчаники, алевролиты, сланцы, конгломераты.
- D<sub>3</sub>** Нижний-средний девон. Куларский, каргоской, маркисской надгорельцы свит. Вулканы основного, кислого, реже среднего состава. Туфы, туффиты, глина песчаная, алевролиты, гравелиты, конгломераты.
- D<sub>4</sub>** Нижний девон. Камышовская, баргашская, кубовская свиты. Песчаники кварцевые и гипсоалюминат-кварцевые, алевролиты, конгломераты, редко известняки.
- O<sub>1-3</sub>** Нижний ордовик-силур. Ануковская и стреловская последовательности свит и свит. Терригенно-карбонатно-терригенные, реже карбонатные отложения, редко известняки.
- O<sub>1</sub>** Нижний-верхний ордовик. Ерэнчакская, бержиская свиты. Песчаники, алевролиты, конгломераты, редко известняки.
- Є<sub>1-2</sub>** Средний кембрий. Усть-семицкая, уюковская, огулская свиты. Вулканы основного и среднего состава, туфы, песчаники, алевролиты, известняки.
- Є<sub>1</sub>** Нижний кембрий, вейдубинский-тохойский ярусы. Олигоцен-триасовые (убинская свита) и известняково-риуваковские (тыргакская свита) отложения.
- Є<sub>2</sub>** Нижний кембрий, пламонский ярус. Сорыкская свита. Вулканы основного состава, туфы, туффиты, редко известняки.
- Є<sub>3</sub>** Нижний кембрий. Чамальская, белашская, маргаловская, эллинская свиты. Нерасчлененные вулканические, известняково-терригенные, триасовые отложения, вулканы основного состава.
- V-Є<sub>1</sub>** Ветчинский кембрий. Макеровская и сарысазская последовательности свит. Известняки, доломиты, базальты, глина и прослойки известняков и кремнистых сланцев, алевролитов, песчаников, силуритов. Казанско-сарысая последовательности свит. Вулканы основного, редко кислого состава, туфы, туффиты, конгломераты, глина черная глинистая и кремнистая сланцы.
- R<sub>1-V</sub>** Верхний рифей-венд. Баргашская свита. Известняки доломитизированные, битуминозные мраморизованные; доломиты, силуриты.
- R<sub>1</sub>** Верхний рифей. Ардыраканская, сарганская свиты. Вулканы основного состава, сланцы метаморфические хлорит-серпентитовые, редко кремнистые.

**И н т р у з и в н ы е о б р а з о в а н и я**

Мезозойские	Палеогеновые	Девонские	Кембрийские	Состав
J <sub>1</sub>	P <sub>1-3</sub>	D <sub>1-3</sub>	C <sub>1-3</sub>	
h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>		Лайкограниты, субэпидиоровые лейкограниты, алякиты
h <sub>4</sub>	h <sub>5</sub>	h <sub>6</sub>	h <sub>7</sub>	Граниты, адмалиты, миксограниты
			h <sub>8</sub>	Плеопограниты, тахалиты
			h <sub>9</sub>	Гранокориты, адмалиты, кварцевые диориты
			h <sub>10</sub>	Гранокориты, субэпидиоровые граниты
			h <sub>11</sub>	Диориты, кварцевые диориты
			h <sub>12</sub>	Габбро, габброиды, габброкориты
			h <sub>13</sub>	Ультрамафиты, пелориты, серпентиниты

**МЕТАМОРФИЧЕСКИЕ ОБРАЗОВАНИЯ**

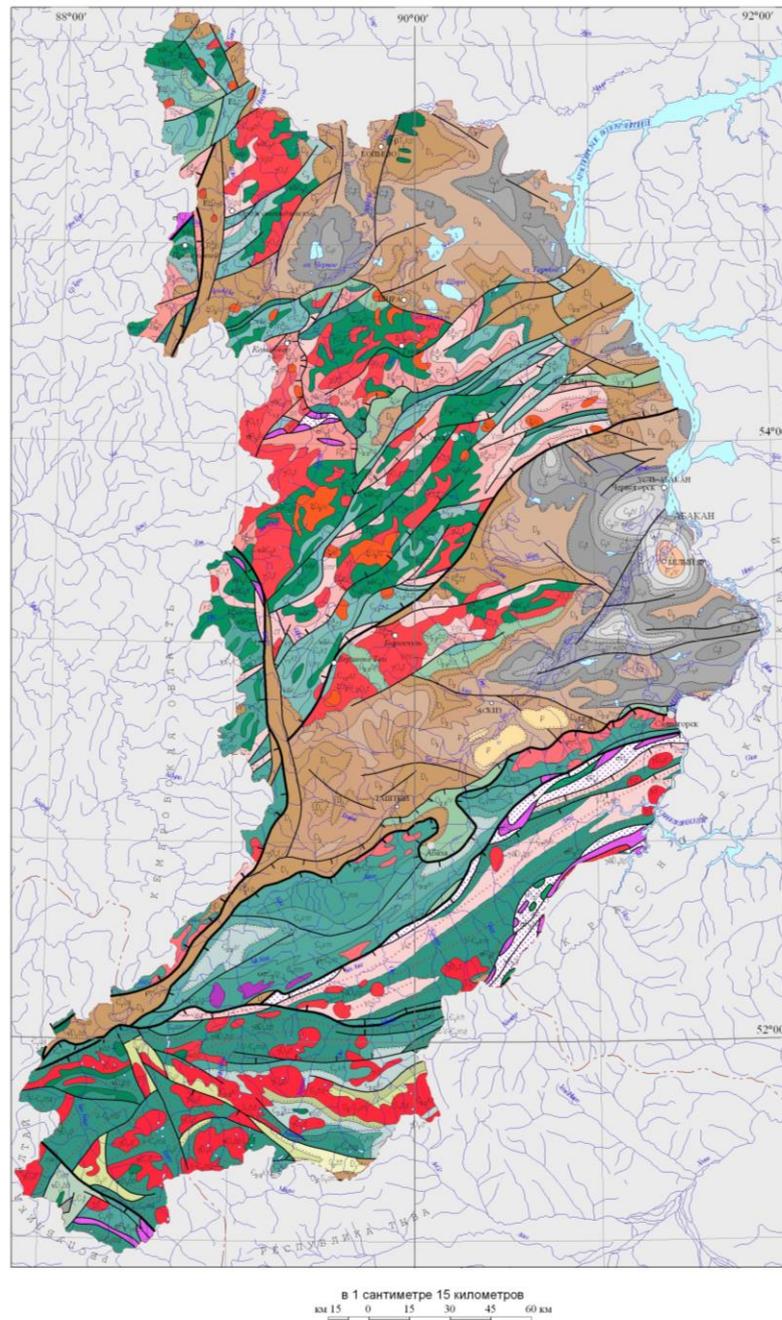
- z** Метаморфические породы позднего протерозой-раннего палеозоя. Сланцы кварцальбит-хлорит-серпентитовые металлитовые (теректинский, кокуновский комплексы).
- αв** Метаморфические породы позднего протерозой-раннего палеозоя. Сланцы хлоритовые, акидит-актинолитовые, метабазитовые (башкортуский, теректинский комплексы), иногда с гнейсами.
- α** Метаморфические породы раннего палеозоя. Амфиболиты, микалиты, гнейсы (вобанская свита).
- g** Метаморфические породы раннего-среднего палеозоя. Кристаллоосадки с корралитом, анцидритом, селенитом; гнейсы (курайский комплекс).

- L L** Вулканы основного состава
- V V** Вулканы среднего состава
- Y Y** Вулканы кислого состава
- Полонинская граница достоверная
- Фациальная граница
- Граница неоглобтогенного залегания пород
- а) б)** Разрывное нарушение достоверное / Разрывное нарушение предположаемое
- г) г)** Зона расщепления и динамометаморфизма пород

## Приложение 3

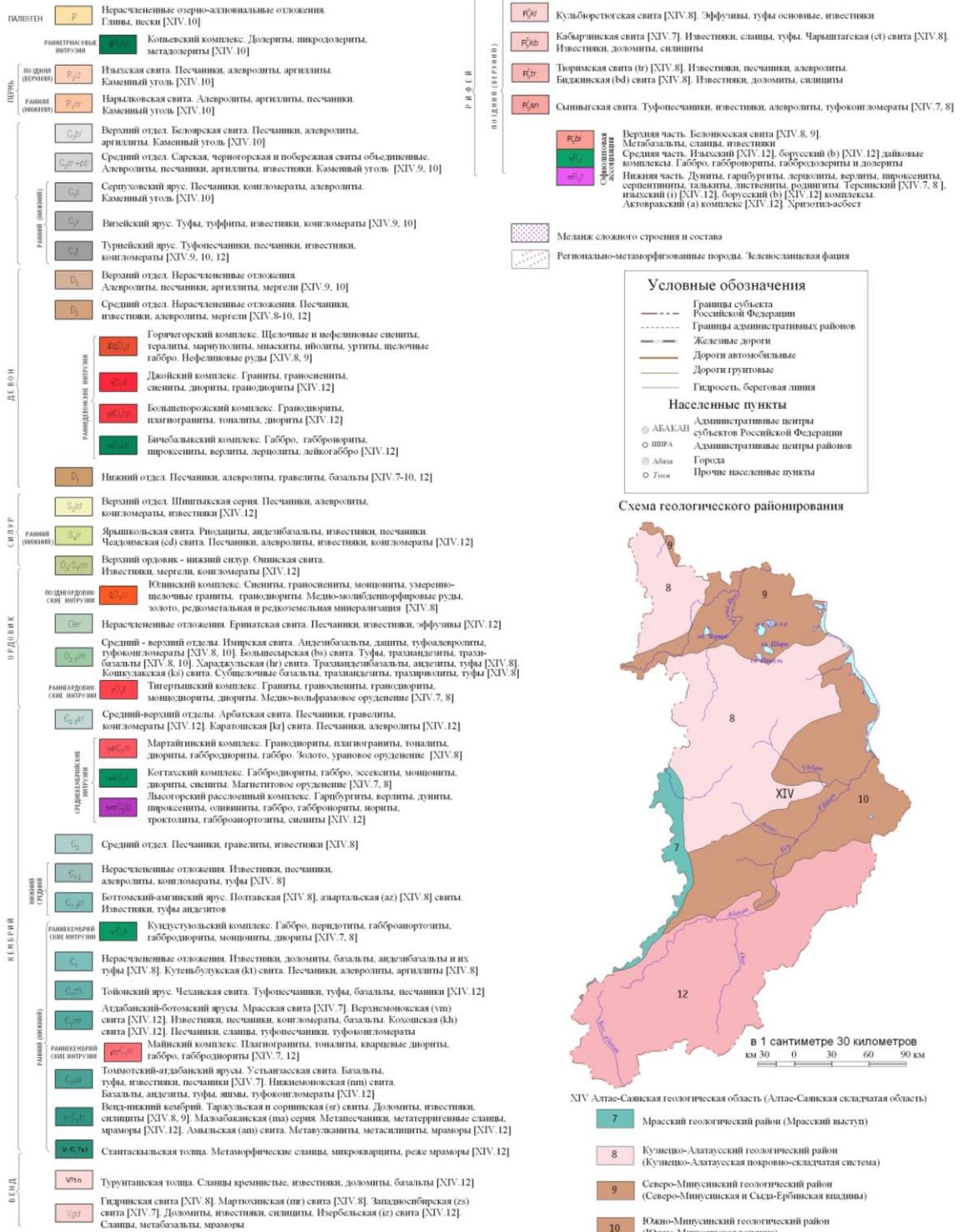
## Геологическая карта Республики Хакасия

([http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/khakasiya/15\\_geol\\_karta.jpg](http://www.vsegei.ru/ru/info/gisatlas/sfo/khakasiya/15_geol_karta.jpg))



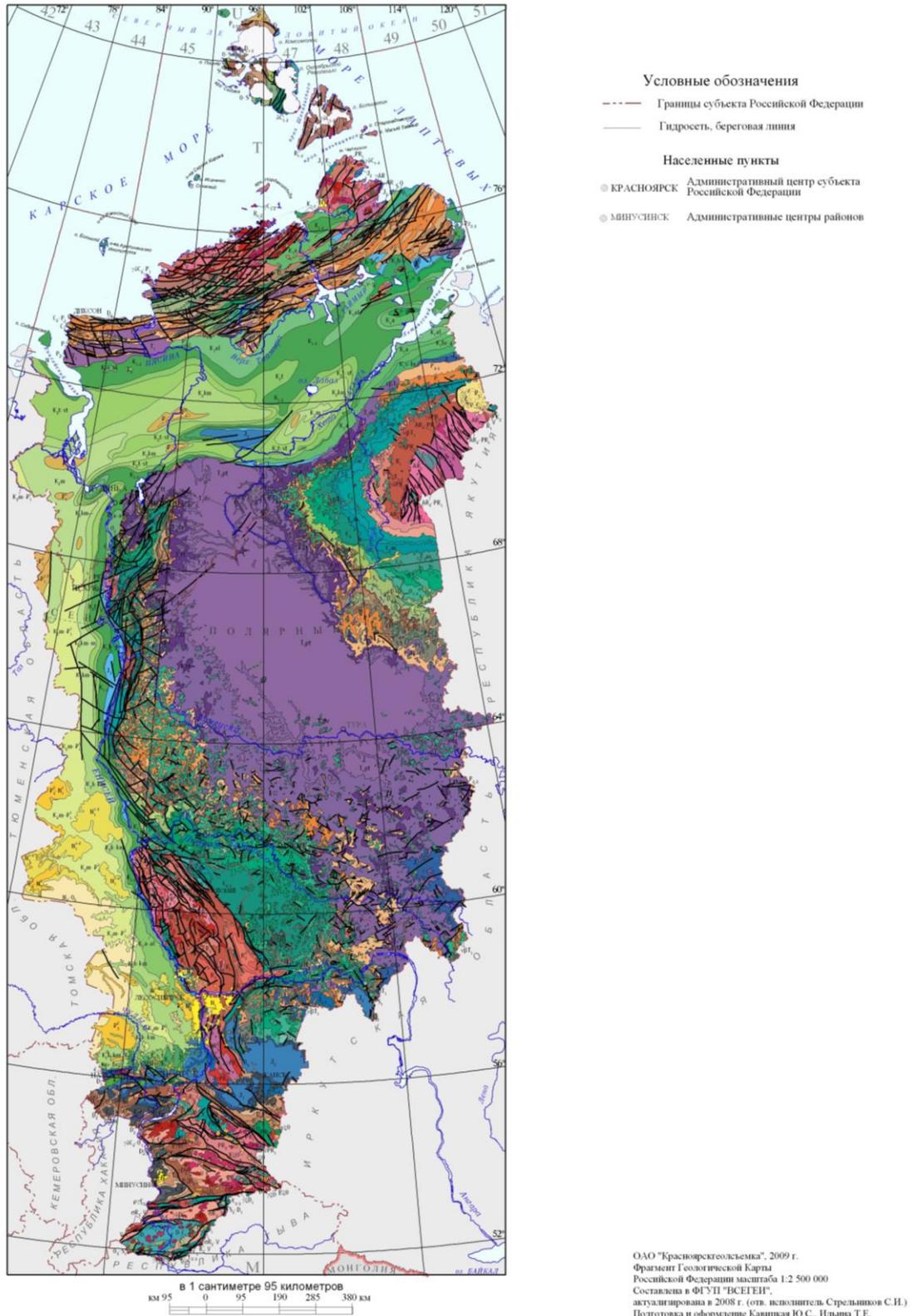
СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ОКРУГ  
РЕСПУБЛИКА ХАКАСИЯ

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ К ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ КАРТЕ



## Приложение 4

## Геологическая карта Красноярского края



СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ОКРУГ  
КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ К ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ КАРТЕ

ЦЕОГЕН ПАЛЕОГЕН	$N_2^1, Q_2$	Верхний миоцен - эоценовик	ТРИАС	$Tr_1$	Нориты, габброидиты, габбро, габбродиориты
	$N$	Нерасчлененные отложения		$Tr_2$	Габброидиты, долериты
	$N_1^{1,2}$	Палеоген - средний миоцен		$Tr_3$	Нерасчлененные отложения
	$N_1$	Миоцен		$Tr_4$	Сланцы, кварцевые сланцы
	$P_1-N_1$	Олигоцен - средний миоцен		$Tr_5$	Нижний отдел
	$P_1^{1,2}-N_1^{1,2}$	Олигоцен - миоцен		$Tr_6$	Средний - верхний отделы
	$P_1-N_1$	Верхний олигоцен - палеоген		$Tr_7$	Средне-триасовые шпуриты
	$P$	Нерасчлененные отложения		$Tr_8$	Габброидиты, долериты
	$P_1$	Олигоцен		$Tr_9$	Нориты, габброидиты, габбро, габбродиориты
	$P_2$	Эоцен - олигоцен		$Tr_{10}$	Олигоциты, хлоритрокоциты, нефтяные сланцы, карболиты
ПАЛЕОГЕН	$P_3$	Верхний олигоцен	$Tr_{11}$	Нижний отдел	
	$P_4$	Средний - верхний эоцен	$Tr_{12}$	Нориты, габброидиты, габбро, габбродиориты	
	$P_5^{1,2}$	Штатский - средний эоцен	$Tr_{13}$	Триадиты	
	$P_5^{1,2}$	Палеоцен - эоцен	$Tr_{14}$	Широкозерны	
	$P_5^1$	Верхний палеоцен	$Tr_{15}$	Луниты, перидотиты, серпентиниты	
	$P_5^{1,2}$	Штатский - верхний палеоцен	$Tr_{16}$	Индский - оленский ярус, тулунский горизонт	
	$P_5^1$	Палеоцен	$Tr_{17}$	Индский ярус, тулунский горизонт	
	$P_5^2$	Палеоцен	$Tr_{18}$	Граниты, габброидиты, пегматиты, графитовые сланцы	
	$P_5^3$	Палеоцен	$Tr_{19}$	Щелочные граниты	
	$P_5^4$	Палеоцен	$Tr_{20}$	Нефтяные, псевдоэфритовые, кальциитовые и фельдspathовые сланцы	
МЭЛ ПАЛЕОГЕН	$K_m-P$	Меловая система, верхний отдел, мазарикский ярус - палеогеновая система, нижний палеоцен	$Tr_{21}$	Нориты, габброидиты, габбро, габброидиты	
	$K_2-P$	Меловая система, верхний отдел - палеогеновая система	$Tr_{22}$	Габброидиты, долериты	
	$K$	Нерасчлененные отложения	$Tr_{23}$	Гранитоидиты, граниты, кварцевые диориты, диориты	
	$K_m$	Мазарикский ярус	$Tr_{24}$	Щелочные граниты	
	$K_2 km-m$	Камчатский - мазарикский ярусы	$Tr_{25}$	Габброидиты, долериты	
	$K_2 km$	Камчатский ярус	$Tr_{26}$	Щелочные граниты	
	$K_2 km$	Корякский - камчатский ярус	$Tr_{27}$	Габброидиты, долериты	
	$K_2 l$	Туронский ярус	$Tr_{28}$	Нерасчлененные отложения	
	$K_2 l-st$	Туронский - ситонский ярус	$Tr_{29}$	Варгский отдел	
	$K_2 s-l$	Осоманский - туронский ярус	$Tr_{30}$	Граниты, габброидиты, пегматиты, графитовые сланцы	
МЭЛ	$K_3$	Верхний отдел	$Tr_{31}$	Щелочные граниты	
	$K_{3-2}$	Нижний - верхний отделы	$Tr_{32}$	Габброидиты, долериты	
	$K_3$	Нижний отдел	$Tr_{33}$	Нориты, габброидиты, габбро, габброидиты	
	$K_{3-1}$	Албский ярус	$Tr_{34}$	Субвулканические образования, трахитовые	
	$K_{3-1}$	Албский - амбский ярусы	$Tr_{35}$	Средний - верхний отделы	
	$K_{3-1}$	Албский ярус	$Tr_{36}$	Триадиты	
	$K_{3-1}$	Барренский - албский ярус	$Tr_{37}$	Триадиты	
	$K_{3-1}$	Валкинский - албский ярус	$Tr_{38}$	Нориты, габброидиты, габбро, габброидиты	
	$K_{3-1}$	Валкинский - барренский ярус	$Tr_{39}$	Средний - верхний отделы	
	$K_{3-1}$	Валкинский - готерский ярус	$Tr_{40}$	Триадиты	
КРАС. МЭЛ	$K_4-K$	Курская - меловая система, нерасчлененные отложения	$Tr_{41}$	Граниты, габброидиты, пегматиты, графитовые сланцы	
	$K_4-K$	Курская система, верхний отдел - меловая система, нижний отдел	$Tr_{42}$	Щелочные граниты	
	$K_4$	Курские шпуриты	$Tr_{43}$	Габброидиты, долериты	
	$K_4$	Нерасчлененные отложения	$Tr_{44}$	Триадиты	
	$K_4$	Верхний отдел	$Tr_{45}$	Нориты, габброидиты, габбро, габброидиты	
	$K_4$	Средний - верхний отделы	$Tr_{46}$	Субвулканические образования, трахитовые	
	$K_4$	Средний отдел	$Tr_{47}$	Средний - верхний отделы	
	$K_4$	Нижний - средний отделы	$Tr_{48}$	Триадиты	
	$K_4$	Нижний отдел	$Tr_{49}$	Нориты, габброидиты, габбро, габброидиты	
	$K_4$	Нижний - средний отделы	$Tr_{50}$	Средний - верхний отделы	
ЮР. А	$J_1$	Нижний отдел	$Tr_{51}$	Граниты, габброидиты, пегматиты, графитовые сланцы	
	$J_2$	Средний - верхний отделы	$Tr_{52}$	Щелочные (безфальшистые) сланцы	
	$J_2$	Средний отдел	$Tr_{53}$	Триасовая система, верхний отдел - курская система, нижний отдел	
	$J_2$	Нижний - средний отделы	$Tr_{54}$	Нерасчлененные отложения	
	$J_2$	Нижний отдел	$Tr_{55}$	Средний - верхний отделы	
	$J_2$	Нижний - средний отделы	$Tr_{56}$	Средний отдел	
	$J_2$	Нижний - средний отделы	$Tr_{57}$	Нижний отдел, огуловский ярус - верхний отдел	
	$J_2$	Нижний - средний отделы	$Tr_{58}$	Нижний - средний отделы	
	$J_2$	Нижний - средний отделы	$Tr_{59}$	Граниты, габброидиты, пегматиты, графитовые сланцы	
	$J_2$	Нижний - средний отделы	$Tr_{60}$	Гранитоидиты, граниты, кварцевые диориты, диориты	



## Характеристика исследуемых участков отбора проб горных водотоков Алтае-Саянского Экорегиона

Бассейн реки	Порядковый номер участка	Географические координаты		Высота над уровнем моря, м	Температура воды, °С	Расход воды м <sup>3</sup> /с	Линейная скорость течения воды, м/с	Содержание растворенного кислорода, мг/л	Характер грунта	Глубина отбора проб, см
		С.Ш.	В.Д.							
Сема	1	51°03'07"	85°35'23"	1637	7,0	0,13	0,43	12,24	КГ	2
	2	51°03'52"	85°35'12"	1537	12,0	0,25	0,69	8,14	КГ, ИЛ	5
	3	51°06'28"	85°35'32"	1248	14,1	1,6	0,47	9,26	К	10
	4	51°10'22"	85°34'57"	1130	14,9	2,17	1,07	9,23	К, В	20
	5	51°15'12"	85°38'52"	922	15,6	5,56	0,97	9,34	К	40
	6	51°15'40"	85°39'11"	633	16,0	15,3	0,95	9,24	КГ, П	15
	7	51°27'21"	85°35'29"	555	16,2	17,82	0,76	9,11	К, В	40
	8	51°29'05"	85°33'38"	478	17,9	26,4	1,04	9,03	ИЛ	30
	9	51°34'02"	85°34'24"	350	18,4	35,8	0,58	8,78	К, П	30
Черга	1	51°27'17"	85°13'33"	1141	6,7	0,01	0,9	10,88	СрГ,	5

									МГ	
	2	51°27'25"	85°16'56"	923	11,8	0,14	0,53	10,69	МГ	20
	3	51°29'26"	85°25'33"	669	14,5	1,16	1,29	9,41	МГ, М	30
	4	51°33'13"	85°29'43"	559	16,2	1,98	0,87	10,55	П, ИЛ	20
Песчана я	1	50°55'32"	85°08'31"	1265	8,1	0,02	0,29	10,17	СрГ, В, М	8
	2	51°02'46"	85°08'52"	1117	9,3	0,30	0,35	10,75	СрГ,	8
	3	51°05'56"	85°13'43"	1013	10,7	1,77	0,50	12,12	КрГ, Д	7
	4	51°10'33"	85°15'16"	940	13,1	4,15	0,59	13,75	КрГ, В	15
	5	51°23'11"	85°09'57"	611	14,9	8,72	0,55	11,62	КрГ, М, В	10
	6	51°30'04"	85°02'19"	560	12,5	9,82	0,45	10,67	КрГ	35
	7	51°42'30"	84°55'04"	460	15,6	12,43	0,50	12,3	СрГ, В	30
	8	51°57'17"	84°39'24"	345	16,4	17,73	0,48	-	СрГ, Ил	40
Ануй	1	51°19'42"	84°45'00"	1128	5,0	0,03	0,01	-	КГ	10
	2	51°29'14"	84°32'10"	951	10,0	0,43	0,19	-	К	15
	3	51°35'39"	84°23'07"	747	14,5	2,09	0,84	-	К, М	20
	4	51°50'17"	84°01'59"	555	16,0	19,14	1,16	12,6	МГ, П	30

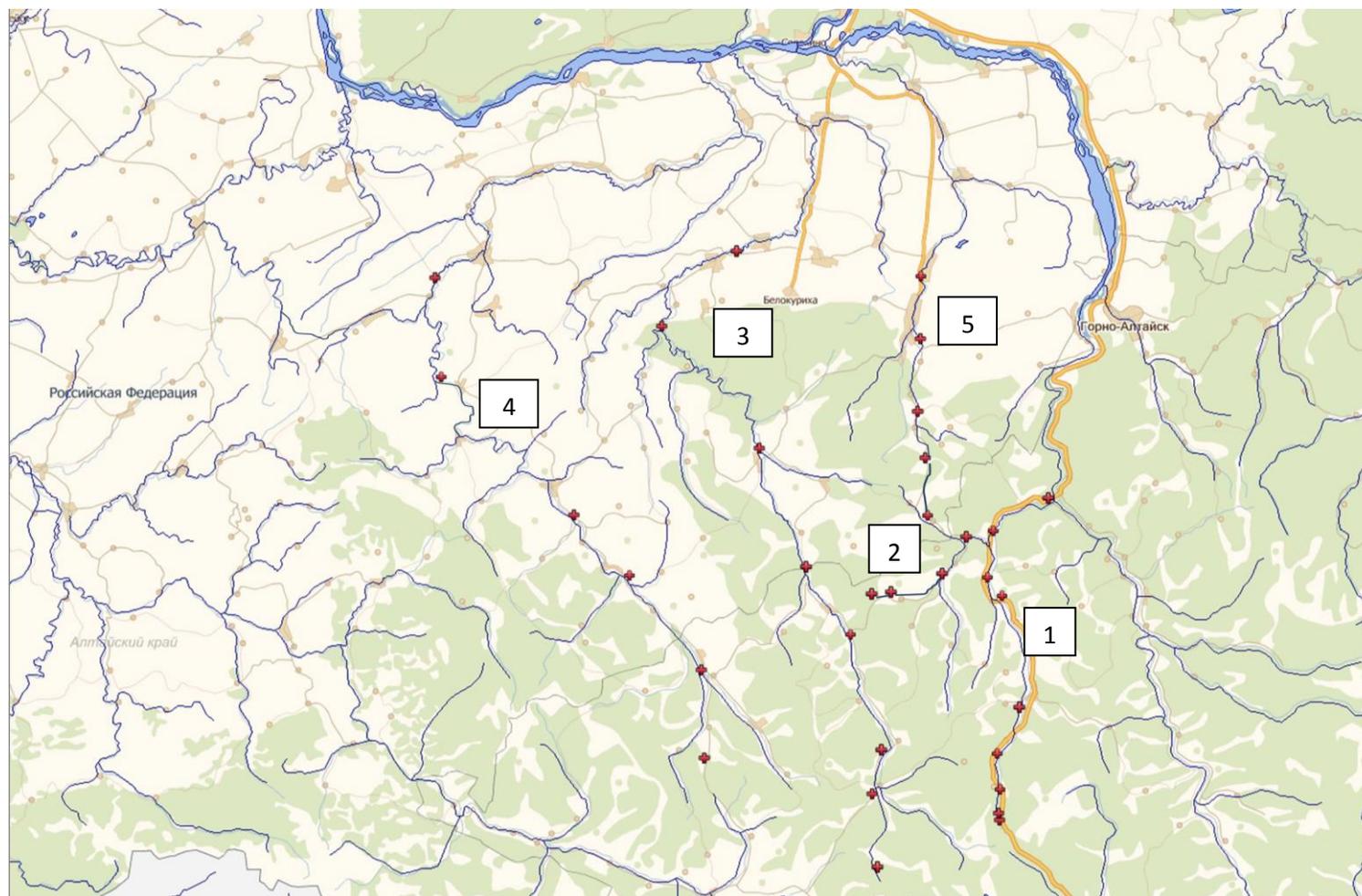
	5	52°02'33"	84°00'51"	444	11,0	16,05	1,03	-	К	35
	6	52°10'00"	84°05'50"	290	14,0	32,05	0,78	-	МГ, П	40
	7	52°01'53"	84°00'28"	221	17,0	37,92	0,65	-	К, П, В	45
Сараса	1	51°41'39"	85°22'47"	614	12,7	0,09	0,54	7,12	СрГ	20
	2	51°46'39"	85°21'24"	441	17,4	0,18	0,65	13,15	СрГ, М	20
	3	51°54'16"	85°21'56"	301	13,5	0,15	0,43	5,25	МГ, П	15
	4	52°00'53"	85°21'59"	242	19	1,56	0,89	7,03	МГ, П	25
Она	1	51°42'27"	89°53'17"	2161	5,4	0,22	0,47	11,56	КрГ, П, Вал	10
	2	51°43'38"	89°50'09"	1837	8,5	1,44	0,66	11,25	СрГ, КрГ	16
	3	51°45'37"	89°49'49"	1717	9,7	2,60	0,62	11,05	СрГ, МГ	35
	4	51°49'45"	89°48'03"	1429	11,9	4,26	0,71	11,12	СрГ, МГ, П	50
	5	51°50'31"	89°47'27"	1319	7,4	2,45	0,56	10,46	Вал, П	10
	6	51°53'47"	89°48'43"	1150	9	3,64	0,65	10,34	КрГ, СрГ	70
	7	51°59'15"	89°46'43"	907	12,6	5,44	0,42	10,41	СрГ,	35

									МГ	
	8	52°18'07"	89°49'34"	622	12,8	11,18	1,26	10,55	КрГ	50
Кебеж	1	52°51'26"	93°15'34"	1432	6,5	0,01		13,6	КрГ	10
	2	52°51'33"	93°15'50"	1367	8,0	0,11	0,32	13,8	Вал, МГ, М	12
	3	52°53'05"	93°17'00"	948	11,0	0,66	0,51	12,7	КрГ, СрГ	20
	4	53°13'50"	92°51'45"	467	10,4	3,17	0,34	11,7	СрГ, МГ	25
	5	53°19'32"	92°28'06"	280	19,1	5,23	0,39	8,47	МГ, П	30
Иджим	1	52° 15'44"	93° 25'58"	900	9	0,11	0,33	9,61	КрГ, СрГ	20
	2	52° 20'09"	93° 13'36"	727	14,8	1,28	0,51	8,49	СрГ, П	25
	3	52° 20'31"	93° 10'20"	697	13,3	5,62	0,51	9,34	КрГ, СрГ, П	30
Таштып	1	52° 41'19"	89° 33'23"	645	10,0	0,45	0,82	9,47	СрГ, МГ	15
	2	52° 40'532"	89° 41'12"	517	12,8	1,08	0,64	9,34	СрГ, МГ, П	20

	3	52° 48'30"	89° 54'56"	441	15,0	4,85	0,36	9,01	П, МГ	30
	4	52° 54'24"	90° 14'24"	390	14,8	15,42	0,41	9,21	МГ, П	28

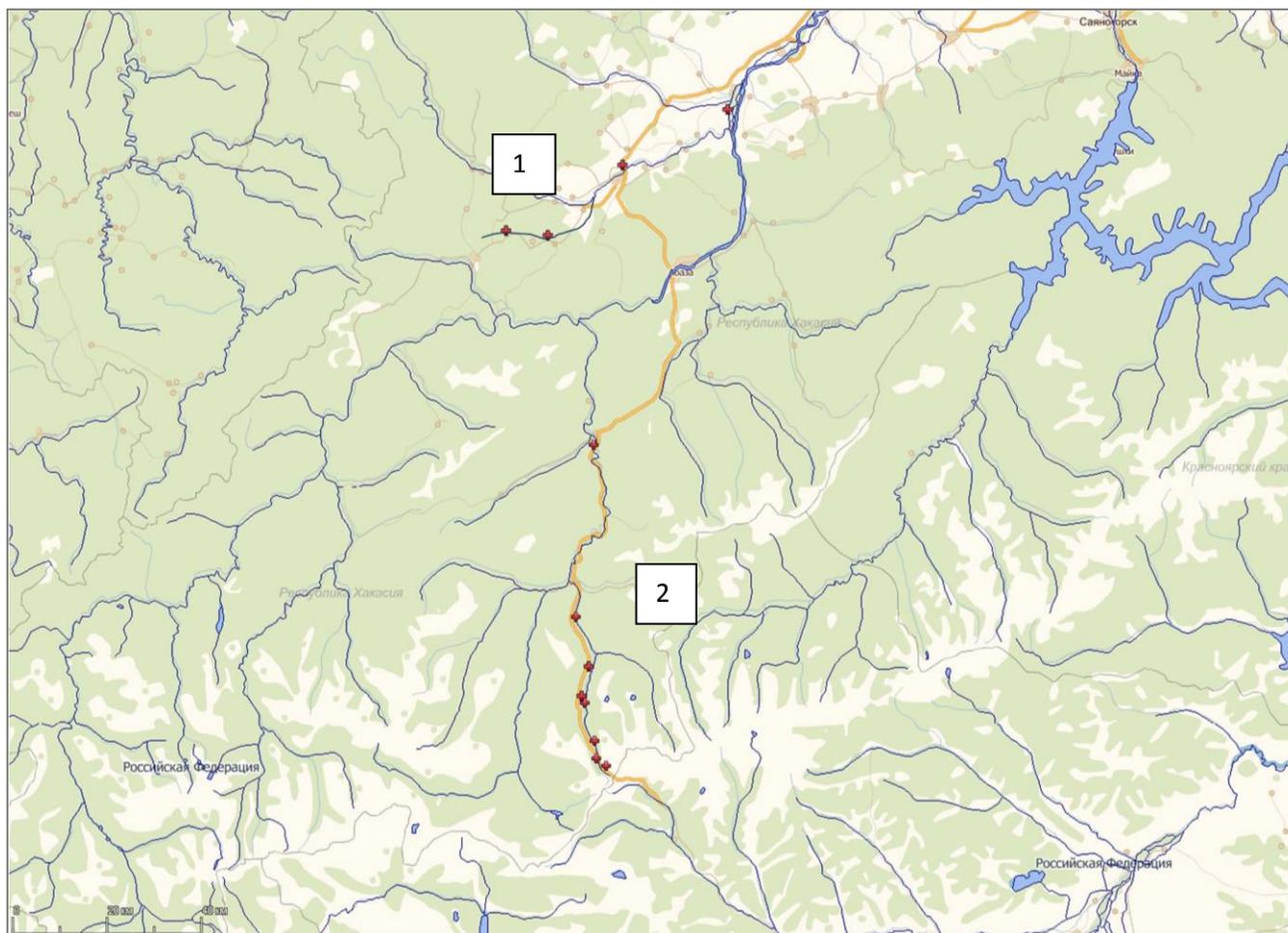
К — каменистый, КГ — крупная галька, СрГ — средняя галька, МГ — мелкая галька, Вал — валуны, В — водоросли, П — песчаный, ИЛ — илистый, М — макрофиты.

## Исследованные водотоки Северного Алтая



1 – река Сема; 2 – река Черга; 3 – река Песчаная; 4 – река Ануй; 5 – река Сараса. На карте отмечены места отбора проб.

## Исследованные водотоки Северного макросклона Западного Саяна (рр. Таштып и Она)



1 – река Таштып; 2 – река Она. На карте отмечены места отбора проб.

## Исследованные водотоки Северного макросклона Западного Саяна (рр. Кебеж и Иджим)



1 – река Кебеж; 2 – река Иджим. На карте отмечены места отбора проб

Видовой состав донных беспозвоночных рр. Сема, Черга и их притоках по  
Поповой О.В. (2008)

Отряд	Семейство	Род	Вид
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetiella</i>	<i>Baetiella tuberculatus</i> Kazlauskas
		<i>Baetis</i>	<i>Baetis lapponicus</i> Bengtsson <i>B. sibiricus</i> Kazlauskas
		<i>Cloen</i>	<i>Cloen simile</i> Eaton,
	Ephemerellidae	<i>Ephemerella</i>	<i>Ephemerella ignita</i> Poda <i>E. setigera</i> Bajakova <i>E. triacantha</i> Tshernova <i>E. lenoki</i> Tshernova <i>E. lepnevae</i> Tshernova
			<i>Ecdyonurus</i>
	Heptageniidae	<i>Epeorus</i>	<i>Epeorus</i> sp <i>E. alexandri</i> Kluge et Tiunova <i>E. pellucidus</i> Brodskij
			<i>Rhithrogena</i>
	Leptophlebiidae	<i>Leptophlebia</i>	<i>Leptophlebia chocolata</i> Imanishi

	Ameletidae	<i>Ameletus</i>	<i>Ameletus cedrensis</i> Sinitshenkova
Plecoptera	Nemouridae	<i>Amphinemura</i>	<i>Amphinemura borealis</i> Morton
	Perlodidae	<i>Arcynopteryx</i>	<i>Arcynopteryx polaris</i> Klalek
		<i>Diura sp.</i>	
		<i>Isoperla</i>	<i>Isoperla altaica</i> Samal <i>Isoperla sp</i>
	Leuctridae	<i>Leuctra</i>	<i>Leuctra fusca</i> Linneaus
	Perlidae	<i>Paragnetina</i>	<i>Paragnetina flavotincta</i> McLachlan
	Chloroperlidae	<i>Alloperla</i>	<i>Alloperla rostellata</i> Klapalek
		<i>Suwallia</i>	<i>Suwallia teleckojensi</i> Samal
Trichoptera	Stenopsychidae	<i>Stenopsyche</i>	<i>Stenopsyche marmorata</i> Navas
	Limnephilidae	<i>Dicosmoecus</i>	<i>Dicosmoecus palatus</i> MacLachlan
		<i>Ecclisomyia</i>	<i>Ecclisomyia digitata</i> Martynov**
	Glossosomidae	<i>Glossosoma</i>	<i>Glossosoma altaicum</i> Martynov**
	Arctopsychidae	<i>Arctopsyche</i>	<i>Arctopsyche ladogensis</i> Kolenati
	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>	<i>Rhyacophila sibirica</i> MacLachlan
			<i>Rhyacophila impar</i> Mart**
Hydropsichidae	<i>Hydropsyche</i>	<i>Hydropsyche sciligra</i> Malidey	
Coleoptera	Elmidae		

Diptera	Blepharoceridae Simuliidae Chironomidae Limoniidae		
---------	---	--	--

Примечание - \*\* - виды, встреченные только в ручьях, \* - виды, встреченные и в ручьях и в реках.

## Видовой состав донных беспозвоночных Алтае-Саянского экорегиона

Тип	Класс	Отряд	Семейство	Род	Вид	Автор и год описания	
Plathelminthes	Turbellaria	Tricladida	Planariidae	<i>Planaria</i>	<i>sp</i>		1.
				<i>Polycelis</i>	<i>sp</i>		2.
				<i>Dendrocoelum</i>	<i>sp.1</i>		3.
					<i>sp.2</i>		4.
Annelida	Clitellata	Halotaxida	Enchitraeidae	<i>Неопределенный род</i>			5.
			Naididae	<i>Chaetogoster</i>	<i>Chaetogoster diastrophus</i>	Gruithuisen, 1828	6.
		Arhynchobdellida	Erpobdellidae	<i>Erpobdella</i>	<i>Erpobdella octoculata</i>	Linnaeus, 1758	7.
Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	Lymnaeidae	<i>Lymnaea</i>	<i>Lymnaea ovata</i>	Draparnaud, 1805	8.
		Architaenioglossa	Bithyniidae	<i>Bithynia</i>	<i>Bithynia lichii</i>	Sheppard, 1823	9.

Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus barnaulensis</i>	Schellenberg, 1937	10.
					<i>Gammarus lacustris</i>	Sars, 1864	11.
					<i>Gammarus pellucidus</i>	Gurjanova, 1930	12.
					<i>sp</i>		13.
	Insecta	Diptera	Blephariceridae	<i>Agathon</i>	<i>Agathon decorilarva</i>	Brodskij, 1954	14.
					<i>Agathon bilobatoides</i>	Kitakami, 1931	15.
				<i>Asioreas</i>	<i>Asioreas nivia</i>	Brodskij, 1936	16.
					<i>Asioreas tianshanica</i>	Brodskij, 1930	17.
					<i>sp.</i>		18.
				<i>Neohapalotrix</i>	<i>Neohapalotrix manschukuensis</i>	Mannheims, 1938	19.
<i>Philorus</i>	<i>Philorus asiaticus</i>	Brodskij, 1972	20.				

				<i>Krenosmitta</i>	<i>sp</i>	Thienemann et Krüger, 1939	21.
				<i>Tvetenia</i>	<i>sp1</i>		22.
				<i>Tvetenia</i>	<i>sp2</i>		23.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp1</i>		24.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp2</i>		25.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp3</i>		26.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp4</i>		27.
			Chironomidae	<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp5</i>		28.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp6</i>		29.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp7</i>		30.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp8</i>		31.
				<i>Orthoclaadiinae</i>	<i>sp9</i>		32.
				<i>Abiskomyia</i>	<i>Abiskomyia virgo</i>	Edwards, 1937	33.
				<i>Cricotopus</i>	<i>sp</i>		34.
				<i>Parakiefferiella</i>	<i>Parakiefferiella bathophila</i>	Kieffer, 1912	35.

			<i>Stilocladius</i>	<i>sp</i>		36.
			<i>Boreoheptagyia</i>	<i>Boreoheptagyia legeri</i>	Goetghebuer, 1933	37.
			<i>Diamesinae</i>	<i>sp1</i>		38.
			<i>Diamesinae</i>	<i>sp2</i>		39.
			<i>Diamesinae</i>	<i>sp3</i>		40.
			<i>Pseudodiamesa</i>	<i>Pseudodiamesa gr nivosa</i>	Goetghebuer, 1932	41.
			<i>Protanypini</i>	<i>sp</i>		42.
			<i>Stictochironomus</i>	<i>sp</i>		43.
			<i>Chironomus</i>	<i>sp</i>		44.
			<i>Polypedilum</i>	<i>sp</i>		45.
			<i>Micropsectra</i>	<i>sp</i>		46.
			<i>Chironominae</i>	<i>sp1</i>		47.
			<i>Chironominae</i>	<i>sp2</i>		48.
			<i>Chironominae</i>	<i>sp3</i>		49.
			<i>Tanypodinae</i>	<i>sp</i>		50.
			<i>Prodiamesa</i>	<i>Prodiamesa</i>	Meigen, 1818	51.

				<i>olivacea</i>			
			Simuliidae	<i>Friesia</i>	<i>Friesia alajensis</i>	Rubzov, 1956 52.	
		<i>Cnetha</i>			<i>Cnetha verna</i>	Macquart, 1826	53.
					<i>Cnetha meigeni</i>	Rubzov et Carlsson, 1965	54.
					<i>Cnetha beltukovae</i>	Rubzov, 1956	55.
					<i>Cnetha curvans</i>	Rubzov, 1957	56.
					<i>Simulium</i>		<i>Simulium reptans</i>
		<i>Simulium morsitans</i>		Edwards, 1915			58.
		<i>Simulium frigidum</i>		Rubzov, 1940			59.
		<i>Simulium decimatum</i>		Dorogostajsky			60.
		<i>Simulium paramorsitans</i>		Rubzov, 1956			61.
		<i>Simulium palustre</i>		Rubzov, 1956			62.
		<i>Simulium jacuticum</i>		Rubzov, 1940	63.		

					<i>Simulium tumulosum</i>	Rubzov, 1956	64.
					<i>Simulium pavlovskii</i>	Rubzov, 1940	65.
				<i>Simulium</i>	<i>Simulium truncatum</i>	Lundström 1911	66.
				<i>Eusimulium</i>	<i>Eusimulium latipes</i>	Meigen, 1818	67.
					<i>Prosimulium pronevitshae</i>	Rubzov, 1945	68.
					<i>Prosimulium tridentatum</i>	Rubzov, 1940	69.
					<i>Prosimulium hirtipes</i>	Fries, 1824	70.
					<i>Prosimulium ursinum</i>	Edwards, 1935	71.
				<i>Prosimulium</i>	<i>macrophyga</i>	Lundström, 1911	72.
					<i>Prosimulium isos</i>	Rubzov, 1956	73.
				<i>Withelmia</i>	<i>Withelmia eqina</i>	Linnei, 1758	74.
				<i>Metacnethia</i>	<i>Metacnethia</i>	Fries, 1824	75.

					<i>pallipes</i>		
					<i>Metacnethia trigonia</i>	Lundström, 1911	76.
					<i>Metacnethia edwarsiana</i>	Rubzov, 1940	77.
				<i>Cnephia</i>	<i>Cnephia lapponica</i>	Enderlein, 1921	78.
				<i>Gymnopais</i>	<i>Gymnopais trifistulatus</i>	Rubzov, 1955	79.
					<i>Heldon rubicundus</i>	Rubzov, 1956	80.
				<i>Heldon</i>	<i>Heldon alpestre</i>	Dorogostajsky , Rubzov et Vasenko 1935	81.
				<i>Pagastia</i>	<i>Pagastia orientalis</i>	Tshernovskiy, 1949	82.
			Muscidae	<i>Lispe</i>	<i>sp</i>		83.
			Limoniidae	<i>Anotocha</i>	<i>Anotocha vitrippensis</i>	Meigen, 1820	84.
					<i>Anotocha alpigena</i>	Mik, 1883	85.

				<i>Dicranata</i>	<i>Dicranata</i>	Shummel, 1828	86.	
				<i>Helius</i>	<i>Helius longirostris</i>	Meigen, 1820	87.	
		Athericidae	<i>Atherix</i>		<i>Atherix ibis</i>	Fabricius, 1798	88.	
					<i>Atherix basilica</i>	Nagatomi, 1958	89.	
		Tipulidae			<i>Arctotipula salicetorum</i>	Siebke, 1870	90.	
					<i>Tipula</i>	<i>sp1</i>		91.
					<i>Tipula</i>	<i>sp2</i>		92.
		Sciomyxidae	<i>Ilione</i>	<i>Ilione lineata</i>	Fallen, 1820		93.	
Coleoptera	Elmidae		<i>Elimidae</i>	<i>sp</i>			94.	
			<i>Macronychus</i>	<i>sp</i>			95.	
Odonata	Gomphidae		<i>Ophiogompus</i>	<i>Ophiogompus serpentinus</i>	Charpentier, 1825		96.	
Ephemero petra	Heptageniidae		<i>Epeorus</i>		<i>Epeorus alexandri</i>	Kluge et Tiunova, 1989	97.	
					<i>Epeorus pellucidus</i>	Brodskij,	98.	

					1930	
					<i>Epeorus carvatulus</i>	Matsumura, 1931 99.
					<i>Epeorus maculatus</i>	Tshernova, 1949 100.
			<i>Ecdyonurus</i>		<i>Ecdyonurus joernensis</i>	Bengtsson, 1909 101.
					<i>Ecdyonurus vicinus</i>	Demoulis, 1964 102.
					<i>Ecdyonurus abracadarius</i>	Kluge, 1983 103.
					<i>Ecdyonurus inversus</i>	Kluge, 1980 104.
					<i>Ecdyonurus asperus</i>	Kluge, 1980 105.
				<i>Rhithrogena</i>		<i>Rhithrogena cava</i>
					<i>Rhithrogena kurenzovi</i>	Bajkova, 1965 107.
					<i>Rhithrogena lepnevae</i>	Brodskij, 1930 108.

					<i>Rhithrogena putoranica</i>	Kluge, 1980	109.
					<i>Rhithrogena Joosti</i>	Braasch, 1977	110.
					<i>Rhithrogena brunea</i>	Tiunova, 1990	111.
					<i>Rhithrogena sibirica</i>	Brodsky, 1930	112.
					<i>Rhithrogena grandifolia</i>	Tshernova, 1952	113.
				<i>Heptagenia</i>	<i>Heptagenia flava</i>	Rostock, 1878	114.
					<i>Heptagenia sulphurea</i>	Muller, 1776	115.
				<i>Cynigma</i>	<i>Cynigma abnormis</i>	Tshernova, 1949	116.
					<i>Cynigma hirasana</i>	Imanishi, 1935	117.
					<i>Cynigma lyroformis</i>	Imanishi, 1935	118.
			Baetidae	<i>Baetopus</i>	<i>Baetopus wartensis</i>	Keffermüller, 1960	119.
				<i>Baetis</i>	<i>Baetis</i>	Kluge, 1983	120.

					<i>pseudothermicus</i>		
					<i>Baetis feles</i>	Kluge, 1980	121.
					<i>Baetis fuscatus</i>	Linnaeus, 1761	122.
					<i>Baetis lapponicus</i>	Bengtsson, 191 2	123.
					<i>Baetis bicaudatus</i>	Dodds, 1923	124.
					<i>Baetis vernus</i>	Curtis, 1834	125.
					<i>Baetis tuberculatus</i>	Kazlauskas, 1963	126.
					<i>Baetis ursinus</i>	Kazlauskas, 1963	127.
					<i>Baetis fenestratus</i>	Kazlauskae, 1963	128.
					<i>Baetis orientalis</i>	Kluge, 1980	129.
					<i>Baetis ussurinus</i>	Malaise, 1931	130.
					<i>Baetis gnom</i>	Kluge, 1983	131.
					<i>Baetis rodani</i>	Pictet, 1845	132.
					<i>Acentrella sibiricus</i>	Kazlauskas,	133.

					1963		
					<i>Baetis tricolor</i>	Tshernova, 1928	134.
					<i>Baetis tonneri</i>	Braasch et Soldan, 1983	135.
			<i>Centroptilum</i>	<i>Centroptilum luteolum</i>		Müller, 1776	136.
		Ameletidae	<i>Ameletus</i>	<i>Ameletus montanus</i>		Kluge, 2007	137.
				<i>Ameletus inopinatus</i>		Eaton, 1887	138.
				<i>Ameletus parvus</i>		Kluge, 1979	139.
		Ephemerellidae	<i>Ephemerella</i>	<i>Ephemerella lepnevae</i>		Tshernova, 1952	140.
				<i>Ephemerella kozhovi</i>		Bajkova, 1967	141.
				<i>Ephemerella aurivillii</i>		Bengtsson, 1908	142.
				<i>Ephemerella triacontha</i>		Tshernova, 1949	143.
				<i>Ephemerella</i>		Bengtsson,	144.

					<i>mucronata</i>	1909	
					<i>Ephemerella lenoki</i>	Tshernova, 1952	145.
					<i>Ephemerella ignita</i>	Poda,1761	146.
					<i>Ephemerella nuda</i>	Tshernova, 1949	147.
					<i>Ephemerella orientalis</i>	McLachlan, 1875	148.
					<i>Ephemerella setigera</i>	Bajkova,1967	149.
					<i>Ephemerella zapekinae</i>	Baykova, 1967	150.
					<i>Ephemerella notata</i>	Eaton, 1887	151.
			Potamanthidae	<i>Potamanthus</i>	<i>Potamanthus luteus</i>	Linnaeus, 1767	152.
			Caenoidea	<i>Caenis</i>	<i>Caenis miliaria</i>	Tshernova, 1952	153.
					<i>Caenis horaria</i>	Linnaeus, 1758	154.

				<i>Caenis robusta</i>	Eaton, 1884	155.	
				<i>Caenis rivulorum</i>	Eaton, 1884	156.	
		Polymitarcyidae	<i>Ephoron</i>	<i>Ephoron nigradorsum</i>	Tshernova, 1934	157.	
				<i>Ephoron vigro</i>	Olivier, 1791	158.	
		Ephemeridae	<i>Ephemera</i>	<i>Ephemera sachalinensis</i>	Matsumura, 1931	159.	
		Leptophlebiidae	<i>Choroterpes</i>	<i>Choroterpes altioculus</i>	Kluge, 1984	160.	
				<i>Leptophlebia</i>	<i>Leptophlebia chocolata</i>	Imanishi, 1937	161.
					<i>Leptophlebia altioculus</i>	Kluge, 1984	162.
	Plecoptera	Leuctridae	<i>Leuctra</i>	<i>Leuctra fusca</i>	Linnaeus, 1758	163.	
				<i>Paraleuctra zapekinae</i>	Zhiltzova, 1974	164.	
		Perlidae	<i>Kamimuria</i>	<i>Kamimuria exilis</i>	McLachlan, 1872	165.	

				<i>Pagnetina</i>	<i>Paragnetina flavotincta</i>	McLachlan, 1872	166.
		Perlodidae		<i>Isoperla</i>	<i>Isoperla lunigera</i>	Klapálek, 1923	167.
					<i>Isoperla altaica</i>	Šámal, 1939	168.
					<i>Isoperla eximia</i>	Zapekina- Dulkeit, 1975	169.
					<i>Isoperla mangolica</i>	Zhiltzova, 1972	170.
					<i>Isoperla obscurata</i>	Zetterstedt, 1840	171.
				<i>Pictetiella</i>	<i>Pictetiella asiatica</i>	Zwck et Levanidova, 1971	172.
				<i>Diura</i>	<i>Diura nanseni</i>	Kempny, 1900	173.
				<i>Megarcys</i>	<i>Megarcys ochracea</i>	Klapálek, 1912	174.
				<i>Arcynopteryx</i>	<i>Arcynopteryx</i>	Klapálek, 1912	175.

				<i>polaris</i>	1912	
			<i>Skawala</i>	<i>Skawala pusilla</i>	Klapálek, 1913	176.
		Capniidae	<i>Eucapnopsis</i>	<i>Eucapnopsis brevicauda</i>	Classen, 1924	177.
			<i>Mesocapnia</i>	<i>Mesocapnia silvatia</i>	<i>Classen, 1924</i>	178.
			<i>Capni</i>	<i>Capnia atra</i>	Morton, 1896	179.
		Neomuridae	<i>Neomura</i>	<i>Neomura sahlbergi</i>	Morton, 1896	180.
				<i>Neomura arctica</i>	Esben- Petersen, 1910	181.
			<i>Amphinemura</i>	<i>Amphinemura borealis</i>	Morton, 1894	182.
		Pteronarcyidae	<i>Pteronarcys</i>	<i>Pteronarcys reticulata</i>	Burmeister, 1839	183.
		Chloroperlidae	<i>Alloperla</i>	<i>Alloperla deminuta</i>	Zapekina- Dulkeit, 1970	184.
				<i>Alloperla rostellata</i>	Klapálek, 1923	185.
				<i>Alloperla joosti</i>	Zwick, 1972	186.

				<i>Suwallia</i>	<i>Suwallia telechojensis</i>	Šámal, 1939	187.
			Goeridae	<i>Goera</i>	<i>sp</i>		188.
	Trichoptera	Rhyacophilidae		<i>Rhyacophila</i>	<i>Rhyacophila sibirica</i>	MacLachlan, 1879	189.
<i>Rhyacophila impar</i>					Martynov, 1914	190.	
<i>Rhyacophila angulata</i>					Martynov, 1920	191.	
<i>Rhyacophila mirabilis</i>					Levanidova et Schmid, 1977	192.	
<i>Rhyacophila retracta</i>					Martynov, 1914	193.	
<i>Rhyacophila cedrensis</i>					Schmid, 1993	194.	
<i>Rhyacophila monstrosa</i>					Levanidova et Schmid, 1977	195.	
<i>Rhyacophila narvae</i>					Navas, 1926	196.	
Stenopsychidae		<i>Stenopsyche</i>	<i>Stenopsyche</i>	Navas, 1920	197.		

				<i>marmorata</i>		
			<i>Ceratopsyche</i>	<i>Ceratopsyche nevae</i>	Kolenati, 1858	198.
				<i>Ceratopsyche orientalis</i>	Martynov, 1934	199.
		Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>	<i>Hydropsyche angustipennis</i>	Curtis, 1834	200.
				<i>Hydropsyche contubernalis</i>	MacLachlan,	201.
				<i>Hydropsyche ornatula</i>	MacLachlan, 1878	202.
				<i>Hydropsyche pellucidula</i>	Curtis, 1934	203.
		Arctopsychidae	<i>Arctopsyche</i>	<i>Arctopsyche ladogensis</i>	Kolenati, 1859	204.
		Brachycentridae	<i>Brachycentrus</i>	<i>Brachycentrus americanus</i>	Banks, 1899	205.
				<i>Brachycentrus subnubilis</i>	Curtis, 1834	206.

			<i>Micrasema</i>	<i>Micrasema gelidum</i>	MacLachlan, 1876	207.
		Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	Pictet, 1834	208.
		Psychomyiidae	<i>Psychomyia</i>	<i>sp</i>		209.
		Glossosomatidae	<i>Glossosoma</i>	<i>Glossosoma altaicum</i>	Martynov, 1914	210.
		Hydrophilidae	<i>Hydrophila</i>	<i>sp</i>		211.
		Leptoceridae	<i>Ceraclea</i>	<i>Ceraclea excisa</i>	Morton, 1904	212.
			<i>Oecetis</i>	<i>Oecetis testacea</i>	Curtis, 1834	213.
		Uenoidae	<i>Neophylax</i>	<i>Neophylax ussuriensis</i>	Martynov, 1914	214.
		Apataniidae	<i>Apataniana</i>	<i>Apataniana tschuktshorum</i>	Levanidova, 1979	215.
				<i>Apataninia bulbosa</i>	Martynov, 1918	216.
			<i>Apatania</i>	<i>Apatania zonella</i>	Zetterstedt, 1840	217.
			<i>Allomyia</i>	<i>Allomyia sajanesis</i>	Levanidova,	218.

						1967	
					<i>Allomyia delicatula</i>	Levanidova et Arefina, 1995	219.
					<i>Allomyia sichotalinensis</i>	Martynov, 1935	220.
				<i>Apatanis</i>	<i>Apatanis crymophila</i>	MacLachlan, 1880	221.
				<i>Baicalina</i>	<i>Baicalina thamostoides</i>	Martynov, 1914	222.
			Limnephilidae	<i>Ecclisomyia</i>	<i>Ecclisomyia digitata</i>	Martynov, 1992	223.
				<i>Chaetopteryx</i>	<i>Chaetopteryx villosa</i>	Fabricius, 1798	224.
				<i>Dicosmoecus</i>	<i>Dicosmoecus palatus</i>	MacLachlan, 1872	225.
					<i>Dicosmoecus obscuripennis</i>	Banks, 1938	226.
				<i>Halesus</i>	<i>Halesus radiatus</i>	Matsumura, 1931	227.

					<i>Halesus tessellatus</i>	Rumbur, 1842	228.
			<i>Arctoecia</i>		<i>Arctoecia concentrica</i>	Zetterstedt, 1840	229.
			<i>Anabolia</i>		<i>Anabolia servata</i>	MacLachlan, 1872	230.
					<i>Anabolia laevis</i>	Zetterstedt, 1840	231.
			<i>Limnophilus</i>		<i>Limnophilus stigma</i>	Curtis, 1834	232.
			<i>Asynarchus</i>		<i>Asynarchus amurensis</i>	Ulmer, 1905	233.
			<i>Brachypsyche</i>		<i>sp</i>		234.
			<i>Stenophylax</i>		<i>sp</i>		235.
					<i>Stenophylax lateralis</i>	Stephens, 1837	236.
			<i>Pseudostenophylax</i>		<i>sp</i>		237.
			<i>Potamophylax</i>		<i>Potamophylax latipennis</i>	Curtis, 1834	238.
			Calamoceratidae	<i>Ganonema</i>	<i>Ganonema</i>	MacLachlan,	239.

					<i>extensum</i>	1866	
		Megalopte ra	Sialidae	<i>Sialis</i>	<i>sp</i>		240.

## Распределение видов донных беспозвоночных в водотоках Алтае-Саянского экорегиона

Таксон	Северный Алтай						Западный Саян				
	р.Сема	р.Черга	р.Песчаная	р.Ануй	р.Сараса	Все реки	р.Она	р.Кебеж	р.Таштып	р.Иджим	Все реки
<i>Rhyacophila mirabilis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhyacophila retracta</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Rhyacophila impar</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Rhyacophila sibirica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rhyacophila cedrensis</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Rhyacophila monstrosa</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rhyacophila angulata</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Rhyacophila narvae</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Ceratopsyche nevae</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Ceratopsyche orientalis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0





<i>Halesus radiatus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Halesus tescellatus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Ecliossomyia digitata</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Anabolia laevis</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Anabolia servata</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Dicosmoecus palatus</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Dicosmoecus obsuripennis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Limnophilus stigma</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Asynarchus amurensis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Brachypsyche sp</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ceraclea exicsa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ganonema extensum</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pteronarcus reticulata</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Isoperla altaica</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Isoperla eximia</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Isoperla obscurata</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Isoperla lunigera</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Isoperla mongolica</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0

<i>Pictetiella asiatica</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Diura nanseni</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Megarcys ochracea</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Arcynopteryx polaris</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Skawala pusilla</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Amphinemura borealis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Nemoura arctica</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Nemoura sahlbergi</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Kamimuria exilis</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Paragnetina flavotincta</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Suwallia telechojensis</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Alloperla deminuta</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Alloperla rostellata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Alloperla joosti</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Mesocapnia silvatica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Eucapnopsis brevicauda</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Capnia atra</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Paraleuctra zapekinae</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0

<i>Leuctra fusca</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Leptophlebia chocolata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Leptophlebia oltioculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ephemerella orientalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Ephemerella mucronata</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Ephemerella aurivilli</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Ephemerella lepnevae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ephemerella triacoutha</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Ephemerella lenoki</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Ephemerella kozkovi</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Ephemerella setigera</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ephemerella ignita</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ephemerella nuda</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Ephemerella zapekinae</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ephemerella notata</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ephoron nigradorsum</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Ephemerra sachalini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ephoron vigro</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Baetopus wartensis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0

<i>Baetis pseudothermicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Baetis sibiricus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Baetis vernus</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
<i>Baetis fuscatus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Baetiella tuberculatus</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Baetis bicaudatus</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Baetis ursinus ursinus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Baetis ussurinus</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Baetis feles</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Baetis fenestratus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Baetis orientalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Baetis gnom</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Baetis rodani</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Baetis lapponicus</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Baetis tricolor</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Baetis tonneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centroptilum luteolum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Cynigma abnormis</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cynigma hirasana</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1

<i>Cynigma lyroformis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Epeorus pellucidus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Epeorus carvatulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Iron maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Iron alexandri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Afghanurus joernensis</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Afghanurus vicinus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ecdyonurus abracadarus</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>Ecdyonurus inversus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ecdyonurus asperus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Heptagenia flava</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Heptagenia sulphurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Rhithrogena putoranica</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Rhithrogena Joosti</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Rhithrogena lepnevae</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rhithrogena cava</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Rhithrogena brunea</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Rhithrogena sibirica</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1

<i>Rhithrogena grandifolia</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Rhiythrogena kurenzovi</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ameletus parvus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ameletus innopinatus</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>Ameletus montanus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Potamanthus luteus</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Caenis horaria</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Caenis miaria</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Caenis robusta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Caenis rivulorum</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Choroterpes altiocus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ophiogomphus serpentinus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Esolus sp</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Macronychus sp</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Krenosmittia sp</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Tvetenia sp.1</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Tvetenia sp.2</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1

<i>Orthoclaadiinae 1</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Orthoclaadiinae 2</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Orthoclaadiinae 3</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Orthoclaadiinae 4</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Orthoclaadiinae 5</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Orthoclaadiinae 6</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Orthoclaadiinae 7</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Orthoclaadiinae 8</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Orthoclaadiinae 9</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Abiskomyia virgo</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cricotopus sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Parakiefferiella bathophila</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Stilocladius sp</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Boreoheptagyia legeri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Diamesinae sp 1</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Diamesinae sp 2</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Diamesinae sp 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Pseudodiamesa gr</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0

<i>nivosa</i>											
<i>Protomytini</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Stictochironomus sp</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Chironomus sp</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Polypedilum sp</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Micropsectra sp</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chironominae sp1</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Chironominae sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Chironominae sp3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Tanypodinae sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Prodimesa ovracea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lispe sp</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Anotocha vitrippensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Antocha alpigena</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Dicranata bimaculata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Helius longirostris</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Atherix ibis</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Atherix basilica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Arctotipula salisetorum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

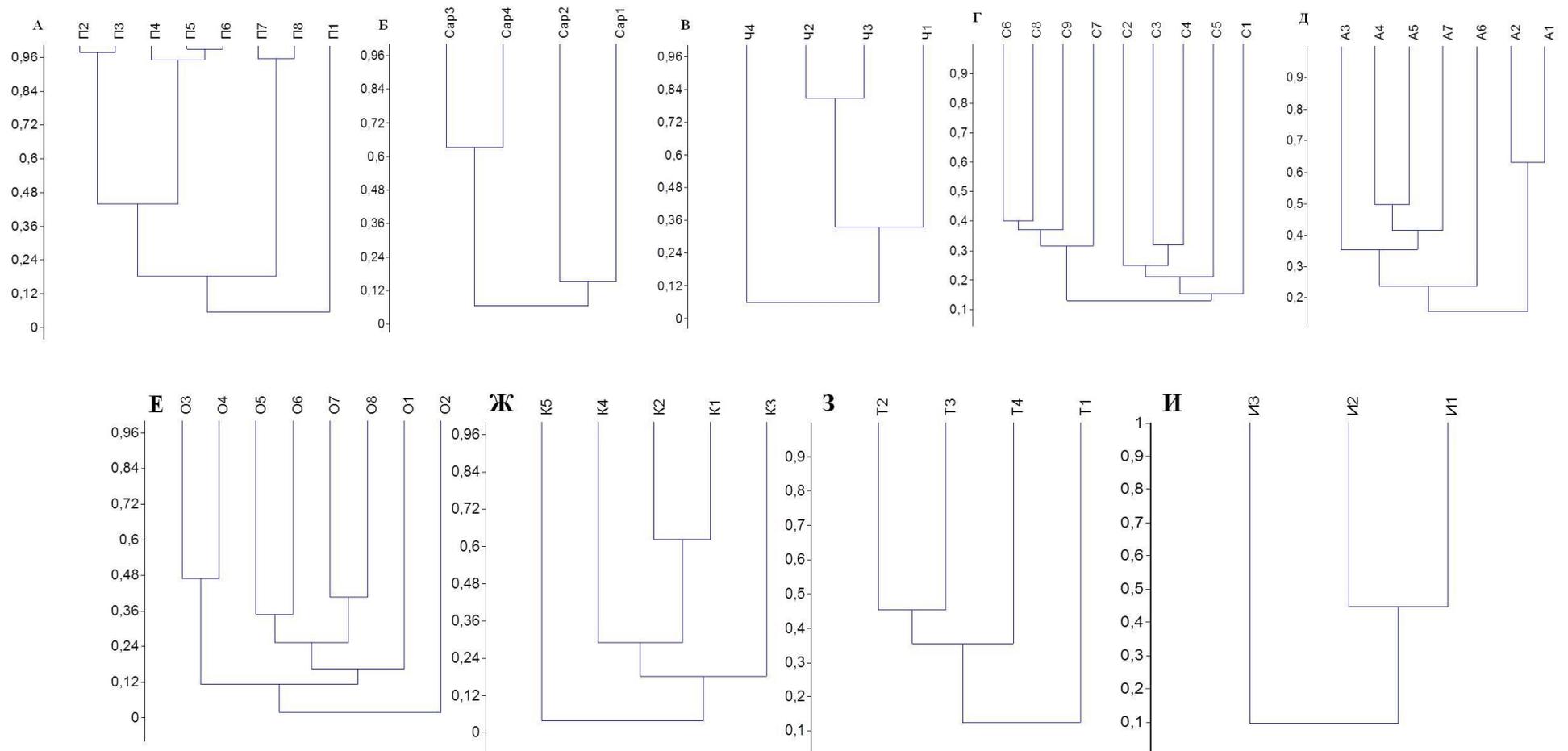
<i>Tipula sp.1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tipula sp.2</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ilione lineata</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Agathon decorilarva</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Agathon bilobatoides</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Asioreas 4</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Asioreas 5</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Asioreas tianshanica</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Neohapalotrix manschukuensis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phylorus asiaticus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Friesia alajensis</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cnetha verna</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cnetha meigeni</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cnetha beltukovae</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Cnetha curvans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Simulium reptans</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Simulium morsitans</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Simulium frigidum</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0

<i>Simulium decimatum</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Simulium paramorsitans</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Simulium palustre</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Simulium jacuticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Simulium tumulosum</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
<i>Simulium pavlovskii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Simulium truncatum</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Eusimulium latipes</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Prosimulium pronevitshae</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Prosimulium tridentatum</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Prosimulium hirtipes</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Prosimulium ursinum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Prosimulium macrophyga</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Prosimulium isos</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Withelmia eqina</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1

<i>Metacnethia pallipes</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Metacnethia trigonia</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Metacnethia edwarsiana</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Cnephia lapponica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Gymnopais trifistulatus</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Heldon rubicundus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Heldon alpestre</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Pagastia orientalis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Sialis sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Gammarus sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Gammarus barnaulensis</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Gammarus lacustris</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gammarus pellucidus</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Bithinia lichi</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Lymnaea ovata</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Polycellis sp</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Planaria sp</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1

<i>Dendrocoelum sp.1</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Dendrocoelum sp.2</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Enchytraeidae</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chaetogaster diastrophus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Erpobdella octoculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Всего таксонов</i>	112	41	113	65	44	175	89	78	64	48	169

## Участки трансформации сообществ донных беспозвоночных вдоль продольного профиля рек (индекс Брея-Кертиса)



А — р.Песчаная; Б — р. Сараса; В — р. Черга; Г — р. Сема; Д — р. Ануй; Е — р. Она; Ж — р. Кебеж; З — р. Таштып; И — р. Иджим

## Значения коэффициента ранговой корреляции Спирмена для сообществ донных беспозвоночных Западного Саяна

	O1	O2	O3	O4	O5	O6	O7	O8	K1	K2	K3	K4	K5	И1	И2	И3	T1	T2	T3	T4
O1	1,00	0,33	0,28	0,28	0,58	0,63	0,73	0,39	0,48	0,47	0,64	0,01	0,65	0,48	0,51	0,47	0,33	0,42	0,78	0,33
O2	0,33	1,00	0,61	0,10	0,39	0,58	0,11	0,02	-0,09	0,13	0,10	0,27	0,35	-0,51	0,24	0,46	-0,06	0,27	0,28	-0,09
O3	0,28	0,61	1,00	0,63	0,60	0,79	0,55	0,68	0,33	0,06	0,38	0,59	0,69	-0,22	0,11	0,31	0,54	0,20	0,53	0,14
O4	0,28	0,10	0,63	1,00	0,74	0,47	0,54	0,67	0,05	0,19	0,11	0,24	0,64	0,05	0,42	0,37	0,26	0,36	0,51	0,03
O5	0,58	0,39	0,60	0,74	1,00	0,75	0,50	0,61	0,31	0,75	0,14	0,17	0,87	0,10	0,77	0,82	0,34	0,63	0,78	0,25
O6	0,63	0,58	0,79	0,47	0,75	1,00	0,54	0,60	0,48	0,50	0,42	0,61	0,75	-0,08	0,31	0,51	0,54	0,20	0,64	0,08
O7	0,73	0,11	0,55	0,54	0,50	0,54	1,00	0,64	0,69	0,13	0,88	0,24	0,67	0,64	0,34	0,13	0,73	0,47	0,86	0,54
O8	0,39	0,02	0,68	0,67	0,61	0,60	0,64	1,00	0,59	0,27	0,38	0,16	0,85	0,27	0,12	0,39	0,66	0,16	0,62	0,49
K1	0,48	-0,09	0,33	0,05	0,31	0,48	0,69	0,59	1,00	0,38	0,76	0,21	0,58	0,67	0,18	0,14	0,93	0,31	0,70	0,76
K2	0,47	0,13	0,06	0,19	0,75	0,50	0,13	0,27	0,38	1,00	-0,05	-0,08	0,60	0,22	0,76	0,82	0,22	0,54	0,56	0,31
K3	0,64	0,10	0,38	0,11	0,14	0,42	0,88	0,38	0,76	-0,05	1,00	0,31	0,38	0,64	0,07	-0,16	0,76	0,26	0,67	0,51
K4	0,01	0,27	0,59	0,24	0,17	0,61	0,24	0,16	0,21	-0,08	0,31	1,00	0,06	-0,30	-0,18	-0,26	0,47	-0,22	0,07	-0,37
K5	0,65	0,35	0,69	0,64	0,87	0,75	0,67	0,85	0,58	0,60	0,38	0,06	1,00	0,27	0,55	0,75	0,56	0,54	0,86	0,57
И1	0,48	-0,51	-0,22	0,05	0,10	-0,08	0,64	0,27	0,67	0,22	0,64	-0,30	0,27	1,00	0,33	-0,03	0,53	0,43	0,58	0,71
И2	0,51	0,24	0,11	0,42	0,77	0,31	0,34	0,12	0,18	0,76	0,07	-0,18	0,55	0,33	1,00	0,74	0,10	0,91	0,71	0,34
И3	0,47	0,46	0,31	0,37	0,82	0,51	0,13	0,39	0,14	0,82	-0,16	-0,26	0,75	-0,03	0,74	1,00	0,01	0,59	0,57	0,32
T1	0,33	-0,06	0,54	0,26	0,34	0,54	0,73	0,66	0,93	0,22	0,76	0,47	0,56	0,53	0,10	0,01	1,00	0,26	0,66	0,61
T2	0,42	0,27	0,20	0,36	0,63	0,20	0,47	0,16	0,31	0,54	0,26	-0,22	0,54	0,43	0,91	0,59	0,26	1,00	0,77	0,58
T3	0,78	0,28	0,53	0,51	0,78	0,64	0,86	0,62	0,70	0,56	0,67	0,07	0,86	0,58	0,71	0,57	0,66	0,77	1,00	0,67
T4	0,33	-0,09	0,14	0,03	0,25	0,08	0,54	0,49	0,76	0,31	0,51	-0,37	0,57	0,71	0,34	0,32	0,61	0,58	0,67	1,00

Зеленым цветом отмечены значения превышающее 0,7, при значении  $p \leq 0,05$

## Значения коэффициента ранговой корреляции Спирмена для сообществ донных беспозвоночных Северного Алтая

	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	П1	П2	П3	П4	П5	П6	П7	П8	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	Ч1	Ч2	Ч3	Ч4	CA P1	CA P2	CAP 3	CAP4
C1	0,15	-	0,18	0,24	0,28	0,62	0,38	0,73	0,55	0,38	0,39	0,47	0,67	0,23	0,47	0,33	0,26	0,23	0,40	0,41	0,46	0,68	0,34	0,15	0,20	0,35	0,60	0,19	0,34	-0,04	0,49
C2	1,00	-	0,19	0,19	0,65	0,64	0,37	0,60	0,16	0,18	0,75	0,70	0,15	0,61	0,68	0,78	0,10	0,21	0,48	0,34	0,14	0,75	0,19	0,10	0,39	0,44	0,47	0,42	0,46	0,79	0,55
C3	0,57	1,00	0,19	0,50	0,14	0,11	0,13	0,17	0,01	0,56	0,77	0,31	0,19	0,14	0,13	0,09	0,30	0,38	0,03	0,19	0,05	0,48	0,31	0,04	0,31	0,18	0,06	0,20	0,03	-0,18	0,00
C4	0,19	0,19	1,00	0,85	0,78	0,52	0,67	0,56	0,44	0,54	0,18	0,65	0,19	0,24	0,46	0,37	0,16	0,19	0,32	0,57	0,06	0,45	0,18	0,83	0,22	0,17	0,60	0,67	0,75	0,48	0,31
C5	0,19	0,50	0,85	1,00	0,54	0,39	0,54	0,37	0,21	0,56	0,16	0,39	0,37	0,08	0,20	0,18	0,42	0,13	0,14	0,62	0,26	0,17	0,38	0,68	0,25	0,26	0,44	0,38	0,61	0,24	0,15
C6	0,65	0,14	0,78	0,54	1,00	0,81	0,86	0,71	0,18	0,52	0,39	0,95	0,42	0,75	0,77	0,73	0,10	0,29	0,67	0,80	0,41	0,78	0,52	0,65	0,55	0,54	0,60	0,85	0,96	0,88	0,65
C7	0,64	0,11	0,52	0,39	0,81	1,00	0,74	0,92	0,25	0,23	0,36	0,81	0,44	0,74	0,76	0,74	0,17	0,34	0,77	0,72	0,40	0,87	0,60	0,29	0,55	0,81	0,82	0,54	0,76	0,67	0,90
C8	0,37	0,13	0,67	0,54	0,86	0,74	1,00	0,64	0,05	0,49	0,12	0,86	0,48	0,79	0,83	0,69	0,28	0,30	0,86	0,89	0,56	0,69	0,70	0,43	0,28	0,51	0,54	0,87	0,93	0,67	0,72
C9	0,60	0,17	0,56	0,37	0,71	0,92	0,64	1,00	0,27	0,07	0,54	0,77	0,36	0,49	0,77	0,70	0,26	0,37	0,66	0,55	0,20	0,90	0,34	0,22	0,29	0,57	0,95	0,47	0,63	0,47	0,80
П1	0,16	0,01	0,44	0,21	0,18	0,25	0,05	0,27	1,00	0,17	0,22	0,02	0,47	0,06	0,26	0,40	0,39	0,44	0,12	0,21	0,44	0,19	0,41	0,77	0,07	0,40	0,22	0,40	0,15	0,10	-0,20
П2	0,18	0,56	0,54	0,56	0,52	0,23	0,49	0,07	0,17	1,00	0,18	0,34	0,04	0,32	0,35	0,51	0,11	0,42	0,24	0,60	0,20	0,03	0,48	0,42	0,09	0,35	0,19	0,33	0,52	0,63	0,14
П3	0,75	0,77	0,18	0,16	0,39	0,36	0,12	0,54	0,22	0,18	1,00	0,57	0,28	0,12	0,52	0,54	0,04	0,10	0,09	0,10	0,06	0,68	0,18	0,02	0,10	0,06	0,41	0,27	0,23	0,36	0,14
П4	0,70	0,31	0,65	0,39	0,95	0,81	0,86	0,77	0,02	0,34	0,57	1,00	0,56	0,75	0,87	0,80	0,17	0,29	0,71	0,80	0,53	0,90	0,52	0,44	0,46	0,47	0,60	0,85	0,92	0,80	0,65
П5	0,15	-	0,19	0,37	0,42	0,44	0,48	0,36	-	0,04	0,28	0,56	1,00	0,40	0,39	0,40	-	-	0,26	0,72	0,92	0,48	0,67	0,03	0,49	0,37	0,14	0,34	0,56	0,29	0,19



CA P2	0,46	0,03	-	0,75	0,61	0,96	0,76	0,93	0,63	0,15	0,52	0,23	0,92	0,56	0,78	0,73	0,65	0,17	0,26	0,70	0,90	0,59	0,72	0,66	0,63	0,54	0,53	0,49	0,89	1,00	0,79	0,61
CA P3	0,79	0,18	-	0,48	0,24	0,88	0,67	0,67	0,47	0,10	0,63	0,36	0,80	0,29	0,80	0,67	0,77	0,16	0,09	0,58	0,70	0,40	0,60	0,54	0,46	0,57	0,59	0,36	0,67	0,79	1,00	0,55
CA P4	0,55	0,00	0,31	0,15	0,65	0,90	0,72	0,80	0,20	0,14	0,14	0,65	0,19	0,80	0,73	0,64	0,09	0,53	0,92	0,57	0,26	0,76	0,57	0,12	0,35	0,78	0,73	0,51	0,61	0,55	1,00	

Зеленым цветом отмечены значения превышающее 0,70, при значении  $p \leq 0,05$