



УДК 574.587

Сообщества макробеспозвоночных горных водотоков Алтая: факторы формирования и особенности распределения в градиенте высоты над уровнем моря

Л.В. Яныгина*, О.С. Бурмистрова, Д.Д. Волгина, А.В. Котовщиков, В.Л. Парадосский и П.А. Шипунов

Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Молодежная, 1, 656038 Барнаул, Алтайский край, Россия; e-mail: yan_lv@mail.ru

Представлена 3 февраля 2023; после доработки 23 марта 2023; принята 24 июля 2023.

РЕЗЮМЕ

С увеличением высоты над уровнем моря изменяются как абиотические, так и биотические условия в горных водотоках. Для оценки особенностей пространственного распределения, а также выявления ведущих факторов этой динамики проанализированы данные по видовому богатству, численности и биомассе ЕРТ таксонов (поденок, веснянок, ручейников) макробеспозвоночных в 21 малом горном водотоке Алтая. По их расположению все реки были разделены на 4 группы: протекающие в низкогорной (менее 1000 м над ур. м.) зоне, в нижнем (1000–1500 м) и верхнем (1500–2000 м) ярусе среднегорий, а также в высокогорной (выше 2000 м) зоне. В исследованных горных водотоках Алтая отмечен 71 ЕРТ таксон макробеспозвоночных. Видовое богатство (по среднему числу видов в пробе), а также значения численности и биомассы макробеспозвоночных снижались с увеличением высоты над уровнем моря. Максимальную долю дисперсии структурных показателей сообществ объясняло совместное влияние высотной зоны и уровня развития фитопланктона (оцененного по содержанию хлорофилла *a*). При этом включенные в GLM анализ категориальные предикторы (как абиотические, так и биотические) лучше объясняли вариабельность показателей, связанных с разнообразием, чем изменчивость численности и биомассы. Выявленные тенденции снижения видового богатства ЕРТ таксонов макробеспозвоночных с высотой, ведущие к формированию бедных в таксономическом отношении и особо уязвимых сообществ в высокогорных районах, следует учитывать при разработке программ экологического мониторинга горных водотоков.

Ключевые слова: Верхняя Обь, высотный градиент, горные реки, зообентос, пространственное распределение

Macroinvertebrates of Altai mountain rivers: factors of their formation and features of distribution within altitudinal gradient

L.V. Yanygina*, O.S. Burmistrova, D.D. Volgina, A.V. Kotovschikov, V.L. Paradossky and P.A. Shipunov

Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Molodezhnaya St. 1, 656038 Barnaul, Russia; e-mail: yan_lv@mail.ru

Submitted February 3, 2023; revised March 23, 2023; accepted July 24, 2023.

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ABSTRACT

With an increase in altitude, both abiotic and biotic conditions in mountain watercourses change. To assess the features of spatial distribution of macroinvertebrates as well as to identify the driving factors of this dynamics, the data on species richness, abundance and biomass of EPT taxa (mayfly, stonefly, caddisfly) from 21 small mountain rivers of Altai were analyzed. By location, all rivers were divided into 4 groups: the ones running in the low-mountain (<1000 m asl) zone, in the low (1000–1500) and upper (1500–2000) parts of the middle mountains and in the high-mountain (> 2000 m asl) zone. A total of 71 EPT macroinvertebrate taxa were recorded in the studied streams. Species richness (according to the average species number per sample) as well as abundance and biomass of macroinvertebrates decreased with an increase in altitude. The maximum variance in structural indicators of communities appeared due to the combined influence of the location of the altitudinal zone and phytoplankton development level (estimated by the content of chlorophyll *a*). At the same time, categorical predictors (both abiotic and biotic) included in the analysis better explained the variability of diversity-related indicators than that of abundance and biomass. When developing the environmental monitoring programs for mountain watercourses, the identified trends in reduction (with altitude) of species richness of macroinvertebrate taxa responsible for the formation of taxonomically poor and strongly vulnerable communities in high-altitude areas should be taken into account.

Key words: Upper Ob, altitudinal gradient, mountain rivers, zoobenthos, spatial distribution

ВВЕДЕНИЕ

Выявление факторов окружающей среды, определяющих пространственное распределение гидробионтов, является одной из важнейших задач пресноводной гидробиологии. Особый интерес в этой связи вызывают исследования ненарушенных и минимально нарушенных местообитаний. Понимание закономерностей распределения биоты вне зон антропогенного воздействия важно не только для познания фундаментальных законов пространственной организации сообществ, но и лежит в основе современных подходов к оценке экологического состояния водных объектов.

Высотный градиент – один из наиболее значимых экологических градиентов (Körner 2007; Wang et al. 2017; Echeverría-Galindo et al. 2019; Bhat et al. 2020; García-Ríos et al. 2020). Однако, несмотря на растущий интерес экологов к изучению пространственных аспектов организации сообществ гидробионтов и признание важности высотного градиента в распределении макробеспозвоночных (Jacobsen 2004; Tomanova et al. 2007; Tonkin et al. 2017; He et al. 2020; Ao et al. 2022; Yalles-Satha et al. 2022), общих закономерностей изменения разнообразия и плотности зообентоса в зависимости от высоты над уровнем моря до сих пор не выявлено. Многочисленными исследованиями показано, что видовое богатство существенно различается в разных высотных зонах, однако характер

распределения сильно варьирует в зависимости от рассматриваемых показателей: горной страны, диапазона высот, других значимых условий, а также таксонов, вовлеченных в анализ (Heriques-Oliveira and Nessimian 2010; Jeong et al. 2010; Wang et al. 2011; Arana et al. 2021; Guo et al. 2022).

Алтайские горы входят в число десяти наиболее крупных по площади горных систем мира. Значительная протяженность горной системы (около 2000 км) и выраженный высотный градиент (более 4000 м) создают существенную неоднородность условий обитания гидробионтов в реках региона. Кроме того, благодаря расположению Алтайской горной страны на границе Восточной Палеарктики, многие популяции обитают на границе своего ареала, что делает их особо уязвимыми к любым неблагоприятным воздействиям. Вместе с тем большая часть территории Алтая слабо населена и мало освоена, а антропогенному воздействию подвержены преимущественно низкорослые районы, где расположены самые крупные населенные пункты и промышленные предприятия. При этом антропогенно нарушенные участки расположены локально, что дает возможность широкого выбора рек для исследований естественной динамики биоценозов.

Цель исследования – оценка роли факторов, связанных с изменением высоты над уровнем моря, в распределении макробеспозвоночных горных водотоков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы был отобран в апреле–мае 2022 г. на 21 водотоке бассейнов рек Бия и Катунь (притоки Верхней Оби). Для исследования были выбраны очень малые водотоки со схожими гидроморфологическими характеристиками: длиной от 10 до 24 км, каменистыми грунтами и скоростью течения 0.5–1.0 м/с. По высотному градиенту были выделены 4 зоны (зона 1 – менее 1000 м над уровнем моря, зона 2 – 1000–1500 м, зона 3 – 1500–2000 м, зона 4 – выше 2000 м). В каждой высотной зоне было обследовано по 5 водотоков (в зоне 1 – 6 водотоков); точки отбора проб располагались на участках, наименее подверженных антропогенному воздействию (выше населенных пунктов).

Макробеспозвоночных собирали с помощью рамочного пробоотборника типа «Surber sampler» (Everall et al. 2017) с мешком из газа (ячейка 220×220 мкм). На разнородных участках (в рипалях, медиалах, перекатах и на плесах) каждого водотока отобрано по 10 проб (всего 205 проб). Пробы промывали через капроновый газ с размером ячеек 350 мкм, выбирали макробеспозвоночных и фиксировали их 70%-ным этиловым спиртом. Затем определяли таксономическую принадлежность животных, считали их и взвешивали на торсионных весах ВТ-500. Одновременно со сбором макробеспозвоночных в местах отбора проб измеряли скорость течения, ширину реки и глубину, оценивали уровень затенения реки (%), отбирали воду для определения химического потребления кислорода (ХПК), биохимического потребления кислорода за 5 суток (БПК₅) и содержания биогенных элементов (фосфаты, аммоний, нитриты, нитраты). Дополнительно многопараметрическим зондом YSI 6600 V2-03 измерена температура воды, прозрачность, концентрация и уровень насыщения воды кислородом, общая минерализация, электропроводность, окислительно-восстановительный потенциал (ОВП), pH среды, соленость. В местах отбора проб оценивали долю песка (частицы с диаметром менее 2 мм), дресвы (2–16 мм), щебня (16–64 мм), гальки (64–256 мм), булыжников (256–1024 мм) и валунов (более 1024 мм). В дальнейшем эти данные были использованы для расчета среднего размера частиц субстрата (Kondolf and Li 1992).

Для оценки биотических факторов формирования сообществ макробеспозвоночных в каждом водотоке оценивали проективное покрытие (%) камней мхом, уровень развития фитоперифитона (в смывах с трех камней) и фитопланктона (по содержанию хлорофилла *a* в ацетоновом экстракте), а также видовое богатство, численность и биомассу зоопланктона.

Для выявления основных факторов, определяющих особенности распределения макробеспозвоночных в градиенте высоты над уровнем моря, были использованы многомерные статистические методы. Для сокращения числа взаимосвязанных физико-химических и биотических переменных, характеризующих среду обитания макробеспозвоночных, и классификации переменных был использован метод главных компонент. Структурные характеристики сообществ макробеспозвоночных (показатели видового разнообразия и плотности) были использованы в качестве вспомогательных переменных. Для проверки статистической значимости межгрупповых различий структуры сообществ макробеспозвоночных рек различных высотных зон применен дискриминантный анализ. В качестве переменных-дескрипторов использованы данные по относительной численности отдельных видов макробеспозвоночных в водотоках. Результаты анализа представлены в виде диаграммы рассеяния канонических значений в пространстве двух главных канонических осей. При дисперсионном анализе в качестве зависимых переменных использовали значения общего видового богатства ЕРТ таксонов макробеспозвоночных (S), среднего числа видов в пробе (S_{av}), численности (N) и биомассы (B) в каждом водотоке, в качестве предикторов – все измеренные и описанные выше абиотические и биотические характеристики водотоков, а также высотное расположение участков (высотная зона). Оценку совместного влияния этих факторов на зависимые переменные выполняли с помощью обобщенных линейных моделей (GLM анализ). Нулевую гипотезу об отсутствии различий между выборками отвергали при $p > 0.05$. Все показатели представлены в виде средних значений со стандартными ошибками. Статистический анализ данных выполнен с помощью пакета программ “Statistica 6.0”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследованных горных водотоках Алтая отмечен 71 ЕРТ таксон макробеспозвоночных. Донные сообщества исследованных рек существенно различались по таксономическому составу и уровню развития: видовое богатство ЕРТ таксонов изменялось от 3 до 21 видов в пробе, численность – от 0.1 до 10.8 тыс. экз./м², биомасса – от 0.1 до 52.9 г/м². Наибольшая частота встречаемости отмечена для *Cinygmula* cf. *hirasana* (Imanishi, 1935) (83% проб), *Rhyacophila* gr. *sibirica* (52%) и *Taenioneta japonicum* (Matsumura, 1904) (51%). Все эти таксоны встречались во всех высотных зонах. Среднее видовое богатство (среднее число таксонов в пробе) снижалось от низкогорных водотоков к высокогорным (Рис. 1). При этом общее видовое богатство ЕРТ таксонов макробеспозвоночных в высокогорных водотоках (24 вида) оказалось

выше, чем в верхнем ярусе среднегорий (20 видов). Наиболее значимое снижение видового богатства (более чем в 2 раза) было отмечено при переходе от низкогорной зоны к нижнему ярусу среднегорий. Снижение разнообразия макробеспозвоночных с высотой проявлялось не только на уровне вида, но и для более крупных таксонов. Так, в низкогорных водотоках отмечены 23 семейства и 44 рода, в нижнем ярусе среднегорий – 16 и 23, в верхнем ярусе среднегорий – 13 и 14, в высокогорье – 13 и 16 соответственно.

Дискриминантный анализ показал, что не только видовое богатство, но и структура сообществ также существенно изменялась от низкогорных водотоков к высокогорным (Лямбда Уилкса $\lambda = 0.004$, $F = 10.70$, $p < 0.0001$). При этом отдельные группы образовали низкогорные (до 1000 м над ур. м.), среднегорные (от 1000 до 2000 м над ур. м.) и высокогорные (выше 2000 м

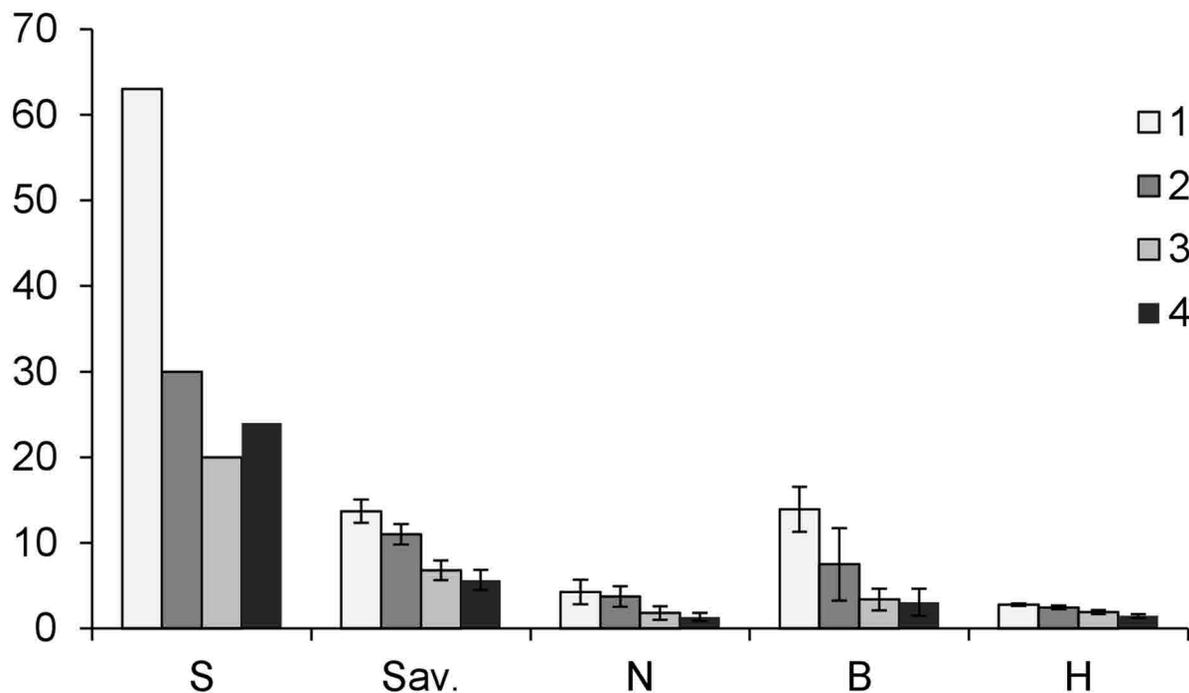


Рис. 1. Общее видовое богатство (S), среднее число видов в пробе (S_{av}), численность (N, тыс. экз./м²), биомасса (B, г/м²) и индекс видового разнообразия Шеннона (бит/экз.) ЕРТ таксонов макробеспозвоночных различных высотных зон Алтая (1 – менее 1000 м над ур. м., 2 – 1000–1500 м, 3 – 1500–2000 м, 4 – выше 2000 м).

Fig. 1. Total species richness (S), average species number per sample (S_{av}), abundance (N, thousand ind./m²), biomass (B, g/m²) and Shannon diversity (bit/ind.) of EPT macroinvertebrate taxa in various altitudinal zones of Altai (1 – below 1000 m above sea level, 2 – 1000–1500 m, 3 – 1500–2000 m, 4 – over 2000 m).

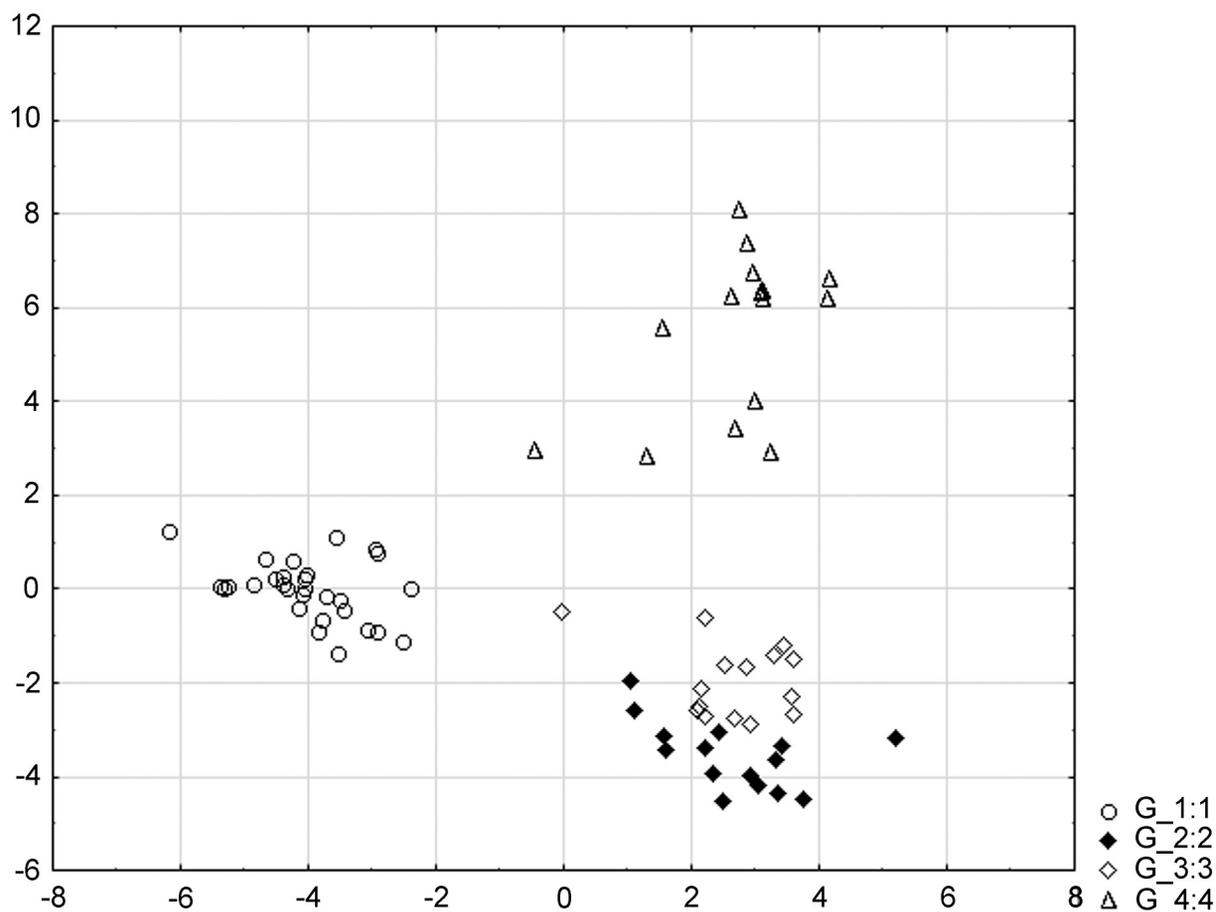


Рис. 2. Диаграмма рассеяния канонических значений в пространстве главных дискриминирующих корней при анализе выборок бентоса горных водотоков различных высотных зон Алтая (1 – менее 1000 м над ур. м., 2 – 1000–1500 м, 3 – 1500–2000 м, 4 – выше 2000 м).

Fig. 2. Discriminant composition analysis of macroinvertebrates from mountain streams located in different altitudinal zones of Altai (1 – below 1000 m above sea level, 2 – 1000–1500 m, 3 – 1500–2000 m, 4 – over 2000 m).

над ур. м.) водотоки (Рис. 2). Реки различных зон среднегорий (1000–1500 и 1500–2000 м над ур. м.) фактически образовали общую группу. Наибольший вклад в дискриминацию вносили различия в относительной численности *Ephemera* (*Drunella*) *triacantha* Tschernova, 1949 ($\lambda = 0.31$; $F = 38.17$; $p < 0.0001$), *Rhithrogena* cf. *hirasana* ($\lambda = 0.33$; $F = 35.82$; $p < 0.0001$), *Nemoura sahlbergi* Morton, 1896 ($\lambda = 0.40$; $F = 25.94$; $p < 0.0001$), *Amphinemura borealis* (Morton, 1894) ($\lambda = 0.60$; $F = 11.76$; $p < 0.0001$) и *Ephemera mucronata* (Bengtsson, 1909) ($\lambda = 0.60$; $F = 11.43$; $p < 0.0001$).

Изменения значений численности и биомассы с высотой в целом повторяли тенденции, характерные для среднего видового богат-

ства – снижались с увеличением высоты над уровнем моря. В низкогорье наибольшую долю численности составляли *Rhithrogena* cf. *hirasana* (15% общей численности) и *Amphinemura borealis* (20%), в нижнем ярусе среднегорий – *Baetis bicaudatus* Dodds, 1923 (18%) и *Rhithrogena* cf. *hirasana* (35%), в верхнем ярусе среднегорий – *Rhodobaetis* sp. (21%) и *Rhithrogena* cf. *hirasana* (44%), в высокогорье – *Rhithrogena* cf. *hirasana* (36%) и *Nemoura sahlbergi* (36%).

Следующим этапом работы стало выявление факторов окружающей среды, наиболее значимо влияющих на структурные характеристики горных водотоков. В связи с высокой согласованностью изменений некоторых из

Таблица 1. Факторные нагрузки на основе корреляций (*вспомогательные переменные).**Table 1.** Correlation-based factor loading (*auxiliary variables).

Показатель / Indicator	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Электропроводность, мСм/см / Conductivity, uS/cm	-0.21	0.90	0.09	-0.12	0.05	0.09
Удельное электрическое сопротивление, Ом*м Resistivity, Ohm*cm	0.26	-0.75	-0.20	0.15	-0.24	0.00
Общая минерализация, г/л / TDS, g/L	-0.45	0.87	0.02	-0.06	0.14	0.00
Содержание солей, ppt / Salinity, ppt	-0.44	0.88	0.04	-0.06	0.12	-0.01
pH	-0.23	-0.03	0.59	0.68	-0.12	0.12
Окислительно-восстановительный потенциал, мВ / ORP, mV	0.19	0.22	-0.52	-0.71	0.12	-0.19
Мутность / Turbidity, NTU	-0.53	-0.17	0.32	-0.10	0.52	0.13
Мох, % / Moss, %	-0.08	-0.22	-0.49	0.21	0.10	-0.69
Глубина, м / Depth, m	0.30	-0.34	0.02	-0.05	0.74	0.04
Ширина, м / Width, m	0.45	0.01	0.62	-0.06	0.18	-0.16
Затенение, % / Shading, %	0.07	-0.03	-0.64	0.28	0.48	0.06
Средний размер частиц субстрата, мм Average particle size of the substrate, mm	0.14	-0.24	-0.44	0.39	0.31	0.47
Фитопланктон, Хл <i>a</i> , мг/м ³ / Phytoplankton, Chl <i>a</i> , mg/m ³	-0.14	0.10	0.05	0.26	0.12	-0.58
Фитоперифитон, Хл <i>a</i> , мг/м ² / Phytoperiphyton, Chl, <i>a</i> , mg/m ²	-0.16	0.31	-0.07	0.71	0.01	-0.13
Скорость течения, м/с / Flow rate, m/s	0.64	0.06	0.53	0.13	0.20	-0.28
Концентрация аммония, мг/л Ammonium concentration, mg/l NH ₄	-0.80	-0.44	0.03	-0.13	-0.13	-0.09
Концентрация нитритов, мг/л / Nitrite concentration, mg/l (NO ₂)	-0.74	-0.53	0.16	-0.26	-0.02	-0.04
Концентрация фосфатов, мг/л Phosphate concentration, mg/l (PO ₄)	-0.78	-0.08	-0.15	0.21	0.02	-0.04
ХПК, мгО/л / COD, mgO/l	-0.48	-0.35	0.50	-0.13	0.31	-0.10
Содержание кислорода, мгО ₂ /л / mgO ₂ /l	-0.81	0.15	-0.32	0.26	-0.01	-0.01
БПК ₅ , мгО ₂ /л / BOD ₅ , mgO ₂ /l	-0.81	-0.38	0.08	-0.23	0.04	0.04
*Общее число видов / Total number of species (S)	-0.66	0.22	-0.25	0.23	-0.21	-0.42
*Число видов в пробе / Number of species per sample (S _{ав})	-0.69	0.02	-0.33	0.10	-0.23	-0.39
*Численность, тыс. экз./м ² / Abundance, thousand ind./m ² (N)	-0.49	-0.11	-0.24	-0.25	-0.25	-0.18
*Биомасса, г/м ² / Biomass, g/m ² (B)	-0.42	0.15	-0.15	0.22	-0.17	-0.30
*Индекс разнообразия Шеннона / Shannon Diversity Index (H)	-0.62	0.05	-0.38	0.33	-0.09	-0.34

анализируемых переменных был выполнен анализ главных компонент, который позволил выделить 6 главных факторов, объясняющих 79% суммарной дисперсии 21 переменной, включенной в анализ (Табл. 1). В главную компоненту PC1 вошли переменные, связанные с содержанием органических веществ и биогенных элементов в воде, в PC2 – факторы, определяющие общую минерализацию, PC3 – гидроморфологические характеристики водотоков, PC4 – окислительно-восстановительный потенциал и pH, PC5 – глубина, PC6 – показатели

первичной продуктивности. Показатели видового разнообразия, численность и биомасса макробеспозвоночных коррелировали преимущественно с PC1, т.е. с показателями, определяющими содержание органических веществ и биогенных элементов в воде. Отдельные показатели видового разнообразия и плотности макробеспозвоночных статистически значимо коррелировали также с температурой воды, морфометрическими характеристиками водотоков (ширина, глубина), концентрацией и уровнем насыщения воды кислородом (Табл. 2).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена между показателями зообентоса и факторами среды (жирным шрифтом выделены статистически значимые значения при $p < 0.05$).**Table 2.** Spearman correlation between macroinvertebrate and environmental variables (statistically significant values at $p < 0.05$ are highlighted in bold).

Показатель / Indicator	S	Sav	N	B	H
Температура / Temperature	-0.54	-0.65	-0.54	-0.24	-0.63
Электропроводность / Conductivity	0.21	0.05	-0.06	0.25	0.04
Общая минерализация / TDS	0.43	0.32	0.15	0.36	0.23
pH	0.15	-0.06	-0.34	0.13	0.08
Уровень насыщения кислородом / Oxygen saturation	0.61	0.52	0.25	0.58	0.57
Содержание кислорода / Oxygen concentration	0.74	0.79	0.57	0.51	0.79
Мутность / Turbidity	0.38	0.32	0.18	-0.01	0.21
Проективное покрытие мхом / Moss	0.39	0.41	0.35	0.21	0.58
Глубина / Depth	-0.55	-0.43	-0.24	-0.51	-0.41
Ширина / Width	-0.44	-0.47	-0.33	-0.52	-0.48
Затенение / Shading	0.19	0.14	-0.06	0.07	0.42
Средний размер частиц субстрата / Average particle size	-0.09	0.00	-0.09	-0.07	0.12
Фитопланктон, Хл <i>a</i> / Phytoplankton, Chl <i>a</i>	0.45	0.42	0.15	0.33	0.43
Фитоперифитон, Хл <i>a</i> / Phytoperiphyton, Chl <i>a</i>	0.20	0.15	0.08	0.56	0.41
Скорость течения / Flow rate	-0.47	-0.50	-0.37	-0.33	-0.35
Видовое богатство зоопланктона / Zooplankton species richness	-0.27	-0.47	-0.38	0.03	-0.35
Численность зоопланктона / Zooplankton abundance	0.00	-0.07	-0.04	0.18	-0.09
Биомасса зоопланктона / Zooplankton biomass	-0.05	-0.15	-0.07	-0.06	-0.17
Концентрация аммония / Ammonium concentration	0.61	0.66	0.50	0.33	0.54
ХПК / COD	-0.02	-0.11	-0.02	-0.01	-0.12
БПК5 / BOD5	0.51	0.54	0.44	0.34	0.44

Примечание: S – общее число видов в реке; Sav – среднее число видов в пробе; N – численность, тыс. экз./м²; B – биомасса; H – индекс разнообразия Шеннона.

Note: S – total number of species; Sav – number of species per sample; N – abundance, thousand ind./m²; B – biomass; H – Shannon Diversity Index.

GLM анализ показал, что наибольшую долю дисперсии зависимых переменных (S , S_{av} , H , N и B) объясняли высотная зона и концентрация кислорода в воде (Табл. 3). Взаимодействие факторов в большинстве случаев не увеличивало долю объясненной дисперсии структурных показателей сообществ макробеспозвоночных, что указывает на согласованное изменение рассматриваемых предикторов с высотой. Максимальную долю дисперсии структурных показателей сообществ макробеспозвоночных (77% вариации значений видового богатства, 68% вариации среднего числа видов в пробе и 63% вариации индекса видового разнообразия Шеннона) объясняло совместное влияние высотной зоны

и уровня развития фитопланктона (по концентрации хлорофилла *a* в воде). При этом включенные в GLM анализ категориальные предикторы (как абиотические, так и биотические) лучше объясняли варибельность показателей, связанных с разнообразием (S , S_{av} , H); варибельность значений численности и биомассы между водотоками, вероятно, в большей степени определялась особенностями жизненных циклов гидробионтов. Остальные предикторы, включенные в анализ (проективное покрытие камней мхом, уровень развития фитоперифитона, видовое богатство, численность и биомасса зоопланктона), не оказывали статистически значимого влияния на сообщества макробеспозвоночных.

Таблица 3. Результаты GLM-анализа изменчивости показателей видового разнообразия, численности и биомассы ЕРТ таксонов макробеспозвоночных на участках с различным сочетанием факторов среды.

Table 3. Results of GLM analysis of variability of species diversity, abundance and biomass of EPT taxa in sites with different combinations of environmental factors.

Предиктор Predictor		R2	F	<i>p</i>	Предиктор Predictor		R2	F	<i>p</i>
зона	S	0.72	14.74	<0.001	зона*субстрат	S	0.74	11.49	<0.001
zone	S _{av}	0.62	9.23	<0.001	(zone*substrate)	S _{av}	0.62	6.64	0.002
	N	0.23	1.70	0.204		N	0.24	1.25	0.330
	B	0.40	3.76	0.031		B	0.41	2.78	0.063
	H	0.61	8.74	0.001		H	0.61	6.20	0.003
h	S	0.34	9.58	0.006	зона* h	S	0.75	12.19	<0.001
	S _{av}	0.21	5.04	0.037	zone* h	S _{av}	0.63	6.88	0.002
	N	0.06	1.23	0.280		N	0.23	1.23	0.338
	B	0.18	4.21	0.054		B	0.41	2.77	0.063
	H	0.20	4.78	0.041		H	0.64	7.06	0.002
O ₂	S	0.65	34.90	<0.001	зона* O ₂	S	0.74	11.30	<0.001
	S _{av}	0.51	19.51	<0.001	zone* O ₂	S _{av}	0.63	6.71	0.002
	N	0.10	2.06	0.167		N	0.26	1.39	0.281
	B	0.19	4.54	0.046		B	0.46	3.37	0.035
	H	0.52	20.95	<0.001		H	0.64	7.15	0.002
NH ₄	S	0.18	4.25	0.053	зона* NH ₄	S	0.72	10.42	<0.001
	S _{av}	0.36	10.73	<0.001	zone* NH ₄	S _{av}	0.68	8.34	<0.001
	N	0.39	11.96	0.003		N	0.44	3.17	0.042
	B	0.06	1.22	0.284		B	0.40	2.69	0.069
	H	0.19	4.59	0.045		H	0.61	6.23	0.003
PO ₄	S	0.28	7.30	0.014	зона* PO ₄	S	0.72	10.47	<0.001
	S _{av}	0.40	12.73	0.002	zone* PO ₄	S _{av}	0.66	7.86	<0.001
	N	0.24	6.06	0.024		N	0.30	1.71	0.198
	B	0.13	2.85	0.108		B	0.40	2.66	0.071
	H	0.29	7.93	0.011		H	0.62	6.60	0.002
Фитопланктон	S	0.26	6.60	0.019	зона* Фитопланктон	S	0.77	13.14	<0.001
Phytoplankton	S _{av}	0.25	6.19	0.022	zone* Phytoplankton	S _{av}	0.68	8.42	<0.001
	N	0.05	1.03	0.323		N	0.24	1.25	0.331
	B	0.06	1.27	0.274		B	0.40	2.66	0.071
	H	0.14	3.14	0.093		H	0.63	6.67	0.002

Примечание: зона – высотная зона; h – глубина реки; PO₄ – концентрация фосфатов; NH₄ – концентрация аммония; Фитопланктон – концентрация хлорофилла а в фитопланктоне; субстрат – средний размер частиц субстрата. В таблице представлены только наиболее значимые предикторы.

Note: zone – altitudinal zone; h – river depth; PO₄ – phosphate concentration; NH₄ – ammonium concentration; Phytoplankton – chlorophyll a concentration in phytoplankton; substrate – average particle size of substrate. The table shows only the most significant predictors.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее значимым фактором изменения видового богатства макробеспозвоночных, их биомассы и разнообразия в исследованных горных водотоках Алтая стала высота участка над уровнем моря. Высотный градиент является одним из основных факторов, определяющих пространственное распределение макробеспозвоночных горных водотоков различных регионов мира (Contador et al. 2015; Arana et al. 2021; Ao et al. 2022). При этом изменение высоты над уровнем моря влияет на сообщества гидробионтов не напрямую, а посредством изменения с высотой ряда факторов, которые условно можно разделить на абиотические (например, температура, содержание кислорода, концентрация биогенных элементов), биотические (например, первичная продуктивность водных экосистем, характер наземной растительности) и пространственные (например, наличие барьеров для распространения видов) (Heriques-Oliveira and Nessimian 2010; Tonkin et al. 2017; He et al. 2020; Ao et al. 2022). Кроме того, низкое видовое богатство в высокогорных районах может быть связано с геологической молодостью этих зон и более поздним формированием на этих участках речных систем (в том числе в связи с более длительным оледенением) (Jacobsen 2003).

Наиболее важным фактором, определяющим изменение других биотических и абиотических характеристик с высотой, считается температура (Jacobsen 2003; Contador et al. 2015). Снижение температуры с высотой может проявляться даже на относительных небольших высотных градиентах (Tomanova et al. 2007). Температура обычно рассматривается в качестве основного фактора, определяющего повышение экстремальности условий обитания в высокогорных районах и вызывающего снижение показателей разнообразия и плотности сообществ макробеспозвоночных с высотой (Birrell et al. 2020). Снижение температуры воды с высотой ведет к замедлению метаболизма беспозвоночных (Culler et al. 2014) и препятствует распространению более теплолюбивых видов в высокогорные районы.

В горных водотоках Алтая показатели как разнообразия, так и плотности макробеспозвоночных коррелировали с температурой и содер-

жением органических веществ в воде, однако более значимым фактором пространственного распределения макробеспозвоночных стало содержание кислорода в воде (Табл. 2). Считается, что бурное течение горных водотоков способствует насыщению воды кислородом и создает благоприятные условия для дыхания гидробионтов (Chapman et al. 2004; García-Ríos et al. 2020; Rico-Sánchez et al. 2022). Кроме этого, снижение температуры воды повышает растворимость газов, что также ведет к увеличению концентрации кислорода в воде (Xing et al. 2014). Однако снижение температуры воды понижает и коэффициенты диффузии кислорода и делает воду более вязкой, что приводит к снижению доступности кислорода и ухудшению условий его потребления (Birrell et al. 2020). В исследованных горных водотоках Алтая концентрация кислорода – один из наиболее значимых абиотических факторов; изменения этого показателя с высотой определяли 65% дисперсии видового богатства и статистически значимо коррелировали со всеми структурными характеристиками сообществ макробеспозвоночных.

При анализе распределения макробеспозвоночных в высотном градиенте в ряде других исследований также была отмечена более высокая значимость содержания кислорода в воде по сравнению с температурой (Croijmans et al. 2021), что, вероятно, связано еще и с зависимостью содержания кислорода от содержания органических веществ в воде. Низкогорные водотоки обычно сильнее заселены и испытывают более высокую антропогенную нагрузку, что проявляется в увеличении содержания органических веществ и биогенных элементов и ведет к распространению в этой зоне более толерантных видов макробеспозвоночных. Содержание органических веществ и биогенных элементов объясняло до 40% вариации показателей видового разнообразия сообществ; доля объясненной дисперсии не увеличивалась при оценке их взаимного влияния с высотой, что говорит о согласованности изменения этих показателей. Среди биотических показателей наибольшее влияние на распределение макробеспозвоночных оказывал уровень развития фитопланктона: концентрация хлорофилла в воде объясняла около 25% вариации видового богатства макробеспозвоночных.

Несмотря на монотонное изменение основных абиотических показателей с высотой, кривая изменений видового богатства макробеспозвоночных часто имеет унимодальную форму с максимальными показателями разнообразия на высоте от 1000 до 2000 м (Jacobsen 2000; Melo and Froehlich 2001; He et al. 2020; Arana et al. 2021), что было ранее отмечено и для рек Алтая (Yanygina 2022). Высокая антропогенная нарушенность водосборных бассейнов рек в низкогорных районах и суровость условий обитания в высокогорных зонах рассматриваются в качестве основных факторов, обуславливающих наибольшую благоприятность для макробеспозвоночных среднегорных водотоков (Ao et al. 2022). Среднее видовое богатство ЕРТ таксонов макробеспозвоночных Алтая в нашем исследовании постепенно снижалось с высотой. При этом общее видовое богатство ЕРТ таксонов в высокогорных водотоках (24 вида) оказалось даже выше, чем в верхнем ярусе среднегорий (20 видов), что, вероятно, связано с большей гетерогенностью среды обитания в высокогорье и наличием более значимых барьеров для расселения видов, что ведет к формированию более редких сообществ в каждом водотоке и повышению значений индексов бета-разнообразия в этой зоне (Yanygina 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом проведенные исследования показали, что, несмотря на выявленную зависимость показателей видового разнообразия и плотности ЕРТ таксонов от ряда как абиотических, так и биотических показателей, наиболее значимым фактором распределения макробеспозвоночных стала высотная зона. Изменение высоты над уровнем моря вызывает изменение важных для макробеспозвоночных факторов окружающей среды и ведет к изменению структурных характеристик донных сообществ. Выявленные тенденции снижения видового богатства ЕРТ таксонов макробеспозвоночных с высотой, ведущие к формированию бедных в таксономическом отношении и особо уязвимых сообществ в высокогорных районах, следует учитывать при разработке программ экологического мониторинга горных водотоков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена за счет средств Российского научного фонда (проект № 22-24-00757).

ЛИТЕРАТУРА

- Ao S., Ye L., Liu X., Cai Q. and He F. 2022.** Elevational patterns of trait composition and functional diversity of stream macroinvertebrates in the Hengduan Mountains region, Southwest China. *Ecological Indicators*, **144**: 109558. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109558>
- Arana J., Tolentino D.A., Miranda R., Tobes I., Araujo-Flores J., Carrasco-Badajoz C. and Rayme-Chalco C. 2021.** Distribución altitudinal de macroinvertebrados acuáticos y su relación con las variables ambientales en un sistema fluvial amazónico (Perú). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **45**(177): 1097–1112. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1436>
- Bhat J., Kumar M., Pala N., Shah S., Dayal S., Gunathilake C. and Negi A. 2020.** Influence of altitude on the distribution pattern of flora in a protected area of Western Himalaya. *Acta Ecologica Sinica*, **40**(1): 30–43. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2018.10.006>
- Birrell J.H., Shah A.A., Hotaling S., Giersch J.J., Williamson C.E., Jacobsen D. and Woods H.A. 2020.** Insects in high-elevation streams: Life in extreme environments imperiled by climate change. *Global Change Biology*, **26**(12): 6667–6684. <https://doi.org/doi:10.1111/gcb.15356>
- Chapman L.J., Schneider K.R., Apodaca C. and Chapman C.A. 2004.** Respiratory ecology of macroinvertebrates in a swamp-river system of East Africa. *BIOTROPICA*, **36**(4): 572–585. <https://doi.org/10.1646/1598>
- Contador T., Kennedy J.H., Rozzi R. and Villarreal J.O. 2015.** Sharp altitudinal gradients in Magellanic Sub-Antarctic streams: patterns along a fluvial system in the Cape Horn Biosphere Reserve (55°S). *Polar Biology*, **38**: 1853–1866. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1746-4>
- Croijmans L., De Jong J.F. and Prins H.H.T. 2021.** Oxygen is a better predictor of macroinvertebrate richness than temperature—a systematic review. *Environmental Research Letters*, **16**(2): 023002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab9b42>
- Culler L.E., McPeck M.A. and Ayres M.P. 2014.** Predation risk shapes thermal physiology of a predaceous damselfly. *Oecologia*, **176**: 653–660. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3058-8>
- Echeverría-Galindo P.G., Pérez L., Correa-Metrio A., Avendano C., Mogue B., Brenner M., Cohuo S., Macario-González L. and Schwalb A. 2019.** Tropical

- freshwater ostracodes as environmental indicators across an altitude gradient in Guatemala and Mexico. *Revista de Biología Tropical*, **67**(4): 1037–1058. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.33278>
- Everall N.C., Johnson M.F., Wood P., Farmer A., Wilby R. and Measham N. 2017.** Comparability of macroinvertebrate biomonitoring indices of river health derived from semi-quantitative and quantitative methodologies. *Ecological indicators*, **78**: 437–448. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.040>
- García-Ríos R., Peláez O. and Moi D. 2020.** Effects of an altitudinal gradient on benthic macroinvertebrate assemblages in two hydrological periods in a Neotropical Andean river. *Ecologia Austral*, **30**(1): 33–44. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.1.0.995>
- Guo W., Gong D. and Zhao W. 2022.** Advances in selection mechanism of aquatic insects on water flow velocity and substrate in small mountain rivers. *E3S Web of Conferences*, **352**: 03042. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202235203042>
- He F., Wu N., Dong X., Tang T., Domisch S., Cai Q. and Jähnig S.C. 2020.** Elevation, aspect, and local environment jointly determine diatom and macroinvertebrate diversity in the Cangshan Mountain, Southwest China. *Ecological Indicators*, **108**: 105618. <https://doi.org/doi:10.1016/j.ecolind.2019.105618>
- Heriques-Oliveira A. and Nessimian J. 2010.** Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, **10**(3): 115–128. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300012>
- Jacobsen D. 2000.** Gill size of trichopteran larvae and oxygen supply in streams along a 4000-m gradient of altitude. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**(2): 329–343. <https://doi.org/10.2307/1468075>
- Jacobsen D. 2003.** Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, **158**(2): 145–167. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0158-0145>
- Jacobsen D. 2004.** Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, **49**: 1293–1305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01274.x>
- Jeong S.-B., Kim D.-S., Jeon H.-S., Yang K.-S. and Kim W.-T. 2010.** Species richness of aquatic insects in wetlands along the altitudinal gradient in Jeju, Korea: Test of Rapoport's Rule. *Korean Journal of Applied Entomology*, **49**(3): 175–185. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2010.49.3.175>
- Kondolf G.M. and Li S. 1992.** The pebble count technique for quantifying surface bed material size in instream flow studies. *Rivers*, **3**(2): 80–87.
- Körner C. 2007.** The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Melo A.S. and Froehlich C.G. 2001.** Macroinvertebrates in Neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**(1): 1–16. <https://doi.org/10.2307/1468184>
- Rico-Sánchez A.E., Rodríguez-Romero A.J., Sedeño-Díaz J.E., López-López E. and Sundermann A. 2022.** Aquatic macroinvertebrate assemblages in rivers influenced by mining activities. *Scientific Reports*, **12**: 3209. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06869-2>
- Tomanova S., Tedesco P.A., Campero M., Van Damme P.A., Moya N. and Oberdorff T. 2007.** Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology*, **170**(3): 233–241. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0170-0233>
- Tonkin J.D., Tachamo Shah R.D., Shah D.N., Hoppele F., Jähnig S.C. and Pauls S.U. 2017.** Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *Journal of Biogeography*, **44**(1): 62–74. <https://doi.org/doi:10.1111/jbi.12895>
- Wang J., Meier S., Soininen J., Casamayor E.O., Pan F., Tang X., Yang X., Zhang Y., Wu Q., Zhou J. and Shen J. 2017.** Regional and global elevational patterns of microbial species richness and evenness. *Ecography*, **40**: 393–402. <https://doi.org/10.1111/ecog.02216>
- Wang J., Soininen J., Zhang Y., Wang B., Yang X. and Shen J. 2011.** Contrasting patterns in elevational diversity between microorganisms and macroorganisms. *Journal of Biogeography*, **38**: 595–603. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02423.x>
- Xing W., Yin M., Lv Q., Hu Y., Liu Ch. and Zhang J. 2014.** Oxygen solubility, diffusion coefficient, and solution viscosity. In: W. Xing, G. Yin and J. Zhang (Eds). *Rotating Electrode Methods and Oxygen Reduction Electrocatalysts*. Elsevier, Amsterdam: 1–31. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63278-4.00001-X>
- Yalles-Satha A., Alami M.E., Kechemir L.H., Desvillettes C. and Chenchoune H. 2022.** Diversity, phenology and distribution of mayfly larvae (Ephemeroptera) along an altitudinal gradient in two permanent Wadis of Algeria. *Oriental Insects*, **56**(1): 14–46. <https://doi.org/10.1080/00305316.2021.1904022>
- Yanygina L.V. 2022.** Spatial aspects of macroinvertebrate distribution in Altai mountain streams. *Inland Water Biology*, **15**: 859–865. <https://doi.org/10.1134/S1995082922060207>