



УДК 574.587 (571.15)

Факторы формирования макрозообентоса предгорных озер Русского Алтая

О.Н. Вдовина* и Д.М. Безматерных

Институт водных и экологических проблем СО РАН, ул. Молодежная 1, 656038 Барнаул, Россия;
e-mails: olgazhukova1984@yandex.ru; bezmater@iwep.ru

Представлена 4 марта 2023; после доработки 30 января 2024; принята 3 апреля 2024.

РЕЗЮМЕ

В различные гидрологические сезоны (май, июль, сентябрь) 2022 г. исследовано современное состояние макрозообентоса шести предгорных озер Русского Алтая: Ая (Айское), Белое, Киреево, Кольванское, Кокша и Светлое. Цель работы – изучение факторов формирования сообществ донных беспозвоночных предгорных озер Русского Алтая. В зообентосе исследованных озер выявлено 156 видов из 9 классов беспозвоночных, наибольший процент встречаемости отмечен для хириноид и олигохет. По таксономическому составу макрозообентоса большинство изученных озер Русского Алтая (Ая, Белое, Киреево и Кольванское) были ближе к равнинным водоемам. Два озера (Кокша и Светлое) совмещали признаки как равнинных, так и высокогорных озер. Значения численности и биомассы зообентоса в озерах Ая и Киреево соответствовали олиготрофному уровню, в озерах Белое и Кольванское – мезотрофному, а в озерах Кокша и Светлое – эвтрофному. Структурные характеристики макробеспозвоночных отражают состояние озерных экосистем, поэтому для поддержания здоровья экосистем озер важно определить лимитирующие факторы состава и структуры сообщества макробеспозвоночных. Изучено влияние факторов окружающей среды на состав и структуру макрозообентоса предгорных озер Русского Алтая. Проанализирована связь 10 основных показателей структуры зообентоса с 30 гидрофизическими и гидрохимическими показателями. С помощью анализа главных компонент, метода множественной регрессии, корреляционного и канонического анализов выявлено, что наибольшее влияние на развитие сообществ донных беспозвоночных в исследованных озерах Русского Алтая оказывали биогенные элементы, содержание легкоокисляемых органических веществ, характер грунта и температура воды.

Ключевые слова: горные озера, макрозообентос, факторы среды

Factors of macrozoobenthos formation in low-mountain lakes of the Russian Altai

O.N. Vdovina* and D.M. Bezmaternykh

Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Molodezhnaya Str. 1, 656038 Barnaul, Russia;
e-mails: olgazhukova1984@yandex.ru; bezmater@iwep.ru

Submitted March 4, 2023; revised January 30, 2024; accepted April 3, 2024.

ABSTRACT

The current state of macrozoobenthos of six low-mountain lakes of the Russian Altai was studied in different hydrological seasons (May, July, September) 2022: Aya (Aiskoe), Beloe, Kireevo, Kolyvanskoe, Koksha, and Svetloe. The aim of the article is to study the factors of formation of benthic invertebrate communities of foothill

* Автор-корреспондент / Corresponding author

lakes of the Russian Altai. In total 156 species from 9 classes of invertebrates were identified in the zoobenthos of the studied lakes, the highest percentage of occurrence was recorded for chironomids and oligochaetes. According to the taxonomic composition of macrozoobenthos, most of the studied lakes of the Russian Altai (Aya, Beloe, Kireevo and Kolyvanskoe) were close to flatland lakes. Two lakes (Koksha and Svetloe) combined characteristics of both flatland and highland lakes. The abundance and biomass of zoobenthos in lakes Aya and Kireevo corresponded to the oligotrophic level, in lakes Beloe and Kolyvanskoe to the mesotrophic level, and in lakes Koksha and Svetloye to the eutrophic level. The structural characteristics of macroinvertebrates are indicators of the state of lake ecosystems. Therefore, in order to maintain the health of lake ecosystems, it is important to determine the limiting factors for macroinvertebrate community composition and structure. The influence of environmental factors on the composition and structure of macrozoobenthos of foothill lakes of the Russian Altai was studied. The relationship of 10 main indicators of zoobenthos structure with 30 hydro physical and hydro chemical indicators was analyzed. Using principal component analysis, multiple regression method, correlation and canonical analyses it was revealed that the greatest influence on the development of benthic invertebrate communities in the studied lakes of the Russian Altai was exerted by nutrients, permanganate oxidability, soil character and water temperature.

Key words: mountain lakes, benthic invertebrates, environmental factors

ВВЕДЕНИЕ

Макробеспозвоночные отличаются стабильной локализацией на определенных местах обитания в течение длительного времени, поэтому они являются удобными объектами для наблюдения за действием факторов среды. Состав и структура донных беспозвоночных в озерных экосистемах зависят как от природных факторов, так и от деятельности человека (Yu et al. 2020). К природным факторам в основном относят температуру воды, глубину, содержание растворенного кислорода, pH и пространственную неоднородность местообитаний (Shostell and Williams 2007; Bazzanti et al. 2009; Free et al. 2009). Деятельность человека может влиять на состояние зообентоса прямо или косвенно, изменяя уровень питательных веществ в озерных экосистемах (Wijesiri et al. 2018). Большое количество исследований показали зависимость сообществ макробеспозвоночных от экологических факторов среды в различных водоемах (White and Irvine 2003; Klonowska-Olejnik and Skalski 2014; Li et al. 2018; Zhang et al. 2021). На современном этапе эта зависимость определяется при помощи различных методов статистического анализа, в частности методов многомерной ординации (Шитиков и др. [Shitikov et al.] 2012).

Изучение зообентоса водоемов Алтая ведется с начала XX века (Гундризер и др. [Gundrizer et al.] 1982; Иоганзен [Joganzen] 1981).

При организации экспедиций в верховья Оби традиционно большее внимание уделялось изучению озер, и в первую очередь – Телецкому озеру и его бассейну (Ковешников [Koveshnikov] 2014). Исследований, касающихся донных беспозвоночных предгорных озер Алтая, крайне мало.

Предгорные озера находятся между горными и равнинными озерами, они являются своеобразным экотопом и значительно отличаются от них как по физическим, так и по биологическим свойствам. Основными факторами формирования зообентоса равнинных озер региона являются гидрохимические показатели, определяющие минерализацию воды (Bezmaternykh and Zhukova 2013). Состав и структуру сообществ макробеспозвоночных высокогорных озер определяет совокупность взаимосвязанных экологических факторов, составляющих высотный градиент (Vdovina et al. 2022). Для предгорных озер Алтая таких данных пока нет. Существующее использование природных ресурсов предгорных озер Алтая ограничено недостаточностью знаний об их потенциале и современном экологическом состоянии, зависящем от сочетания естественных условий среды с интенсивным использованием их водосборных бассейнов. Таким образом, анализ взаимосвязи между макробеспозвоночными и факторами окружающей среды имеет основополагающее значение для оценки экологического состояния озер этого региона по гидробиологическим показателям.

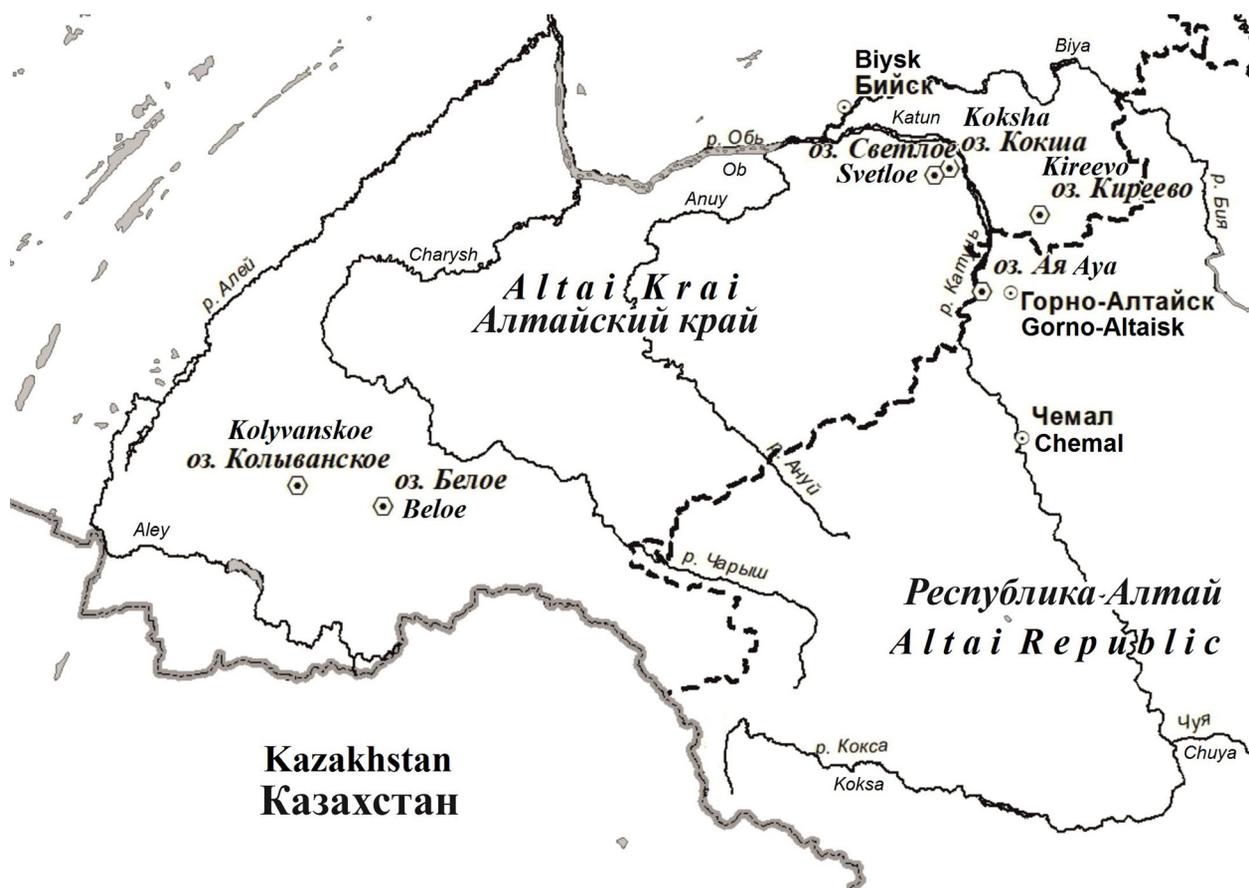


Рис. 1. Расположение исследованных озер.

Fig. 1. Location of the studied lakes.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В разные гидрологические сезоны (май, июль, сентябрь) 2022 г. исследовано современное состояние макрозообентоса шести предгорных озер Русского Алтая: Киреево Красногорского района, Ая (Айское) Алтайского района, Кокша и Светлое Советского района, Кольванское Змеиногорского района, Белое Курьинского района Алтайского края (Рис. 1). Материал для исследований собирали и обрабатывали по стандартным гидробиологическим методикам (Абакумов [Abakumov] 1992). Отобрано 160 количественных и 24 качественные пробы макрозообентоса, по 9–11 проб на разных участках озера каждый сезон. Количественные пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м², пробы промывали через

капроновый газ с размером ячеек 350×350 мкм и фиксировали 70% этанолом. При сборе зообентоса с каменистого грунта вручную отбирали несколько камней на глубине до 0.7 м и для отмывания помещали в сачок-промывалку. В дальнейшем камень обрисовывали по контуру на миллиметровой бумаге для подсчета площади. После установления постоянной массы животных разбирали по систематическим группам, просчитывали и взвешивали на торсионных весах типа ВТ-500. Определение материала проводили по «Определителю пресноводных беспозвоночных России» ([Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands] 1994–2004) и «Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод европейской России» (Цалолихин и Алексеев [Tsaloikhin and Alekseev] 2016). Уровень трофности опре-

деляли по шкале С.П. Китаева ([Kitaev] 2007), уровень видового разнообразия – по Шеннону (Shannon 1963).

Материал для гидрохимических исследований собирали и обрабатывали по стандартным методикам (Боева [Боева] 2009, 2012), отобраны 56 проб воды из приповерхностного слоя воды (по 1.5 литра в пластиковую тару), по 3–4 пробы на разных участках озера каждый сезон. Для гранулометрического анализа (ГОСТ [Russian State Standard] 2014) отобраны 20 проб донных осадков с использованием дночерпателя Петерсена, по 3–4 пробы с озера. Проведены исследования физических (температура воды, измеренная при отборе проб, прозрачность, электропроводность и Eh воды) характеристик озер, по 3–4 измерения для озера каждый сезон. Пробы воды для определения содержания фотосинтетических пигментов фитопланктона (по 1.5 литра в пластиковую тару) отбирали из приповерхностного слоя воды, отобрано 56 проб по 3–4 пробы с озера каждый сезон. Водоросли концентрировали вакуумной фильтрацией на мембранные фильтры «Владипор» марки МФАС-ОС-3 с диаметром пор 0.8 мкм.

Фотосинтетические пигменты фитопланктона анализировали спектрофотометрическим методом в ацетоновом экстракте в соответствии с ГОСТ ([Soviet State Standard] 1990). Камеральная обработка гидрохимических проб и донных осадков выполнена в лаборатории биогеохимии ИВЭП СО РАН, хлорофилла «а» – в лаборатории гидробиологии ИВЭП СО РАН.

Анализ главных компонент (РСА), множественная регрессия и корреляционный анализ Спирмена выполнены в программе Statistica 12, канонический анализ (ССА) – в программе Past v.4.08 (Hammer et al. 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика параметров среды исследованных озер

В соответствии с ГОСТ ([Russian State Standard] 2020) исследованные озера по площади водного зеркала относятся к категории малых – менее 10 км², от 86 тыс. м² у оз. Ая до 4.7 млн м² у оз. Колыванское, а по максимальной глубине – к средним (Ая – 21.34 м), малым (Белое – 6.87 м и Киреево – 5.22 м) и очень малым (остальные:

Таблица 1. Основные характеристики исследованных озер.
Table 1. Main characteristics of the studied lakes.

Озера / Lakes	Характеристики / Characteristics				
	Координаты Coordinates	Площадь, тыс. м ² Area, thous. m ²	Макс. глубина, м Max. depth, m	Высота, м н.у.м. Height, m a.s.l.	Грунт / Soil
Ая Aya	51°54'15"N 85°51'13"E	86.00	21.34	321	В прибрежье – заиленный песок; в центре – черные жидкие илы Near shore – silty sand; in the center – black liquid silts
Белое Beloe	51°17'40"N 82°38'50"E	2990.72	6.87	537	В прибрежье – песок, гравий; в центре – серые илы, глина, детрит Near shore – sand, gravel; in the center – gray silt, clay, and detritus
Киреево Kireevo	52°08'12"N 86°12'21"E	395.26	5.22	251	Глинистые серые илы, детрит Grey clay silts, detritus
Колыванское Kolyvanskoe	51°21'50"N 82°11'30"E	4716.46	2.76	332	В прибрежье – песок, гравий; в центре – темно-серые илы, глина Near shore – sand, gravel; in the center – dark-gray silt, clay
Кокша Koksha	52°18'39"N 85°43'51"E	226.77	1.38	209	В прибрежье – заиленный песок; в центре – черные жидкие илы, детрит Near shore – silty sand; in the center – black liquid silt, detritus.
Светлое Svetloe	52°17'37"N 85°39'01"E	262.08	1.48	207	В прибрежье – заиленный песок; в центре – черные жидкие илы, детрит Near shore – silty sand; in the center – black liquid silt, detritus

1.38–2.76 м) (Табл. 1). По уровню минерализации данные озера являются ультрапресными (т.е. минерализация в них меньше 200 мг/дм³), от 89.3–93.2 мг/дм³ (Колыванское) до 131.7–188.2 мг/дм³ (Белое) (Табл. 2). В соответствии с предложенной О.А. Алекиным ([Alekin] 1953) классификацией природных вод по химическому составу все изученные озера относятся к классу гидрокарбонатных, кальциевой группы. Многие исследованные озера интенсивно используются в рекреационных и сельскохозяйственных целях.

Озеро Ая расположено в горной впадине на левом берегу реки Катунь. Озеро Ая – уникальный, единственный в своем роде природный объект Алтая, для которого до сих пор досто-

верно не установлен генезис озерной котловины (Русанов и Важов [Rusanov and Vazhov] 2017). Озеро относится к бессточным, оно не имеет поверхностного питания за счет выпадающих и вытекающих ручьев и рек. Котловину наполняют подземные источники. Озеро Ая является излюбленным местом туристов, для него характерна высокая степень антропогенного воздействия. Озеро Киреево расположено в Красногорском районе Алтайского края, оно зарегулировано дамбой на р. Ташта. Озеро является местом для отдыха местных жителей и туристов, на берегу озера расположены несколько туристических баз отдыха, для него характерна высокая антропогенная (рекреационная) нагрузка. Озера Белое и Колыванское – тектонического проис-

Таблица 2. Основные физические и химические показатели воды озер в 2022 г.

Table 2. Main physical and chemical indicators of lake water in 2022.

Показатель Indicators	Ая Aya	Белое Beloe	Киреево Kireevo	Колыванское Kolyvanskoe	Кокша Koksha	Светлое Svetloe
Температура, °С Temperature	18.8–21.2	19.6–22.6	18.5–21.2	19.5–20.2	7.6–10.7	8.8–10.2
Прозрачность, м Transparency, m	1.18–4.18	1.34–2.12	0.39–0.72	0.70–0.22	до дна	до дна
Eh, мВ / mV	210–283	186–252	201–271	248–271	221–300	219–341
pH	7.5–8.3	7.9–8.4	7.4–7.8	7.7–8.6	7.5–7.6	7.5–8.0
Минерализация, мг/дм ³ Salinity, mg/dm ³	106.1–110.0	147.5–169.7	115.0–149.7	90.9–106.3	107.8–140.7	113.5–149.4
CO ₃ ²⁻ , мг/дм ³ / mg/dm ³	<10	<10	<10	<10	<10	<10
HCO ₃ ⁻ , мг/дм ³ / mg/dm ³	70.2–75.2	105.7–123.0	79.3–108.8	61.0–71.2	73.2–98.6	79.3–104.7
Cl ⁻ , мг/дм ³ / mg/dm ³	<10	<10	<10	<10	<10	<10
SO ₄ ²⁻ , мг/дм ³ SO ₄ ²⁻ , mg/dm ³	<10–10.6	<10	<10–11.5	<10	<10–15.8	0–15.8
Ca ²⁺ , мг/дм ³ / mg/dm ³	14.7–18.7	24.7–32.7	17.3–24.0	15.5–20.0	15.3–25.3	20.0–30.7
Mg ²⁺ , мг/дм ³ Mg ²⁺ , mg/dm ³	4.8–8.0	6.0–8.4	6.4–7.2	3.6–4.8	4.0–6.8	3.6–6.0
ΣNa ⁺ +K ⁺ , мг/дм ³ / mg/dm ³	2.2–3.0	1.0–1.8	1.3–3.6	1.7–1.9	1.45–3.9	<1.0–1.8
NO ₃ ⁻ , мг/дм ³ / mg/dm ³	<0.10–0.40	<0.10–1.14	0.20–0.67	<0.10–0.71	2.57–3.20	2.97–3.56
NO ₂ ⁻ , мг/дм ³ / mg/dm ³	<0.033	<0.033	<0.033	<0.033	<0.033	<0.033
NH ₄ ⁺ , мг/дм ³ / mg/dm ³	0.07–0.14	0.09–0.21	0.12–0.24	0.15–0.58	<0.05–0.05	0.06–0.12
PO ₄ ³⁻ , мг/дм ³ / mg/dm ³	0.006–0.022	0.007–0.019	0.003–0.009	<0.002–0.028	<0.002–0.017	<0.002–0.009
P общий, мг/дм ³ P total, mg/dm ³	0.017–0.061	0.021–0.022	0.010–0.032	0.015–0.087	0.007–0.047	0.007–0.037
ХПК, мгО ₂ /дм ³ COD, mgO ₂ /dm ³	7.9–24.1	12.7–16.5	15.7–21.2	14.7–24.2	8.2–19.6	7.4–18.3
БПК ₅ , мгО ₂ /дм ³ BOD ₅ , mgO ₂ /dm ³	0.7–2.0	0.5–0.6	1.3–2.5	1.1–2.5	0.8–1.1	0.5–0.8
ПО, мгО/дм ³ PO, mgO/dm ³	3.7–4.7	4.6–6.7	2.9–5.3	2.0–5.4	5.6–9.4	6.7–9.9
Хл. "а", мг/м ³ Chl "a", mg/m ³	1.25–3.07	2.16–5.29	12.37–25.63	8.54–51.86	0.46–0.59	0.26–0.44

хождения, отличительной их особенностью являются многочисленные нагромождения скал – гранитных останцев различной формы. Озера привлекательны для туристов, для них характерна средняя степень антропогенного воздействия (оз. Белое – рекреационная и селитебная нагрузка, оз. Колыванское – рекреационная нагрузка). Озера Кокша и Светлое расположены в бассейне р. Кокша на Предалтайской равнине в районе луговых степей северного Алтая и древней террасы р. Катунь. При небольшой площади водосбора, отсутствии впадающих ручьев (рек) и отрицательном балансе «осадки – испарение» озера имеют обильное питание, которое обусловлено подземными водами (Галахов и Губарев [Galakhov and Gubarev] 2018). Фактически р. Кокша является протокой р. Катунь, часть которой существует в виде подземного потока, скрытого под землей на глубинах до 25–30 м (Рычков и Рычкова [Rychkov and Rychkova] 2004). Из-за обилия ключей, бьющих со дна и питающих водоемы грунтовыми водами, зимой они не замерзают, даже в 40-градусный мороз температура воды не опускается ниже +5 – +6°C. Благодаря этому, озера и незамерзающие части рек, вытекающие из этих озер, являются одним из немногих в регионе (и единственным таких масштабов) мест зимовки водоплавающих птиц, особенно лебедя-кликун. Для оз. Светлое характерна средняя степень антропогенного воздействия (рекреационное воздействие), для оз. Кокша – низкая (сельскохозяйственное воздействие).

Таксономический состав

В зообентосе предгорных озер Русского Алтая обнаружены 156 видов из 9 классов беспозвоночных. Наиболее широко представлен класс насекомых, насчитывающий 107 видов. Из них максимальное видовое богатство характерно для двукрылых (70 видов, 60 из которых хирономиды), далее по числу видов следовали ручейники (16 видов), жуки (7 видов), поденки (5 видов), стрекозы (4 вида), клопы (4 вида) и большекрылки (1 вид). Кроме насекомых, отмечены олигохеты (17 видов), паукообразные (10 видов), пиявки (7 видов), брюхоногие (8 видов) и двустворчатые (2 вида) моллюски, ракообразные (3 вида), нематоды и турбеллярии (по 1 виду).

Для таксономической структуры сообществ макробеспозвоночных исследованных озер характерно доминирование хирономид и олигохет, из хирономид чаще отмечены подсемейства Chironominae (91%) и Tanypodinae (66%), из олигохет преобладали Tubificidae (68%). Максимальное видовое разнообразие зообентоса отмечено в озерах Белое (81 вид) и Кокша (76 видов), меньшее количество видов выявлено в озерах Ая (41 вид) и Киреево (52 вида). Зообентос в прибрежье качественно и количественно был богаче, чем в центральной части. В центральных частях озер Ая, Белое, Киреево и Колыванское организмы зообентоса были представлены личинками из отряда двукрылых и олигохетами, в озерах Кокша и Светлое макробеспозвоночные были представлены более разнообразно: кроме перечисленных таксонов, были отмечены двустворчатые моллюски, ракообразные и турбеллярии. Озера Ая, Белое, Киреево и Колыванское по таксономическому составу донных беспозвоночных были ближе к равнинным водоемам (Bezmaternykh and Vdovina 2020). Для озер Кокша и Светлое характерны признаки как равнинных, так и высокогорных озер. Помимо перечисленных таксонов, большой процент встречаемости отмечен для подсемейств хирономид Orthocladiinae и Diamesinae, что характерно для озер, расположенных на большой высоте (Vdovina et al. 2022) и ракообразных сем. Gammaridae. Доминирование амфипод по встречаемости также было отмечено ранее для горных и высокогорных озер Алтае-Саянской горной страны (Лепнева [Lepneva] 1933; Вершинин и др. [Vershinin et al.] 1979; Яныгина и Крылова [Yanygina and Krylova] 2008), малых водоемов Чили, расположенных на высоте от 250 до 1000 метров над уровнем моря (Carcamo et al. 2019), водотоках Патагонии (Miserendino and Pizzolón 2000) и Аргентинских Анд (Scheibler et al. 2014). Кроме того, в озерах отмечены холодолюбивые, обитающие преимущественно в предгорных и горных водоемах личинки хирономид и олигохет (*Prodiamesa olivacea* (Meig.), *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*, *Macropelopia* sp., *Sergentia* gr. *longiventris*, *Stylodrilus* sp.).

Исследованные озера характеризовались различным уровнем развития сообществ макрозообентоса. Для озер Ая и Киреево характерны достаточно низкие значения численности

и биомассы зообентоса, в основном они соответствовали олиготрофным водоемам. Озера Белое и Колыванское по показателям макрозообентоса соответствовали мезотрофным водоемам. Высокие значения численности и биомассы макробеспозвоночных, выявленные в озерах Кокша и Светлое, соответствовали эвтрофным водоемам.

Воздействие абиотических факторов

Проанализирована связь 10 основных показателей структуры зообентоса (общее число видов, количество видов в пробе, численность и биомасса в целом, а также численность и биомасса основных групп: олигохет, моллюсков, хирономид) с 30 гидрофизическими и гидрохимическими показателями (глубина, прозрачность, температура, pH, Eh, CO_3^{2-} , HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , $\Sigma\text{Na}^+\text{K}^+$, NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} , $\text{P}_{\text{общий}}$, минерализация, перманганатная окисляемость (ПО), химическое потребление кислорода (ХПК), БПК₅ воды, содержание хлорофилла, а также гранулометрический состав (фракции: 1–0.25, 0.25–0.05, 0.05–0.01, 0.01–0.005, 0.005–0.001, <0.001, <0.01 мм) и содержание органического углерода (Сорг.) грунта.

В результате классификации гидрофизических и гидрохимических показателей методом главных компонент были выделены по 2 главные компоненты (ГК) факторов для различных месяцев, охватывающие 61–64% общей дисперсии (Табл. 3). Во все исследуемые месяцы высокие и умеренные факторные нагрузки отмечены для химических показателей, характеризующих содержание органических веществ и биогенных элементов, а также такие физические факторы, как температура, прозрачность и гранулометрический состав грунтов. В июле и сентябре ГК2 составили гидрохимические показатели, определяющие соленость воды и охватывающие 20–21% общей дисперсии.

Проведенный корреляционный анализ выявил достоверные ($p < 0.05$) отрицательные корреляции между следующими характеристиками макрозообентоса и экологическими показателями среды в весенний период (Табл. 4). Температура воды отрицательно влияла на общую биомассу зообентоса, численность хирономид, численность и биомассу моллюсков. Песчаные фракции грунта негативно влияли на биомас-

су олигохет, илистые – на общую численность и биомассу зообентоса, численность и биомассу моллюсков. Кроме того, выявлено отрицательное влияние показателей содержания органических веществ и биогенов на численность зообентоса и биомассу хирономид. В июле высокие положительные достоверные значения коэффициента корреляции отмечены между несколькими характеристиками зообентоса, перманганатной окисляемостью, нитратами и фосфатами. С численностью олигохет положительно коррелировали температура воды и илистые фракции грунта, отрицательно влияли песчаные грунты. Илистые грунты отрицательно влияли на индекс видового разнообразия, количество видов в пробе, общую биомассу бентоса, численность и биомассу моллюсков. В сентябре также отмечено негативное влияние илистых фракций грунтов на биомассу моллюсков, положительно этот показатель коррелировал с песчаными грунтами. Высокие положительные достоверные значения коэффициента корреляции отмечены между биомассой хирономид, температурой воды и фосфатами. На общую численность макробеспозвоночных температура влияла отрицательно.

Для дальнейшего анализа были взяты факторы, показавшие достоверные корреляции с характеристиками зообентоса и составляющие большой процент дисперсии в результате метода главных компонент: показатели содержания органических веществ и биогенов, температура и прозрачность воды, а также гранулометрический состав грунтов. Изменения состояния макробеспозвоночных в зависимости от экологических факторов водной среды позволяют отобразить математические методы прямой ординации (Goodall 1954; Джонгман и др. [Jongman et al.] 1999). При анализе влияния факторов среды, которые зависимы друг от друга, нами был использован канонический анализ соответствий СА.

Многомерная ординация позволила провести анализ зависимости основных характеристик беспозвоночных в различных озерах относительно векторов градиента факторов среды (Рис. 2–4). Проведенный анализ показал положительное влияние по первой оси (от 68 до 79.5% общей вариации в различные сезоны) показателей NO_3^- и ПО на общую численность и биомас-

Таблица 3. Факторные нагрузки для двух главных компонент (PC1, PC2) по гидрохимическим и гидрофизическим параметрам предгорных озер Русского Алтая, рассчитанные методом PCA (жирным шрифтом выделены нагрузки >0.7).**Table 3.** Factor loadings for two principal components (PC1, PC2) according to hydrochemical and hydrophysical parameters of foothill lakes of the Russian Altai calculated using the PCA method (loads >0.7 are in bold type).

Факторы Factors	Факторные координаты переменных на основе корреляций Factor coordinates of variables based on correlations					
	Май / May		Июль / July		Сентябрь / September	
	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2
T	-0.687070	0.667307	-0.756383	0.519784	-0.733280	-0.153888
Eh	-0.267444	-0.444730	0.646000	-0.559868	0.541636	0.447890
pH	-0.433081	-0.184651	-0.645158	0.027303	0.028154	0.589004
Глубина / Depth	0.119385	0.933506	-0.191183	0.176721	-0.320816	0.709567
Прозрачность Transparency	0.510067	0.818673	0.809235	0.162585	0.703682	-0.105017
Минерализация Salinity	0.249745	0.243365	0.277474	0.932477	0.556440	-0.646710
HCO ₃ ⁻	0.210715	0.254500	0.248888	0.919290	0.504812	-0.701235
Cl ⁻	-0.004009	0.713621	-0.233726	0.035491	-0.359791	0.886495
SO ₄ ²⁻	0.629912	-0.446441	0.183352	-0.013581	-0.175082	-0.002708
Ca ²⁺	0.147544	-0.023079	0.637385	0.698315	0.733733	-0.655679
Mg ²⁺	0.223042	0.752405	-0.180966	0.977650	-0.449294	0.169988
Na ⁺ +K ⁺	0.198923	0.376540	-0.559656	0.053180	-0.310572	0.275144
NO ₃ ⁻	0.741649	-0.564817	0.826990	-0.336028	0.832508	0.104723
NH ₄ ⁺	-0.959604	0.044777	-0.746679	-0.564803	-0.404736	-0.321111
PO ₄ ³⁻	0.563758	0.741270	-0.732969	-0.501067	-0.161449	-0.268916
P _{общ.} / P _{total}	0.565471	0.493434	-0.717765	-0.504718	-0.516306	-0.119897
ХПК / COD	-0.950363	-0.098168	-0.285955	-0.426201	-0.913636	0.348733
БПК ₅ / BOD ₅	-0.790289	-0.386394	-0.856738	-0.243235	-0.933204	0.104931
ПО / PO	0.886904	-0.346092	0.945916	-0.107044	0.796606	-0.529792
Хл / Chl	-0.925102	-0.066577	-0.809009	-0.428492	-0.745832	-0.515384
Сорг. / Corg.	0.403117	0.741713	0.050683	0.058640	-0.029563	0.620523
*Ф 1-0.25	0.765287	-0.225707	0.797468	-0.145946	0.872195	0.202778
Ф 0.25-0.05	0.844393	-0.305099	0.777694	-0.517066	0.811710	0.456145
Ф 0.05-0.01	-0.408383	0.175477	-0.503387	-0.123524	-0.672993	0.152857
Ф 0.01-0.005	-0.762939	0.408932	-0.722080	0.365002	-0.822380	-0.097257
Ф 0.005-0.001	-0.854136	0.211057	-0.835161	0.378181	-0.768809	-0.528359
Ф <0.001	-0.975184	-0.082021	-0.812832	0.231003	-0.756953	-0.577541
Ф <0.01	-0.965137	0.116202	-0.851878	0.315787	-0.840190	-0.460870

Примечание: * – фракции грунта.**Note:** * – soil fractions.

су макробеспозвоночных, численность и биомассу моллюсков в исследуемых озерах во все периоды исследования. Кроме того, отмечены отрицательные корреляции температуры воды с количественными показателями олигохет и хирономид в различные сезоны исследования. В осенний период по второй оси (10.6% вариации) отмечены отрицательные корреляции меж-

ду количественными характеристиками хирономид, общим фосфором, фосфатами и аммонием.

Проведенный анализ множественной регрессии показал значимые ($p < 0.05$) результаты для оцениваемых переменных, выявленных методом прямой ординации. В мае максимальные R^2 отмечены между общей биомассой макробеспозвоночных и температурой воды.

Таблица 4. Значимые корреляции основных характеристик макрозообентоса со средними за период исследований показателями качества воды и грунта исследованных озер.**Table 4.** Significant correlations of the major characteristics of macrozoobenthos with average indicators of water and substrate quality of the study lakes.

Пары показателей / Pairs of indicators	r	p
Май / May		
Численность зообентоса – Ф* 0.005–0.001 мм	-0.94	<0.001
Number of zoobenthos – fraction* 0.005–0.001 mm		
Численность зообентоса – Ф <0.001 мм	-0.94	<0.001
Number of zoobenthos – fraction <0.001 mm		
Численность зообентоса – NH ₄ ⁺	-0.82	0.04
Number of zoobenthos – NH ₄ ⁺		
Численность зообентоса – ХПК	-0.82	0.04
Number of zoobenthos – COD		
Численность зообентоса – ПО	-0.94	<0.001
Number of zoobenthos – PO		
Численность зообентоса – Хл	-0.94	<0.001
Number of zoobenthos – Chl		
Биомасса зообентоса – Ф 0.005–0.001 мм	-0.94	<0.001
Biomass of zoobenthos – fraction 0.005–0.001 mm		
Биомасса зообентоса – температура	-0.94	<0.001
Biomass of zoobenthos – temperature		
Численность хирономид – температура	-0.82	0.04
Number of chironomids – temperature		
Биомасса хирономид – NO ₃ ⁻	-0.88	0.01
Biomass of chironomids – NO ₃ ⁻		
Биомасса олигохет – Ф 1–0.25 мм	-0.88	0.01
Biomass of oligochaetes – fraction 1–0.25 mm		
Биомасса олигохет – прозрачность	-0.88	0.01
Biomass of oligochaetes – transparency		
Численность моллюсков – Ф 0.01–0.005 мм	-0.94	<0.001
Number of mollusks – fraction 0.01–0.005 mm		
Численность моллюсков – температура	-0.94	<0.001
Number of mollusks – temperature		
Биомасса моллюсков – Ф 0.01–0.005 мм	-0.94	<0.001
Biomass of molluscs – fraction 0.01–0.005 mm		
Биомасса моллюсков – температура	-0.94	<0.001
Biomass of molluscs – temperature		
Июль / July		
Биомасса зообентоса – Ф 0.05–0.01 мм	-0.94	<0.001
Biomass of zoobenthos – fraction 0.05–0.01 mm		
Биомасса зообентоса – NH ₄ ⁺	0.94	<0.001
Biomass of zoobenthos – NH ₄ ⁺		
Биомасса зообентоса – ХПК	-0.82	0.04
Biomass of zoobenthos – COD		
Биомасса зообентоса – ПО	0.82	0.04
Biomass of zoobenthos – PO		
Индекс видового разнообразия – Ф 0.05–0.01 мм	-0.82	0.04
Species diversity index – fraction 0.05–0.01 mm		
Индекс видового разнообразия – NO ₃ ⁻	0.94	<0.001
Species diversity index – NO ₃ ⁻		
Количество видов в пробе – Ф 0.05–0.01 мм	-0.94	0.001
Number of species in a sample – fraction 0.05–0.01 mm		
Количество видов в пробе – NO ₃ ⁻	0.94	<0.001
Number of species in a sample – NO ₃ ⁻		
Количество видов в пробе – ХПК	-0.82	0.04
Number of species in a sample – COD		
Количество видов в пробе – ПО	0.82	0.04
Number of species in a sample – PO		

Примечание: * – фракции грунта; p – уровень значимости; r – коэффициент корреляции Спирмена.

Note: * – ground fractions; p – the significance level; r – the Spearman correlation coefficient.

Пары показателей / Pairs of indicators	r	p
Численность хирономид – NO ₃ ⁻	0.82	0.04
Number of zoobenthos – NO ₃ ⁻		
Численность олигохет – Ф 0.25–0.05 мм	-0.94	<0.001
Number of oligochaetes – fraction 0.25–0.05 mm		
Численность олигохет – Ф 0.001–0.005 мм	0.94	<0.001
Number of oligochaetes – fraction 0.001–0.005 mm		
Численность олигохет – Ф <0.001 мм	0.94	<0.001
Number of oligochaetes – fraction <0.001 mm		
Численность олигохет – температура	0.88	0.01
Number of oligochaetes – temperature		
Численность олигохет – Р общ.	0.82	0.04
Number of oligochaetes – P total		
Численность олигохет – Хлорофилл «а»	0.82	0.04
Number of oligochaetes – Chl		
Биомасса хирономид – Ф 0.01–0.005 мм	0.82	0.04
Biomass of chironomids – fraction 0.01–0.005 mm		
Биомасса хирономид – прозрачность	-0.94	<0.001
Biomass of chironomids – water transparency		
Биомасса хирономид – PO ₄ ³⁻	0.82	0.04
Biomass of chironomids – PO ₄ ³⁻		
Численность моллюсков – Ф 0.05–0.01 мм	-0.82	0.04
Number of mollusks – fraction 0.05–0.01 mm		
Численность моллюсков – NO ₃ ⁻	0.88	0.01
Number of mollusks – NO ₃ ⁻		
Биомасса моллюсков – Ф 0.01–0.005 мм	-1.00	<0.001
Biomass of molluscs – fraction 0.01–0.005 mm		
Биомасса моллюсков – Ф 0.005–0.001 мм	-0.82	0.04
Biomass of molluscs – fraction 0.005–0.001 mm		
Биомасса моллюсков – Ф <0.001 мм	-0.82	0.04
Biomass of molluscs – fraction <0.001 mm		
Биомасса моллюсков – NO ₃ ⁻	0.88	0.01
Biomass of molluscs – NO ₃ ⁻		
Сентябрь / September		
Численность зообентоса – температура	-0.82	0.04
Number of zoobenthos – temperature		
Численность зообентоса – PO ₄ ³⁻	-0.82	0.04
Number of zoobenthos – PO ₄ ³⁻		
Индекс видового разнообразия – Ф 0.05–0.01 мм	-0.82	0.04
Species diversity index – fraction 0.05–0.01 mm		
Биомасса хирономид – температура	0.94	<0.001
Biomass of chironomids – temperature		
Биомасса хирономид – PO ₄ ³⁻	0.94	<0.001
Biomass of chironomids – PO ₄ ³⁻		
Биомасса хирономид – Р общ.	0.88	0.01
Biomass of chironomids – P total		
Биомасса моллюсков – Ф 0.25–0.05 мм	0.82	0.04
Biomass of molluscs – fraction 0.25–0.05 mm		
Биомасса моллюсков – Ф 0.05–0.01 мм	-0.82	0.04
Biomass of molluscs – fraction 0.05–0.01 mm		
Биомасса моллюсков – Ф 0.005–0.001 мм	-0.82	0.04
Biomass of molluscs – fraction 0.005–0.001 mm		
Биомасса моллюсков – Ф 0.005–0.001 мм	-0.82	0.04
Biomass of molluscs – fraction 0.005–0.001 mm		
Биомасса моллюсков – Хлорофилл «а»	-0.82	0.04
Biomass of molluscs – Chl		

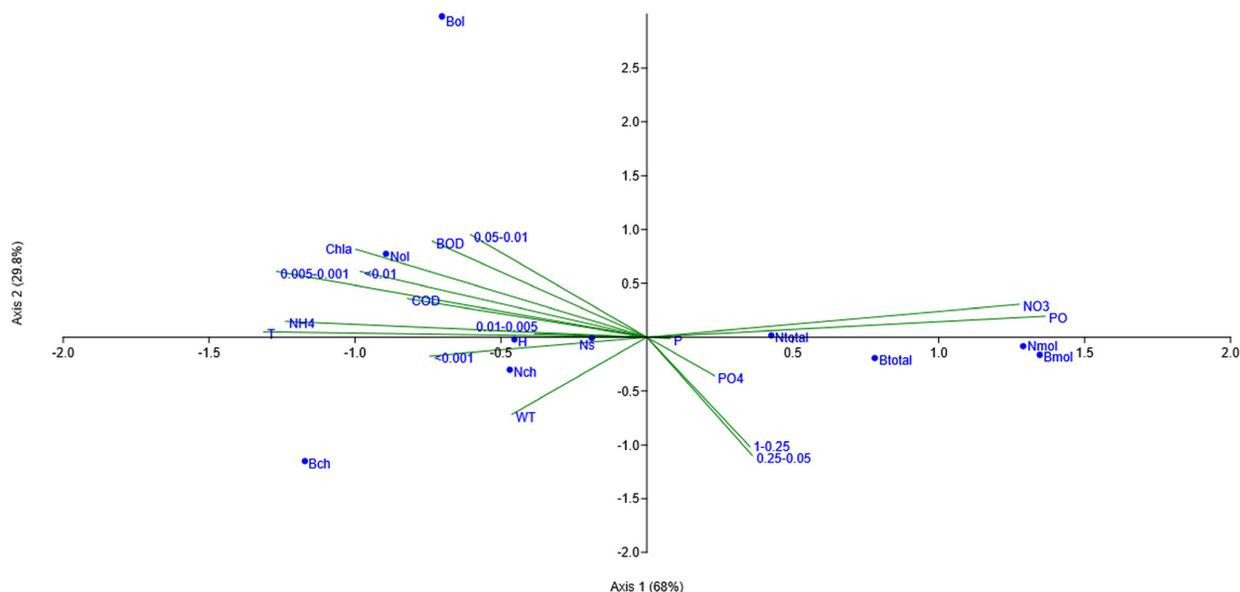


Рис. 2. Ординационная диаграмма ССА взаимосвязи факторов среды и основных характеристик макробеспозвоночных предгорных озер Русского Алтая в мае. *Факторы:* Т – температура воды, WT – прозрачность, BOD – БПК₅, COD – ХПК, NO₃ – азот нитратный, NH₄ – аммоний, PO₄ – фосфаты, P – общий фосфор, PO – перманганатная окисляемость, Chla – хлорофил «а». *Фракции грунта:* 1–0.25 мм, 0.25–0.05 мм, 0.05–0.01 мм, 0.01–0.005 мм, 0.005–0.001 мм, <0.001 мм, <0.01 мм. *Характеристики макрозообентоса:* Н – индекс видового разнообразия, N_s – число видов в пробе, N_{total} – общая численность зообентоса, B_{total} – общая биомасса зообентоса; N_{ch} – численность хирономид, B_{ch} – биомасса хирономид, N_{chl} – численность олигохет, B_{chl} – биомасса олигохет, N_{mol} – численность моллюсков, B_{mol} – биомасса моллюсков.

Fig. 2. CCA ordination diagram of interrelation of environmental factors and main characteristics of macroinvertebrates of foothill lakes of the Russian Altai in May. *Factors:* T – water temperature, WT – transparency, BOD – BOD₅, COD – chemical oxygen demand, NO₃ – nitrate nitrogen, NH₄ – ammonium, PO₄ – phosphates, P – total phosphorus, PO – permanganate oxidability, Chla – chlorophyll a. *Soil fractions:* 1–0.25 mm, 0.25–0.05 mm, 0.05–0.01 mm, 0.01–0.005 mm, 0.005–0.001 mm, <0.001 mm, <0.01 mm. *Main characteristics macroinvertebrates:* H – species diversity index, N_s – number of species in a sample, N_{total} – number of zoobenthos, B_{total} – biomass of zoobenthos; N_{ch} – number of chironomids, B_{ch} – biomass of chironomids, N_{chl} – number of oligochaetes, B_{chl} – biomass of oligochaetes, N_{mol} – number of mollusks, B_{mol} – biomass of mollusks.

Достоверные коэффициенты детерминации общей численности/биомассы зообентоса выявлены с илистыми фракциями грунта 0.005–0.001 мм ($R^2=0.74/0.71$), нитратами (0.7/0.87) и перманганатной окисляемостью (0.94/76). В июле зафиксированы высокие R^2 общей численности зообентоса с нитратами (0.99), а также биомассы моллюсков с перманганатной окисляемостью (0.86). В сентябре наблюдалось увеличение влияния фосфатов и общего фосфора на численность хирономид и олигохет ($R^2 = 0.99$), а также нитратов и аммония на численность моллюсков ($R^2=1.0$). Кроме того, достоверные коэффициенты детерминации характерны для численности моллюсков с температурой и прозрачностью воды ($R^2=1.0$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Состав, структура и обилие макробеспозвоночных в донных сообществах тесно связаны с условиями окружающей среды, такими как температура, гидрохимический состав, тип и состав грунта и многое другое (Compton et al. 2013; Matias et al. 2015; Li et al. 2019; Zahraddeen et al. 2019). Проведенный анализ влияния экологических факторов на состав и структуру зообентоса в исследованных предгорных озерах Алтая позволил выделить три основные группы факторов: это – биогенные элементы и содержание легкоокисляемых органических веществ, температура воды, а также характер грунта. Влияние содержания органических веществ на

развитие донных сообществ всегда привлекало внимание исследователей. Чаще в работах отмечено отрицательное влияние концентраций нитратов, фосфатов и продуктов их разложения в воде на видовое богатство и отдельные таксоны донных беспозвоночных (Lakew and Moog 2015; Nhwatiwa 2017; Ивичева [Ivicheva] 2019), в том числе и методами ординации (Курина [Kurina] 2016; Dalu and Chauke 2020; Dou et al. 2021; Михайлов [Mikhailov] 2022). Но в то же время рядом исследователей отмечено положительное влияние антропогенного эвтрофирования на долю жуков и олигохет (Lakew and Moog 2015), видовое разнообразие хирономид и биомассу олигохет (Ивичева [Ivicheva] 2019), на увеличение различных показателей зоопланктона и зообентоса (Яковлев [Yakovlev] 1999). В то же время существуют исследования (Duka et al. 2017), где показано отсутствие влияния органических веществ на сообщества зообентоса. Согласно проведенным анализам, в предгорных озерах Русского Алтая выявлено достоверное влияние нитратов и перманганатной окисляемости на различные характеристики макробеспозвоночных во все исследованные периоды и усиление роли фосфатов, общего фосфора и аммония на численность доминирующих групп зообентоса в сентябре. Увеличенная концентрация нитрат-ионов в поверхностных водах может возникать вследствие их использования для сельскохозяйственных целей. Перманганатная окисляемость в свою очередь отражает общее содержание в воде легкоокисляемых органических веществ. Большинство исследованных озер испытывает сельскохозяйственное воздействие: кроме того, два из них являются местами зимовки водоплавающих птиц, где служащие заказника обильно подкармливают зимующих лебедей. На протяжении всего периода исследования концентрации ионов NO_3^- и перманганатная окисляемость не превышали ПДК рыб и благоприятно влияли на численность и биомассу донных беспозвоночных озер. Отрицательное влияние биогенов, таких как общий фосфор, фосфаты и аммоний, отмечено для озер в сентябре. Основными источниками поступления ионов аммония и фосфатов в водные объекты являются животноводческие фермы, хозяйственно-бытовые сточные воды, поверхностный сток с сельхозугодий и пр. Основная

часть озер испытывает среднюю и высокую степени антропогенного воздействия, на водосборах озер расположены туристические базы. От их деятельности за весенне-летний сезон может происходить накопление биогенов в воде озер, что отражается на характеристиках беспозвоночных в осенний период. В большинстве озер доминирующие и субдоминирующие таксоны представлены хирономидами и олигохетами, поэтому негативное влияние содержания биогенов в воде этих озер отражается в первую очередь на них.

Температура воды влияет на эмбриональное развитие, роста личинок, метаболизм и выживание организмов зообентоса (Haidekker and Hering, 2008), динамика температуры может изменить схемы жизненных циклов и трофических взаимодействий беспозвоночных (Li et al. 2012). Что может привести к изменению состава сообществ и биоразнообразия. Важность температуры воды давно признается как один из основных факторов, определяющий распределение и богатство организмов в водотоках (Li et al. 2012; White et al. 2016; Pander et al. 2022). В высокогорных озерах экстремальные колебания температуры приводят к сокращению видового богатства (Fureder et al. 2006; Havens et al. 2014). В равнинных озерах также отмечается влияние температур воды на состояние биоты (Çamur-Elipek et al. 2010; Dou et al. 2021; Liu et al. 2023), но часто этот фактор не является ведущим (Курина [Kurina] 2016; Михайлов [Mikhailov] 2022).

В исследованных озерах разные виды статистического анализа показали отрицательные связи температуры с различными показателями макрозообентоса; влияние этого фактора среды в исследованных озерах нуждается в дальнейших дополнительных исследованиях. Исходя из анализа множественной регрессии, на данном этапе мы можем говорить только о сезонном характере влияния температуры воды. Ранее в литературе было так же отмечено сезонное влияние температуры воды на зообентос озер (Dou et al. 2021; Krajenbrink et al. 2021).

Общепризнано, что одним из основных факторов, влияющих на пространственное распределение донных беспозвоночных, является характер донных отложений: в первую очередь

гранулометрический состав грунта и содержание в нем органических веществ (Tolonen et al. 2001; Weatherhead and James 2001; Виноградов и др. [Vinogradov et al.] 2002; Литвинов и др. [Litvinov et al.] 2004; Dalu et al. 2012; Davidson et al. 2012; Negishi et al. 2012; Foto Menbohan et al. 2017). Большинство макробеспозвоночных проявляют заметное предпочтение одному или нескольким типам субстратов (Ward 1992). Тип субстрата оказывает влияние на таксономическое разнообразие и обилие зообентоса. Эти показатели увеличиваются на более стабильных субстратах (Giller and Malmqvist 2002), они более удобны для прикрепления макробеспозвоночных, построения домиков и пр. (Mboye et al. 2018). На таких субстратах обитают, как правило, более крупные особи, чувствительные к загрязнениям: например, двустворчатые моллюски, ручейники, веснянки и др. (Johnson and Brown 2000; Detry et al. 2007; Fenoglio et al. 2007; Allen and Vaughn 2010). Отмеченные тенденции подтвердили проведенные статистические анализы; все они выявили достоверное влияние доли мелких илистых и глинистых фракций грунта на различные характеристики беспозвоночных. Наиболее наглядно предпочтение различных таксонов к определенному типу грунта демонстрирует корреляционный анализ (Табл. 4). Достоверные отрицательные корреляции отмечены между численностью и биомассой моллюсков с мелкими илистыми фракциями грунта, положительно биомасса моллюсков коррелировала с более крупными песчаными фракциями. Обратная тенденция отмечена для хирономид и олигохет: они наиболее многочисленны на илистых грунтах, что ранее также неоднократно отмечалось в литературе (Чекановская [Chekanovskaya] 1962; Cai et al. 2014). Кроме того, на олигохет отмечено отрицательное влияние песчаных грунтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зообентосе предгорных озер Русского Алтая выявлены 156 видов из 9 классов беспозвоночных. Для таксономической структуры сообществ макробеспозвоночных исследованных озер характерно доминирование хирономид и олигохет: из хирономид чаще отмечены подсемейства Chironominae (91%) и Tanypodinae (66%), из олигохет преобладали Tubificidae (68%).

Невысокие значения численности и биомассы зообентоса характерны для озер Ая и Киреево, в основном они соответствовали олиготрофным водоемам. Озера Белое и Кольванское по показателям макрозообентоса соответствовали мезотрофным водоемам, в озерах Кокша и Светлое уровень развития макрозообентоса соответствовал эвтрофным водоемам.

Наибольшее влияние на развитие сообществ макробеспозвоночных в исследованных озерах оказывали биогенные элементы и содержание легкоокисляемых органических веществ, температура воды, а также характер грунта.

Интенсивное антропогенное воздействие, такое как рекреационное и сельскохозяйственное, негативно влияют на экологическое состояние предгорных озер Русского Алтая. Увеличение содержания биогенных элементов в будущем может оказать серьезное влияние на сообщества макробеспозвоночных, о чем свидетельствуют отрицательные корреляции между этими показателями и количественными характеристиками зообентоса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят М.С. Губарева, Е.Н. Крылову, Р.К. Свиридова и М.В. Лассого за помощь в проведении полевых работ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИВЭП СО РАН (проект «Исследование разнообразия и структурно-функциональной организации водных экосистем для сохранения и рационального использования водных и биологических ресурсов Западной Сибири»).

ЛИТЕРАТУРА

- Abakumov V.A. (Ed.) 1992.** Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems. Hydrometeoizdat, Saint Petersburg, 317 p. [In Russian].
- Alekin O.A. 1953.** Fundamentals of hydrochemistry. Gidrometeoizdat, Leningrad, 109 p. [In Russian].
- Allen D.C. and Vaughn C.C. 2010.** Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**: 383–394. <https://doi.org/10.1899/09-024.1>
- Bazzanti M., Della Bella V. and Grezzi F. 2009.** Functional characteristics of macroinvertebrate communi-

- ties in Mediterranean ponds (Central Italy): Influence of water permanence and mesohabitat type. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, **45**(1): 29–39. <https://doi.org/10.1051/limn/09005>
- Bezmaternykh D.M. and Vdovina O.N. 2020.** Composition and structure of macrozoobenthos of lakes in different natural zones and subzones of Western Siberia. *Limnology*, **21**(1): 3–13. <https://doi.org/10.1007/s10201-019-00586-y>
- Bezmaternykh D.M. and Zhukova O.N. 2013.** Composition, structure and factors of formation of communities of benthic invertebrates in lakes of the South of the Ob-Irtysh interfluvium. *Russian Journal of Ecology*, **44**(2): 170–177. <https://doi.org/10.1134/S1067413613020057>
- Boeva L.V. (Ed.). 2009.** Manual on chemical analysis of surface waters of the land. Part 1. Southern Federal University Publ., Rostov-on-Don, 1150 p. [In Russian].
- Boeva L.V. (Ed.). 2012.** Manual on chemical analysis of surface waters of the land. Part 2. Southern Federal University Publ., Rostov-on-Don, 720 p. [In Russian].
- Çamur-Elipek B., Arslan N., Kirgiz T., Öterler B., Güher H. and Özkan N. 2010.** Analysis of Benthic Macroinvertebrates in Relation to Environmental Variables of Lake Gala, a National Park of Turkey Turkish. *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **10**: 235–243. <https://doi.org/10.4194/trjfas.2010.0212>
- Cai Y.J., Lu Y.J., Wu Z.S., Chen Y.W., Zhang L. and Lu Y. 2014.** Community structure and decadal changes in macrozoobenthic assemblages in Lake Poyang, the largest freshwater lake in China. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, **414**(9). <https://doi.org/10.1051/kmae/2014021>
- Carcamo R.J., Contador T., Gañan M., Troncoso P.C., Marquez M.A., Convey P., Kennedy J. and Rozzi R. 2019.** Altitudinal gradients in Magellanic sub-Antarctic lagoons: the effect of elevation on freshwater macroinvertebrate diversity and distribution. *PeerJ*, **7**: e7128. <https://doi.org/10.7717/peerj.7128>
- Chekanovskaya O.W. 1962.** Aquatic small bristle worms of the USSR. Izd. Akademii nauk USSR, Moscow, Leningrad, 416 p. [In Russian].
- Compton T.J., Holthuijsen S., Koolhaas A., Dekin-ga A., ten Horn J. and Smith J. 2013.** Distinctly variable mudscapes: Distribution gradients of intertidal macrofauna across the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, **82**: 103–116. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.02.002>
- Dalu T., Clegg B. and Nhwatiwa T. 2012.** Macroinvertebrate communities associated with littoral zone habitats and the influence of environmental factors in Malilangwe Reservoir, Zimbabwe. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, **406**: 1–15. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012023>
- Dalu T. and Chauke R. 2020.** Assessing macroinvertebrate communities in relation to environmental variables: the case of Sambandou wetlands, Vhembe Biosphere Reserve. *Applied Water Science*, **10**: 16. <https://doi.org/10.1007/s13201-019-1103-9>
- Datry T., Larned S. and Scarsbrook M.R. 2007.** Responses of hyporheic invertebrate assemblages to large-scale variation in flow permanence and surface-sub-surface exchange. *Freshwater Biology*, **52**: 1452–1462. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01775.x>
- Davidson T.A., Mackay A.W., Wolski P., Mazebedi R., Murray-Hudson M. and Todd M. 2012.** Seasonal and spatial hydrological variability drives aquatic biodiversity in a flood-pulsed, sub-tropical wetland. *Freshwater Biology*, **57**: 1253–1265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02795.x>
- Dou Q., Du X., Cong Y., Wang L., Zhao Ch., Song D., Liu H. and Huo T. 2021.** Influence of environmental variables on macroinvertebrate community structure in Lianhuan Lake. *Ecology and Evolution*, **12**: e8553. <https://doi.org/10.1002/ece3.8553>
- Duka S., Pepa B., Keci E., Papparisto A. and Lazo P. 2017.** Biomonitoring of water quality of the Osumi, Devolli, and Shkumbini rivers through benthic macroinvertebrates and chemical parameters. *Journal of Environmental Science and Health. Part A*, **52**(5): 471–478. <https://doi.org/10.1080/10934529.2016.1274167>
- Fenoglio S., Bo T., Pessino M. and Malacarne G. 2007.** Feeding of *Perla grandis* nymphs (Plecoptera: Perlidae) in an Apennine first order stream (Rio Berga, NW Italy). *Annales de la Société entomologique de France*, **43**: 21–224. <https://doi.org/10.1080/00379271.2007.10697514>
- Foto Menbohan S., Mboye B.R., Mbega J.D. and Ajeagah G.A. 2017.** Santé écologique de quelques cours d'eau du bassin hydrographique de la Mabounié au Gabon: Essai de typologie par les variables physico-chimiques et hydromorphologiques. *European Journal of Scientific Research*, **148**(1): 93–105.
- Free G., Solimini A.G., Rossaro B., Marziali L., Giachini R., Paracchini B., Ghiani M., Vaccaro S., Gawlik B.M., Fresner R., Santner G., Schönhuber M. and Cardoso A.C. 2009.** Modelling lake macroinvertebrate species in the shallow sublittoral: Relative roles of habitat, lake morphology, aquatic chemistry and sediment composition. *Hydrobiologia*, **633**(1): 123–136. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9869-7>
- Fureder L., Ettinger R., Boggero A., Thaler B. and Thies H. 2006.** Macroinvertebrate diversity in alpine lakes: effects of altitude and catchment properties. *Hydrobiologia*, **562**: 123–144. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1808-7>
- Galakhov V.P. and Gubarev M.S. 2018.** Water balance of lake Svetloe (Lebedinoe). *Bulletin AB RGS*, **3**(50): 10–16. [In Russian].
- Giller P.S. and Malmqvist B. 2002.** The Biology of Streams and Rivers. Oxford University Press, Oxford, 296 p.

- Goodall D.W. 1954.** Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany*, **2**: 304–324. <https://doi.org/10.1071/BT9540304>
- Gundrizer A.N., Ioganzen B.G., Kafanova V.V. and Petlina A.P. 1982.** Ichthyology and hydrobiology in Western Siberia. TGU, Tomsk, 318 p. [In Russian].
- Haidekker A. and Hering D. 2008.** Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-sized streams in Germany: A multivariate study. *Aquatic Ecology*, **42**(3): 463–481. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9097-z>
- Hammer Ø., Harper D. and Ryan P.D. 2001.** Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**(1): 1–9.
- Havens K.E., Pinto-Coelho R.M., Beklioglu M., Christofersen K.S., Jeppesen E., Lauridsen T.L. and Erdoğlan Ş. 2014.** Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. *Hydrobiologia*, **743**(1): 27–35. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2000-8>
- Ioganzen B.G. 1982.** Hydrobiological studies in Siberia. In: C.A. Studenetsky (Ed.). History of regional studies of the biological resources of the hydrosphere and their use. Nauka, Moscow: 169–195. [In Russian].
- Ivicheva K.N. 2019.** Zoobenthos of the Upper Sukhona tributary basins influenced by anthropogenic impact. MS thesis. St.Petersburg, 142 p. [In Russian].
- Jongman R.G.G., Ter Braak S.J.F. and Van Tongeren O.F.R. 1999.** Data analysis in community and landscape ecology. Moscow: RASKHN, 306 p. [In Russian].
- Johnson P.D. and Brown K.M. 2000.** The importance of microhabitat factors and habitat stability to the threatened Louisiana pearl shell, Margaritifera hembelli (Conrad). *Canadian Journal of Zoology*, **78**: 271–277. <https://doi.org/10.1139/z99-196>
- Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. 1992–2004.** Vol. 1–6. Zoological institute of RAS, St. Petersburg. [In Russian].
- Klonowska-Olejnik M. and Skalski T. 2014.** The effect of environmental factors on the mayfly communities of headwater streams in the Pieniny Mountains (West Carpathians). *Biologia*, **69**(4): 498–507. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0334-3>
- Kitaev S.P. 2007.** Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. KSC RAS, Petrozavodsk, 395 p. [In Russian].
- Koveshnikov M.I. 2014.** Zoobenthos of water bodies of the Biya river basin. LAP LAMBERT Academic Publishing, Saarbrücken, 278 p. [In Russian].
- Krajenbrink H., White J., and Dunbar M. and Wood P. 2021.** Macroinvertebrate and diatom community responses to thermal alterations below water supply reservoirs. *River Research Application*, **38**: 595–612. <https://doi.org/10.1002/rra.3922>
- Kurina E.M. 2016.** Diversity, dynamics of distribution and structure of communities of benthic alien species in Saratov reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions*, **4**: 69–84. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S2075111717010076>
- Lakew A. and Moog O. 2015.** A multimetric index based on benthic macroinvertebrates for assessing the ecological status of streams and rivers in central and southeast highlands of Ethiopia. *Hydrobiologia*, **751**(1): 229–242. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2189-1>
- Lepneva S.G. 1933.** The bottom fauna of mountain lakes in the basin of Lake Teletskoye. In: G.Y. Vereshchagin (Ed.). Studies of Lakes of the USSR. Leningrad: 135–168. [In Russian].
- Li F., Cai Q., Jiang W. and Qu X. 2012.** Macroinvertebrate relationships with water temperature and water flow in subtropical monsoon streams of Central China: Implications for climate change. *Fundamental and Applied Limnology*, **180**(3): 221–231. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2012/0220>
- Li K., Liu X., Zhou Y., Xu Y., Lv Q., Ouyang S., Ouyang S. and Wu X. 2019.** Temporal and spatial changes in macrozoobenthos diversity in Poyang Lake Basin, China. *Ecology and Evolution*, **9**(2): 6353–6365. <https://doi.org/10.1002/ECE3.5207>
- Li S., Yang W., Wang L., Chen K., Xu S. and Wang B. 2018.** Influences of environmental factors on macroinvertebrate assemblages: Differences between mountain and lowland ecoregions, Wei River, China. *Environmental Monitoring and Assessment*, **190**(3): 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-6516-7>
- Liu C., Xu Q., Wang Z., Jiang X., Ding G., Ren Q., Song J. and Liu M. 2023.** Community structure of benthic molluscs shaped by environmental and ecological variables in the coastal waters of Changle, Fujian Province, China. *Frontiers in Marine Science*, **10**. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1045393>
- Litvinov A.S., Bakanov A.I., Zakonov V.V. and Kochetkova M.Yu. 2004.** On the relationship between benthic communities indicators and some characteristics of their habitat. *Water Resources*, **31**(5): 611–618. [In Russian]. <https://doi.org/10.1023/B:WARE.0000041925.18591.3d>
- Matias M.G., Arenas F., Rubal M. and Pinto I.S. 2015.** Macroalgal Composition Determines the Structure of Benthic Assemblages Colonizing Fragmented Habitats. *PLOS One*, **10**: e0142289. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142289>
- Mboye B.R., Foto Menbohan S., Mbega J.D. and Biram a Ngou E.B. 2018.** Influence of the Granulometric parameters on the Diversity and Distribution of Benthic Macroinvertebrates in the Mabounié Watershed (Central West Gabon). *International Journal of Ad-*

- vanced Research in Biological Sciences*, **5**(7): 252–270. <https://doi.org/10.22192/ijarbs.2018.05.07.020>
- Miserendino L.M. and Pizzolon L.A. 2000.** Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Archiv für Hydrobiologie*, **150**: 55–83. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/150/2000/55>
- Mikhailov R.A. 2022.** Mollusk of the Family Bithyniidae (Gastropoda, Littorinimorpha) of the Lower Volga Plains River. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, **24**(5): 88–96. [In Russian]. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2022-24-5-88-96>
- Negishi J.N., Sagawa S., Kayaba Y., Sanada S., Kume M. and Miyashita T. 2012.** Mussel responses to flood pulse frequency: the importance of local habitat. *Freshwater Biology*, **57**: 1500–1511. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02803.x>
- Nhiwatiwa T., Dalu T. and Sithole T. 2017.** Assessment of river quality in a subtropical Austral river system: a combined approach using benthic diatoms and macroinvertebrates. *Applied Water Science*, **228**: 428. <https://doi.org/10.1007/s13201-017-0599-0>
- Pander J., Habersetzer L., Casas-Mulet R. and Geist J. 2022.** Effects of Stream Thermal Variability on Macroinvertebrate Community: Emphasis on Native Versus Non-Native Gammarid Species. *Frontiers in Environmental Science*, **10**. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.869396>
- Rusanov G.G. and Vazhov S.V. 2017.** Unresolved problems of lakes Manzherokskoe and Aya. V.M. Shukshin State Pedagogical University, Biysk, 168 p. [In Russian].
- Russian State Standard (GOST) 12536-2014. 2014.** Soils. Methods of laboratory determination of granulometric (grain) and microaggregate composition. [In Russian].
- Russian State Standard (GOST) R 59054-2020. 2020.** Environmental protection. Surface and underground waters. Classification of water bodies. [In Russian].
- Rychkov V.M. and Rychkova S.I. 2004.** Phenomenon of the Koksha River in Altai. *Natural resources of Gornyy Altai*, **2**. Available from: <http://altay-geojournals.ru/wp-content/uploads/2015/02/2-20.pdf> (accessed 24 May 2023).
- Scheibler E.E., Claps M.C. and Roig S.A. 2014.** Temporal and altitudinal variations in benthic macroinvertebrate assemblages in an Andean river basin of Argentina. *Journal of Limnology*, **73**: 76–92. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.789>
- Shannon C.E. 1963.** The mathematical theory of communication. Urbana, 117 p.
- Shitikov B.K., Zinchenko T.D. and Abrosimova E.V. 2012.** Statistical Analysis of the Results of Multivariate Ordination as Exemplified by Data on River Benthic Communities. *Russian Journal of Ecology*, **43**(2): 118–122. <https://doi.org/10.1134/S1067413612010146>
- Shostell J.M. and Williams B.S. 2007.** Habitat complexity as a determinate of benthic macroinvertebrate community structure in cypress tree reservoirs. *Hydrobiologia*, **575**(1): 389–399. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0385-8>
- Soviet State Standard (GOST) 17.1.4.02-90.** The method of spectrophotometric determination of chlorophyll “a”. [In Russian].
- Tolonen K.T., Hamalainen H., Holopainen I.J. and Karjalainen J. 2001.** Influences of habitat type and environmental variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. *Archiv für Hydrobiologie*, **152**: 39–67. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/152/2001/39>
- Tsalolikhin S.Ya. and Alekseev V.R. (Eds). 2016.** Key of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. V. 2. Zoobenthos. Moscow, St. Petersburg, 457 p.
- Vdovina O.N., Yanygina L.V. and Bezmaternykh D.M. 2022.** Composition and structure of lake macroinvertebrate communities in different altitudinal zones of Russian Altai. *Acta Biologica Sibirica*, **8**: 531–555. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7714667>
- Vershinin V.K., Konovalova O.S. and Fomenko L.A. 1979.** Zoobenthos of some Altai reservoirs and its role in the introduced peled’ nutrition. Proceedings of the Conference: Biological resources of the Altai territory and ways of their rational use (1–30 July 1979, Barnaul). Barnaul: 123–124. [In Russian].
- Vinogradov G.A., Berezina N.A., Lapteva N.A. and Zharikov G.P. 2002.** Use of structural indicators of bacterio- and zoobenthos in assessing bottom sediments quality (by the example of the reservoirs of the Upper Volga basin). *Water Resources*, **29**(3): 329–336. [In Russian]. <https://doi.org/10.1023/A:1015680329937>
- Ward J.V. 1992.** Aquatic insect Ecology. Vol. 1. Biology and habitat. John Wiley & Sons, Inc, New-York. 438 p.
- Weatherhead M.A. and James M.R. 2001.** Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, **462**: 115–129. <https://doi.org/10.1023/A:1013178016080>
- White J., Hannah D., House A., Beatson S., Martin A. and Wood P. 2016.** Macroinvertebrate responses to flow and stream temperature variability across regulated and non-regulated rivers. *Ecohydrology*, **10**(1): 1–21. <https://doi.org/10.1002/eco.1773>
- White J. and Irvine K. 2003.** The use of littoral mesohabitats and their macroinvertebrate assemblages in the ecological assessment of lakes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**(4): 331–351. <https://doi.org/10.1002/aqc.586>
- Wijesiri B., Deilami K. and Goonetilleke A. 2018.** Evaluating the relationship between temporal changes in

- land use and resulting water quality. *Environmental Pollution*, **234**: 480–486. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.11.096>
- Yakovlev V.A. 1999.** Changes in zoobenthos structure of northeastern Fennoscandia influenced by natural and anthropogenic factors. MS thesis. St. Petersburg, 49 p. [In Russian].
- Yanygina L.V. and Krylova E.N. 2008.** Zoobentos of high-altitude water bodies in the basin of Lake Teletskoye. *World of Science, Culture, Education*, **4**: 18–20. [In Russian].
- Yu Z., Wang H., Miao M., Kong Q., Quan Q., Wang R. and Liu J. 2020.** Long-term monitoring of community succession in impoundment lake: Responses of macroinvertebrate to South-to-North Water Diversion Project. *Ecological Indicators*, **118**: 106734. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106734>
- Zahraddeen H.Y., Babangida A. and Isiyaku I.I. 2019.** Diversity and distribution of benthic macroinvertebrate fauna of Nasarawa reservoir in Jibia, Katsina state Nigeria. *FJS*, **3**(1): 146–151.
- Zhang Q., Yang T., Wan X., Wang Y. and Wang W. 2021.** Community characteristics of benthic macroinvertebrates and identification of environmental driving factors in rivers in semi-arid areas – A case study of Wei River Basin, China. *Ecological Indicators*, **121**: 107153. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107153>