

УДК 597.4/.5:574.32(285.2)(234.851)

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ОЗЕР ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ ПРИПОЛЯРНОГО И ПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2022 г. В. И. Пономарев*

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

**e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 01.05.2021 г.

После доработки 11.10.2021 г.

Принята к публикации 21.10.2021 г.

Приведены результаты исследования влияния высоты над уровнем моря на распределение рыбного населения сохраняющих близкое к естественному состоянию озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала. Как правило, безрыбные озера расположены максимально высоко над уровнем моря в пределах бассейнов тех или иных печорских притоков. За редким исключением, с увеличением высоты количество обитающих в этих водоемах видов рыб сокращается. В различных высотных градиентах не выявлено определенных закономерностей распределения относительной плотности рыб, а также уровня разнообразия, выраженного с использованием ряда общепринятых индексов. Максимальные высоты, на которых обнаружены те или иные виды рыб, коррелируют с общей высотой горных хребтов различных областей Приполярного и Полярного Урала. Состав рыбного населения и доминирующих видов рыб в значительной степени определяются высотным градиентом и принадлежностью к конкретному бассейну рек.

Ключевые слова: рыбное население, распределение, плотность, разнообразие, горные озера, западные склоны Приполярного и Полярного Урала, высотный градиент

DOI: 10.31857/S0320965222020097

ВВЕДЕНИЕ

Одна из центральных задач современной экологии направлена на выявление факторов, определяющих видовой состав и распределение биологических сообществ (Бигон и др., 1989). Специфика экстремальных условий горных рек и озер, включающих высоту над уровнем моря, преобладающую низкую температуру воды, особенности гидрологии, недостаток нутриентов, комбинации физико-химических переменных, кратковременность вегетационного периода, продолжительность ледового покрова и др. определяют возможность обитания здесь только значительно адаптированных к этим условиям видов (Alpine Waters..., 2010). Именно градиенты параметров среды определяют распространение тех или иных видов, формирующих, в свою очередь, приуроченные к этим градиентам сообщества (Mee et al., 2018).

Общие закономерности структурных изменений пространственного распределения рыбного населения от истоков рек до их устьев до настоящего времени остаются изученными весьма приблизительно или лишь фрагментарно (Sutela et al., 2020; Мочек, Павлов, 2021). При этом, экосистемы горных озер с позиций воздействия глобальных изменений климата, угрожающих сохране-

нию биоразнообразия и функционированию всех экосистем, относятся к числу наиболее уязвимых (Perez-Martínez et al., 2020), что придает особую актуальность их исследований. К числу основных проблем выявления трендов распределения их рыбного населения относятся географические, геологические и регионально-зональные фаунистические различия, а также особенности внутри- и межвидовых биотических взаимодействий (Robinson, Rand, 2005).

Особое внимание привлекает то обстоятельство, что многие горные и высокогорные озера различных районов мира на протяжении десятков и сотен лет населены целенаправленно или непреднамеренно интродуцированными сюда видами рыб (Schilling et al., 2008; Alpine Waters..., 2010; Tiberti et al., 2014; Milardi et al., 2017; Detmer, Lewis, 2019; Volta et al., 2018 и др.). В противном случае большинство высокогорных озер было бы лишено рыбного населения (Alpine Waters..., 2010). Как правило, такие водоемы отличаются невысоким разнообразием рыбного населения, а его обилие в большей степени отражает практику рыболовства, слабо коррелируя с переменными окружающей среды (Argillier et al., 2002). При этом интродукция тех или иных рыб часто приво-

дит к потере местных видов и нарушает естественные пищевые связи.

В связи с этим весьма перспективными представляются исследования водных сообществ озерно-речных систем, слабо затронутых или полностью свободных от последствий хозяйственной деятельности человека и, в то же время, характеризующихся наличием выраженных градиентов характеристик окружающей среды. К их числу относятся многочисленные горные и предгорные водоемы западных склонов Приполярного и Полярного Урала, в большинстве своем до настоящего времени сохраняющие близкое к естественному состояние (Биологическое..., 2009). По происхождению они относятся к тектоническим, ледниковым (в том числе каровым, плотинным и моренным), а также немногочисленным здесь пойменным и термокарстовым озерам (Долгушин, Кеммерих, 1959).

Цель работы – охарактеризовать влияние высоты над уровнем моря на распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа основана на результатах ихтиофаунистического обследования в 1994–2021 гг. ~180 горных и предгорных озер, расположенных на водосборах печорских притоков I–III порядка, – Торговая, Малый Паток, Большой Паток, Войвож-Сыня, Вангыр, Косью, Кожим, Лемва, Большая Уса и Малая Уса (рис. 1). Общая характеристика и локализация наиболее крупных и типичных озер региона приведены ранее (Биоразнообразие..., 2007; 2010; Пономарев, 2017; 2018; 2019а, 2019б; Пономарев, Лоскутова, 2020; Loskutova, 2020 и др.).

Рыб отлавливали с использованием стандартного набора финских ставных жаберных лесковых сетей с ячейей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, длиной 30 м и высотой 1.8 м. Сети устанавливали на всех представленных в том или ином озере глубинных горизонтах. Относительную плотность рыб оценивали при помощи показателя индексной оценки отловленных за единицу рыболовного усилия и единицу времени экземпляров (экз./ус. · ч).

Для оценки уровня видового разнообразия использовали следующие индексы, где p – доля в уловах, i – число видов рыбы (Песенко, 1982; Терещенко и др., 1994):

Вероятность межвидовых встреч

$$PIE = 1 - \sum p^2(i);$$

Модифицированный индекс Симпсона

$$S = (\sum [p^2(i)])^{-1};$$

Индекс Животовского

$$Sg = [\sum \sqrt{p(i)}]^2;$$

Информационная мера Шеннона

$$H = - \sum p(i) \lg p(i);$$

Индекс Шелдона

$$SH = \exp(H).$$

Всего в изученных озерах региона зарегистрировано 15 видов рыб, относящихся к девяти семействам: Лососевые Salmonidae (арктический голец *Salvelinus alpinus* Linnaeus); Сиговые Coregonidae (сибирский сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin, чир *C. nasus* Pallas, пелядь *C. peled* Gmelin); Хариусовые Thymallidae (сибирский хариус *Thymallus arcticus* Pallas, европейский хариус *T. thymallus* Linnaeus); Щуковые Esocidae (обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, Карповые Cyprinidae (озерный голянь *Phoxinus perenurus* Pallas, обыкновенный голянь *P. phoxinus* Linnaeus, плотва *Rutilus rutilus* Linnaeus); Балиториевые Balitoridae (усатый голец *Barbatula barbatula* Linnaeus); Налимовые Lotidae (налим *Lota lota* Linnaeus); Окуневые Percidae (обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus); Керчаковые Cottidae (обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* Linnaeus).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Свободные от рыбного населения озера выявлены в бассейнах всех без исключения обследованных горных притоков р. Печора. Большинство из них расположены максимально высоко над уровнем моря в пределах водосборов тех или иных водотоков. На меньшей высоте также имеются горные и предгорные озера, ненаселенные рыбой, однако они, как правило, либо замкнутые (бессточные), либо термокарстовые по происхождению.

Высотный градиент безрыбных озер существенно отличается при сопоставлении различных бассейнов Приполярного и Полярного Урала. К числу таких водоемов относятся все без исключения озера бассейна р. Малый Паток (южная часть Приполярного Урала) >300 м над у. м. Напротив, на водосборах рек Большая и Малая Уса (северная часть Полярного Урала) озера с такими высотными отметками очень редки; во всех изученных здесь сточных озерах обитают рыбы. Несколько выше рельеф Полярного Урала в пределах бассейна р. Лемва, где в качестве примера безрыбных водоемов можно назвать оз. Пальник-Ты (его высота 385.7 м над у. м.).

В остальных горных районах западных склонов Приполярного Урала также имеются озера, лишенные рыбного населения, однако они расположены в более высоких градиентах. В частности, это оз. Порто-Тур (бассейн р. Большой Паток, высота 645.5 м над у. м.), ряд безымянных озер в истоках р. Озерная (бассейн р. Войвож-Сыня, >700 м), озеро-исток р. Большой Вангыр (бас-



Рис. 1. Карта-схема бассейнов притоков р. Печора, на водосборах которых имеются горные озера.

сейн р. Вангыр, 886.3 м), безымянное озеро в истоках р. Моренный (бассейн р. Косью, 883.6 м), оз. Верхние Балбанты (бассейн р. Кожим, 1007.2 м) и др.

При сопоставлении населенных рыбой озер бассейнов различных горных притоков р. Печора,

как правило, с увеличением высотного градиента количество обитающих в этих водоемах видов рыб сокращается (рис. 2). В качестве исключений следует назвать озера водосборов рек Торговая и Кожим, расположенные на весьма значительной для Урала высоте (522.8–932.9 м над у. м.), а также

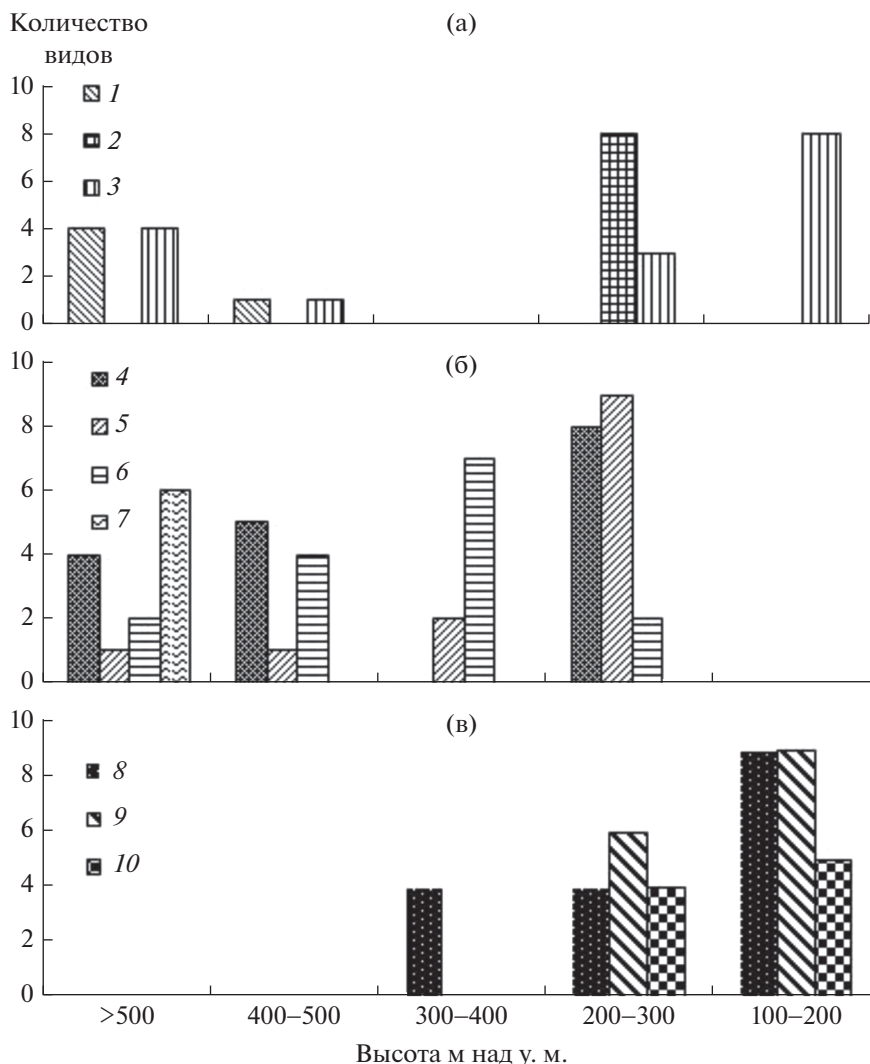


Рис. 2. Количество видов, входящих в состав рыбной части водных сообществ горных озер бассейна р. Печора, в различных высотных градиентах: а – Приполярный Урал, бассейн р. Шугор (1 – водосбор р. Торговая, 2 – р. Малый Паток, 3 – р. Большой Паток); б – Приполярный Урал, бассейн р. Уса (4 – водосбор р. Войвож-Сыня, 5 – р. Вангыр, 6 – р. Косью, 7 – р. Кожим); в – Полярный Урал, бассейн р. Уса (8 – р. Лемва, 9 – р. Большая Уса, 10 – р. Малая Уса).

озера бассейна р. Косью, большей частью представленные пойменными водоемами (Пономарев, 2019а). На высоте >500 м над у. м. максимальное число видов обнаружено в озерах бассейнов рек Кожим (шесть видов), Торговая, Большой Паток и Войвож-Сыня (по четыре).

Впервые получена информация о максимальных зарегистрированных высотах обитания рыб в горных озерах Урала (табл. 1). Из перечня выявленных видов только речной голяк отмечен в озерах бассейнов всех десяти рек, тогда как европейский хариус и налим – в девяти из них (первый – за исключением пойменных озер в долине р. Косью, второй – кроме озер бассейна р. Малый Паток), щука отсутствует лишь в озерах на водосборах рек Торговая и Кожим. В озерах западных склонов Приполярного и Полярного Урала наи-

менее распространены чир (единственная находка вида зарегистрирована к оз. Пагаты в бассейне р. Лемва), озерный голяк (только в некоторых озерах бассейнов рек Войвож-Сыня и Косью) и усатый голец (бассейны рек Войвож-Сыня и Вангыр). Распределение ряда видов рыб по изученным бассейнам характеризуется определенной мозаичностью: сибирский хариус встречается лишь в озерах бассейнов рек Торговая, Большой Паток, Кожим и Лемва, в то время как сибирский сиг-пыжьян – в озерно-речных системах рек Малый Паток, Вангыр, Большая и Малая Уса), пелядь – в бассейнах рек Большой Паток, Вангыр и в некоторых озерах Полярного Урала.

Несмотря на общую относительную немногочисленность видов рыб, обитающих в горных и предгорных озерах уральского Припечорья, рыбы

Таблица 1. Максимальная зарегистрированная высота над уровнем моря (м) нахождения рыб в горных озерах бассейна р. Печора западных склонов Приполярного и Полярного Урала

Вид рыбы	Озера бассейнов рек									
	Приполярного Урала							Полярного Урала		
	Торговая	Малый Паток	Большой Паток	Войвож-Сыня	Вангыр	Косью	Кожим	Лемва	Большая Уса	Малая Уса
Арктический голец	—	—	—	646.5	799	601.7	932.9	—	—	245.4
Сибирский сиг-пыжьян	—	235.5	—	—	277.4	—	—	—	235	172.5
Чир	—	—	—	—	—	—	—	126	—	—
Пелядь	—	—	161.5	—	278.5	—	—	126	235	175.8
Сибирский хариус	721.7	—	560.6	—	—	—	757.4	497	—	—
Европейский хариус	721.7	230.1	562	646.5	278.5	—	694.3	377.5	235	245.4
Щука	—	235.5	177.3	264.2	311	492.4	—	118	178.3	172.5
Озерный голянь	—	—	—	273	—	378	—	—	—	—
Обыкновенный голянь	721.7	232.4	562	646.5	311	448.5	694.3	334.9	235	244.3
Плотва	522.8	231	167	261.5	—	382	—	—	—	—
Усатый голец	—	—	—	261	277.4	—	—	—	—	—
Налим	721.7	—	562	646.5	278.5	379.6	757.4	377.5	235	245.4
Ерш	—	231.2	161.2	—	—	—	—	162	235	—
Окунь	—	235.5	177.3	416.2	279.5	493.3	—	162	154.7	—
Подкаменщик	—	231	—	—	—	—	757.4	126	154.7	245.4

Примечание. “—” — вид не обнаружен.

этих водных сообществ по доминирующим видам представлены чрезвычайно широким спектром, существенно варьирующим в пределах бассейнов различных печорских притоков и при их сопоставлении между собой (табл. 2).

По составу рыбного населения озера, расположенные на высоте >500 м, можно охарактеризовать как голецовые, голецово-хариусовые, хариусовые (при наличии двух видов — сибирского и европейского хариуса или одного из них) и голяньные. Далее по мере понижения высотного градиента отмечены щучьи, плотвичьи и окуневые озера, затем, на высоте 200–300 м над у. м., сиговые, сигово-щучьи, пеляжьи, а затем и ряд вариаций озер с доминированием в составе рыбного населения плотвы и окуня, плотвы и пеляди, окуня и голяня (речного и озерного), окуня и щуки, хариуса и окуня, хариуса и ерша, окуня и ерша, пеляди и хариуса и др.

Не выявлено определенных закономерностей распределения относительной плотности рыб в различных высотных градиентах (табл. 3). На примере европейского хариуса показано, что в глубоких высокогорных озерах из бассейнов различных печорских притоков (в частности, рек Торговая и Войвож-Сыня) величина этого показателя варьирует в широких пределах, аналогично таковой в сходных по величине и глубине водоемах, расположенных на более низких высотных

отметках (бассейны рек Малый Паток, Малая и Большая Уса, а также, в меньше степени, в озерах на водосборе р. Вангыр). Не меньшая вариабельность присуща значениям относительной плотности европейского хариуса как мелководных, промерзающих в зимний период, так и глубоких озер бассейнов рек Полярного Урала.

В целом аналогичная тенденция обнаружена при сопоставлении уровня разнообразия рыб в водных сообществах горных озер, населенных на разных высотных градиентах более чем одним-двумя видами, с использованием ряда общепринятых индексов (табл. 4). Действительно, независимо от высоты над уровнем моря, в озерах водосбора р. Войвож-Сыня наблюдается как относительно высокий уровень разнообразия, так и предельно низкий, а также “нулевой” из-за наличия в составе рыбного населения некоторых озер лишь одного вида рыб. В случае обитания в озерах на верхних высотных градиентах одного или двух видов рыб, а в предгорных зонах — до шести-восьми видов, прослеживается четкая тенденция увеличения разнообразия рыбного населения. Данная закономерность обусловлена тем, что величина индексов разнообразия растет с параллельным увеличением числа входящих в сообщество видов и их равновзвешенности (Песенко, 1982; Терешенко и др., 1994).

Таблица 2. Состав рыбной части водных сообществ горных и предгорных озер по доминирующим видам

Приполярный Урал									
бассейн р. Шугор					бассейн р. Уса				
бассейн р. Шугор		бассейн р. Уса			Полярный Урал				
Торговая	Малый Паток	Большой Паток	Войвож-Сыня	Вангыр	Косью	Кожим	Лемва	Большая Уса	Малая Уса
>500 м над у. м.									
Хариусовый (сибирский + европейский), хариусово-гольяновый, гольяновый	Рыбы отсутствуют	Хариусовый (европейский + сибирский)	Гольцовый, гольцово-гольяновый, хариусовый (европейский)	Гольцовый	Гольцовый	Гольцовый, хариусово-гольцовый (сибирский), гольяновый	Озера не обследованы	–	–
400–500 м над у. м.									
Гольяновы	То же	Гольяновы	Хариусовый хариусово-окуневый гольяновы	Гольцовый	Гольцовый, гольяновы, окуневый	–	Хариусовый (сибирский)	–	–
300–400 м над у. м.									
–	»»	–	–	Щучий, гольяновы	Гольцовый, щучий, гольяновы (отдельно обыкновенный и озерный), плотвичий, окуневый	–	Хариусовый (сибирский + европейский)	–	–

Таблица 2. Окончание

		Приполярный Урал						Полярный Урал		
бассейн р. Шугор		бассейн р. Уса						бассейн р. Уса		
Торговая	Малый Паток	Большой Паток	Войвож-Сыня	Вангыр	Косью	Кожим	Лемва	Большая Уса	Малая Уса	
–	Сиговый, сигово-щучий, щучий, плотвичий, плотвичье-окуневый, окуневый, окунево-сиговый, окунево-щучий	Гольянов-ый	Гольянов-ый (озерный), окуневый, окунево-плотвичий	Пеляжий, щучий, щучье-пеляжий, гольянов-ый, окуневый, окунево-хариусов-ый, окунево-щучий, окунево-гольянов-ый	Щучье-окуневый, окуневый	–	Хариусовый (европей-ский+сибир-ский)	Сиговый, хариусовый, хариусово-налимовый	Гольцово-хариусовый, хариусовый	
200–300 м над у. м.										
–	–	Щучий, плотвичье-окуневый, плотвичье-пеляжий, жий, окуневый, окунево-пеляжий, окунево-щучий	–	–	–	–	Хариусовый, хариусово-окуневый, хариусово-ершовый, окунево-ершовый	Хариусо-вый, щучий	Пеляжье-хариусовый, сиговый, хариусовый, голянов-ый	
100–200 м над у. м.										

Примечание. “–” – отсутствие озер на водосборе.

Таблица 3. Относительная плотность европейского хариуса в горных и предгорных озерах бассейна р. Печора

Высота, м над у. м.	Озера бассейнов рек									
	Приполярного Урала								Полярного Урала	
	Торговая	Малый Паток	Большой Паток	Войвож-Сыня	Вангыр	Косью	Кожим	Лемва	Большая Уса	Малая Уса
>500	0.81	—	0.64	0.06	—	—	0.06	—	—	—
	0.06		0.84	0.01			0.05			
	0.76			1.24						
400–500	—	—	—	0.52	—	—	—	—	—	—
				0.77						
				0.40						
				0.80						
				0.12						
300–400	—	—	—	—	—	—	—	0.60	—	—
								0.14		
200–300	—	0.1	0.03	—	0.36	—	—	1.22	0.91	0.76
	—	0.01			0.26				0.17	0.16
	—	0.35			0.14				0.03	0.25
100–200	—	—	0.01	—	—	—	—	0.17	1.25	0.20
								9.33		0.23
								2.78		0.06
								0.17		

Примечание. “—” – вид не обнаружен. В столбцах цифр представлены величины относительной плотности из разных озер.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обширность территории западных склонов Приполярного и Полярного Урала и ее уникальное географическое положение на стыке Европы и Азии привели к значительному разнообразию природных условий региона (Варсанофьева, 1953). Горная полоса Урала испытывала многократные поднятия, сопровождавшиеся регулярными разрушениями рельефа, и оледенения (Величко и др., 2000). Это обусловило как разнотипность, так и определенное сходство многочисленных водоемов европейской части этого района Урала, густоту развития озерно-речной сети, наличие или отсутствие водных связей различных бассейнов и суббассейнов, специфику гидрохимических условий и, в конечном счете, разнообразие местообитаний различных видов гидробионтов, в частности рыб.

На Северном Урале и в южной части Приполярного Урала озер относительно мало, а суммарная площадь их поверхности небольшая (Долгушин, Кеммерих, 1959). Однако с продвижением на север они становятся все более многочисленными и нередко образуют здесь озерно-речные системы (Ресурсы..., 1972). Так, на водосборе р. Подчерем (ее длина 178 км) расположено лишь три озера общей площадью 0.03 км², тогда как в

бассейне р. Торговая (48 км) – 18 озер площадью 2.78 км², р. Большой Паток (121 км) – 96 озер (4.15 км²), р. Войвож-Сыня (43 км) – 55 озер (2.55 км²), р. Кожим (202 км) – 134 озера (7.42 км²), р. Пага (108 км) – 366 озер (5.20 км²), р. Большая Уса (98 км) – 589 озер (18.40 км²), р. Малая Уса (83 км) – 465 озер (21.90 км²) соответственно.

Выявлено, что большинство горных и предгорных озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала, соединенных постоянными протоками с руслами рек или другими водоемами, имеет рыбное население. В ряде случаев рыбы обнаружены в изолированных озерах. Аналогично многим высокогорным водоемам других регионов (Alpine..., 2010), безрыбные озера уральского Припечорья, как правило, расположены на максимальных для этих районов Урала высотах.

Высотный градиент оказывает существенное влияние на структуру рыбного населения горных и предгорных озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала, аналогично другим ранее обследованным горным системам (Quist et al., 2004; Матвеев, 2006; Мельниченко, 2008; Jaramillo-Villa et al., 2010; Антонов, 2012; Brosse et al., 2013; Douglas, Margenny, 2014; Da Costa et al., 2018 и др.). Эта закономерность, с некоторыми исключения-

Таблица 4. Величина индексов разнообразия рыбного населения озер бассейна р. Войвож-Сыня

Озеро (координаты)	Индекс				
	PIE	H	S	Sg	SH
>500 м над у. м.					
Безымянное озеро в истоках р. Озерная (64°50'20" с.ш., 59°14'10" в.д.)	0.5482	0.4149	2.2132	3.0829	1.5142
Безымянное озеро в истоках р. Леввож-Сыня (64°50'33" с.ш., 58°57'03" в.д.)	0	0	1	1	1
Сыняты (64°48'55" с.ш., 59°07'15" в.д.)	0.3166	0.2753	1.4634	2.5555	1.3169
400–500 м над у. м.					
Озеро-исток безымянного левого притока р. Войвож-Сыня (64°51'57" с.ш., 59°04'10" в.д.)	0.0377	0.0413	1.0392	1.2747	1.0421
Большое Базовое (64°53'35" с.ш., 59°09'00" в.д.)	0.4609	0.3613	1.8549	2.8121	1.4352
Безымянное пойменное озеро (64°54'48" с.ш., 59°03'18" в.д.)	0	0	1	1	1
200–300 м над у. м.					
Безымянные озера бассейна р. Велькыдвож (65°00'06" с.ш., 58°49'17" в.д.)	0.0282	0.0325	1.029	1.2373	1.0331
(65°00'18" с.ш., 58°50'46" в.д.)	0	0	1	1	1
(64°58'45" с.ш., 58°47'57" в.д.)	0.4834	0.3187	1.9356	2.313	1.3754

ми, касающимися происхождения озер (как в случаях с р. Косью, где большинство озер оказались пойменными), прослеживается в большинстве изученных бассейнов, кроме озер на водосборах рек Кожим и Торговая. Последние расположены на большой для уральских озер высоте (от 500 до 1000 м над у. м.).

Максимальные высоты, на которых обнаружены те или иные виды рыб, в значительной степени определяются общей высотой приуроченных к ним горных хребтов в различных областях Урала (Долгушин, Кеммерих, 1959): на Приполярном Урале большинство горных озер расположено на высоте 500–1000 м над у. м., тогда как на Полярном Урале – 200–500 м соответственно.

При сопоставлении высотных отметок озер из различных бассейнов горных притоков Урала (табл. 1) и при сравнении с другими районами Евразии проявляется их значительное варьирование. Так, арктический голец горных водоемов Байкальской рифтовой зоны предпочитает высоты >1400 м, обыкновенный подкаменщик встречается в озерах, расположенных ≤1200 м над у. м. (Матвеев, 2006). При этом большинство озер этого региона локализовано на высотах >1000 м. Озерный голяк, обнаруженный нами в озерах

Приполярного Урала в высотном градиенте 270–380 м, в горных озерах бассейна р. Амур отмечен на высоте 560 м над у. м. (Антонов, 2017).

По видовому составу и доминирующим видам рыбное население озер бассейнов различных притоков р. Печора также несколько различается (Новоселов, 2021). Как и в других районах земного шара (Jaramillo-Villa et al., 2010), с высотой увеличивается своеобразие местной ихтиофауны. Более высотным градиентам по степени доминирования соответствуют хариусовые, голецовые и голяньевые типы озер. С уменьшением высоты растет их многообразие, включающее различные вариации и комбинации сиговых, пеляжьих, щучьих, плотвичьих и окуневых озер. На относительно невысоком по рельефу Полярном Урале наблюдается существенное сходство озер западных и ранее обследованных восточных склонов (Мельниченко, 2008) по видовому составу (за исключением европейского хариуса) и степени доминирования тех или иных видов. В обоих случаях преобладают хариусовые, голецовые, голяцково-хариусовые и сиговые озера.

Разнообразие рыбного населения озер бассейнов различных печорских притоков в значительной степени определяется не только высо-

той над уровнем моря, но и степени их изоляции, наличием водопадов, каскадов и прочих преград. Известно, что наличие доступа рыб к водоемам нередко оказывается более важным, чем другие факторы, включая конкурентные взаимодействия (Robinson, Rand, 2005). Естественно, ключевое значение при формировании структуры современного рыбного населения сыграли различные исторические аспекты, прежде всего, ледниковая история Урала (Варсанофьева, 1953; Величко и др., 2000).

В настоящее время можно только предполагать, каким образом различные водоемы заселялись определенными комплексами видами рыб, но, по-видимому, с востока это происходило после схода последнего максимального оледенения из Западно-Сибирского подпружного приледникового озера (Mangerud et al., 2004). С этих позиций переживание периода оледенения локальных группировок ряда видов (арктического гольца, пеляди и сибирского хариуса) имело место в глубоких озерах-рефугиумах, в результате чего произошло формирование их жилых форм (Пономарев, 2017). Дальнейшие исследования экологии и биологии этих видов, внутривидовой морфологической и генетической изменчивости их изолированных жилых группировок позволят приблизиться к пониманию механизмов микроэволюционных процессов, лежащих в основе формирования современной ихтиофауны горных озер Урала.

Выводы. Выявлена четкая зависимость структуры рыбного населения незатронутых последствиями хозяйственного освоения горных и предгорных озер от высотного градиента. Состав и доминирующие виды рыб в значительной степени определяются принадлежностью к конкретному бассейну рек, со свойственной каждому из них спецификой формирования местной ихтиофауны в условиях сложившихся местообитаний. Безрыбные озера обычно расположены максимально высоко над уровнем моря в пределах бассейнов тех или иных печорских притоков. Как правило, с увеличением высоты количество обитающих в озерах видов рыб сокращается. В различных высотных градиентах не выявлено определенных закономерностей распределения относительной плотности рыб, а также уровня разнообразия, выраженного с помощью ряда общепринятых индексов. Максимальные высоты, на которых обнаружены те или иные виды рыб, коррелируют с общей высотой горных хребтов различных областей Приполярного и Полярного Урала.

Представленные в работе материалы существенно расширяют наши представления о биологическом разнообразии водных экосистем высоких широт, в частности, до последнего времени оставшихся почти неизученными в этом отношении водоемов западных склонов Приполярно-

го и Полярного Урала. Полученные данные о структуре рыбного населения горных и предгорных озер в условиях разных высотных градиентов дают дополнительную информацию об их связи с геологической и, в первую очередь, ледниковой историей Урала, и происхождением, в определенной степени обусловленным взаимным влиянием сибирской и европейской фаун в зоне контакта на границе водосборов рек Печора и Обь.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.Л. 2017. О разнообразии рыб горных озер бассейна Амура // *Вопр. ихтиологии*. Т. 57. № 6. С. 689.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. Москва: Мир. (Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Oxford: Blackwell Scientific).
- Биологическое разнообразие Уральского Припечорья. 2009. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН.
- Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. 2007. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН.
- Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка “Югыд ва”). 2010. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН.
- Варсанофьева В.А. 1953. Геоморфология // *Производительные силы Коми АССР*. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 1.
- Величко А.А., Кононов Ю.М., Фаустова М.А. 2000. Геохронология, распространение и объем оледенения Земли в последний ледниковый максимум в свете новых данных // *Стратиграфия. Геологическая корреляция*. Т. 8. № 1. С. 3.
- Долгушин Л.Д., Кеммерих А.О. 1959. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // *Изв. АН СССР. Сер. Географ.* № 5. С. 76.
- Матвеев А.В. 2006. Структура рыбного населения горных водоемов Байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск. 47 с.
- Мельниченко И.П. 2008. Рыбные ресурсы полярной части Урала и западного Ямала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.

- Мочек А.Д., Павлов Д.С. 2021. Сравнительный анализ распределения рыб в лимнических лотических водных объектах (обзор) // Биология внутр. вод. № 2. С. 179.
<https://doi.org/10.31857/S032096522102011X>
- Новоселов А.П. 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 261.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030116>
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука.
- Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Известия Коми науч. центра Уральского отделения РАН. Вып. 2(30). С. 16.
- Пономарев В.И. 2018. Ихтиофауна бассейна реки Большой Паток (Приполярный Урал) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 144.
<https://doi.org/10.24411/2411-0051-2018-10112>
- Пономарев В.И. 2019а. Распространение рыб в малых озерах горной полосы бассейна реки Косью (Приполярный Урал) // Вестник Пермского университета. Серия Биология. Вып. 2. С. 187.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-2-187-196>
- Пономарев В.И. 2019б. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). I. Рыбы // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 14.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219040302>
- Пономарев В.И., Лоскутова О.А. 2020. Влияние высотного градиента на структуру водных сообществ бассейна реки Вангыр (Приполярный Урал) // Экология. № 1. С. 62.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720010096>
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3. Северный край. 1972. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. 1994. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. Москва: Наука.
- Alpine Waters*. 2010. Berlin: Springer Berlin Heidelberg. V. 6.
- Argillier C., Pronier O., Irz P. 2002. Approche typologique des peuplements piscicoles lacustres français. I. Les communautés des plans d'eau d'altitude supérieure à 1500 m // Bull. Fr. Pêche Piscic. № 365–366. P. 373.
<https://doi.org/10.1051/kmae:2002041>
- Brosse S., Montoya-Burgos J.I., Grenouillet G.I., Surugue N. 2013. Determinants of fish assemblage structure in Mount Itoupé mountain streams (French Guiana) // Ann. Limnol. – Int. J. Lim. V. 49. № 1. P. 43.
<https://doi.org/10.1051/limn/2013037>
- Da Costa I.D., Petry A.C., Mazzoni R. 2018. Responses of fish assemblages to subtle elevations in headwater streams in southwestern Amazonia // Hydrobiologia. V. 809. P. 175.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3463-1>
- Detmer T., Lewis W.M. 2019. Influences of fish on food web structure and function in mountain lakes // Freshwater Biol. V. 64. № 9. P. 1572.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13352>
- Douglas R.-O., Margeney B.G. 2014. Gradients, stability and conservation status of fishes in the Andean mountain streams of the Orinoco versant, Venezuela // Revista de Biología Tropical. V. 62. Iss. 3. P. 987.
- Jaramillo-Villa U., Maldonado-Ocampo J.A., Escobar F. 2010. Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia // J. Fish Biol. V. 76. Iss. 10. P. 2401.
- Loskutova O.A. 2020. Benthic invertebrate communities of lakes in the Polar Ural Mountains (Russia) // Polar Biol. V. 43. P. 755.
<https://doi.org/10.1007/s00300-020-02677-4>
- Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. 2004. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Science Reviews. V. 23. № 11–13. P. 1313.
- Mee J.A., Robins G.L., Post J.R. 2018. Patterns of fish species distributions replicated across three parallel rivers suggest biotic zonation in response to a longitudinal temperature gradient // Ecol. Freshwater Fish. V. 27. № 1. P. 44.
<https://doi.org/10.1111/eff.12322>
- Milardi M., Lappalainen J., Mc Gowan S., Weckstrom J. 2017. Can fish introductions alter nutrient cycles in previously fishless high-latitude lakes? // J. Limnol. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1364>
- Perez-Martínez C., Ruhland K.M., Smol J.P. et al. 2020. Long-term ecological changes in Mediterranean mountain lakes linked to recent climate change and Saharan dust deposition revealed by diatom analyses // Sci. Total Environ. V. 727. P. 138519.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138519>
- Robinson J.L., Rand P.S. 2005. Discontinuity in fish assemblages across an elevation gradient in a southern Appalachian watershed, USA // Ecology Freshwater Fish. V. 14. № 1. P. 14.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00063.x>
- Schilling E.G., Loftin C.S., Degoosh K.E. et al. 2008. Predicting the locations of naturally fishless lakes // Freshwater Biol. V. 53. № 5. P. 1021.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01949.x>
- Tiberti R., von Hardenberg A., Bogliani G. 2014. Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps // Hydrobiologia. V. 724. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/s10750-013-1696-1>
- Quist M.C., Hubert W.A., Isaak D.J. 2004. Fish assemblage structure and relations with environmental conditions in a Rocky Mountain watershed // Can. J. Zool. V. 82. Iss. 10. P. 1554.
- Volta P., Jeppesen E., Sala P. et al. 2018. Fish assemblages in deep Italian subalpine lakes: history and present status with an emphasis on non-native species // Hydrobiologia. V. 824. № 1. P. 255.
<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3621-0>

The Vertical Distribution of the Ichthyofauna in the Lakes on the Western Slopes of the Pre-Polar and Polar Urals

V. I. Ponomarev*

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

**e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru*

Results of the research on the influence of altitude above sea level on the ichthyofauna distribution in near natural lakes on the western slopes of the Pre-Polar and Polar Urals are presented. As a rule, fishless lakes are located at maximum sea-level heights within the limits of the basins of some or other Pechora River tributaries. With few exceptions, as the altitudinal gradient grows, fish species inhabiting these water bodies decline in numbers. No certain regularities of relative fish density were identified in different altitudinal gradients, and the level of diversity marked using a number of standard indexes was not identified either. Maximum heights, where some or other fish species have been detected, correlate to the total height of mountain ranges in different areas of the Pre-Polar and Polar Urals. The composition of the ichthyofauna and dominant fish species strongly depends on the altitudinal gradient and belonging to a particular river basin.

Keywords: ichthyofauna, distribution, density, diversity, mountain lakes, western slopes of the Pre-Polar and Polar Urals, altitudinal gradient