

УДК 574.52/.58:574.47(282.247.114)(234.851)

ВЛИЯНИЕ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА НА СТРУКТУРУ ВОДНЫХ СООБЩЕСТВ БАСЕЙНА РЕКИ ВАНГЫР (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

© 2020 г. В. И. Пономарев^а, *, О. А. Лоскутова^а

^аИнститут биологии Коми научного центра УрО РАН,
Россия 167982 Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

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

Поступила в редакцию 17.01.2019 г.

После доработки 29.03.2019 г.

Принята к публикации 26.04.2019 г.

На примере бассейна печорского притока III порядка р. Вангыр изучено влияние высотного градиента на характеристики водных сообществ. В зообентосе преобладают характерные для ритрона отряды амфибиотических насекомых. По направлению от верховьев к устью реки состав фауны гидробионтов несколько изменяется, но основные семейства насекомых остаются прежними. Структура рыбного населения в значительной степени определяется высотным градиентом участков реки и озер. В истоках р. Вангыр обнаружен единственный вид — предполагаемый ледниковый реликт арктический голец. Для многих горных озер характерно моновидовое население рыб. С продвижением к устью реки ихтиофауна последовательно обогащается, появляется другой ледниковый реликт пелядь, проходные и полупроходные виды (атлантический лосось и сиг).

Ключевые слова: водные сообщества, донные беспозвоночные, рыбы, высота над уровнем моря, западные склоны Урала

DOI: 10.31857/S0367059720010096

В современной экологии водных сообществ высоких широт недостаточно внимания уделяется такой важной проблеме, как распределение гидробионтов в магистральном русле от истоков до предустьевых участков рек, придаточных водоемах и разнотипных озерах и влияние на характер распределения абиотических и биотических факторов [1]. Ранее изучение характера распределения рыбного населения уральских притоков р. Печоры привело к заключению о неоднозначности и разнонаправленности характера этого явления и его связи не столько с принадлежностью к основным ландшафтам (горный, предгорный и равнинный), сколько с общим увеличением при продвижении вниз по течению разнообразия местообитаний рыб [2].

В последние годы большое внимание уделяется изучению влияния различных средовых факторов, среди которых первостепенное значение имеет высота над уровнем моря, на закономерности продольного распределения гидробионтов в руслах рек и придаточных водоемах [3–8]. Выявление закономерностей распределения гидробионтов и их сообществ по продольному профилю водотоков относится к фундаментальным задачам экологии и гидробиологии. Основную роль в этих процессах играют абиотические факторы

среды, а среди них скорость течения [9], которая в свою очередь во многом определяется разницей в высоте над уровнем моря истоков и устья рек. Дальнейшее познание этих закономерностей представляется особенно перспективным при использовании в качестве модельных многочисленных и большей частью слабо обследованных водоемов западных склонов Полярного и Приполярного Урала, особенно в сравнении с примыкающими с востока бассейнами рек Обского бассейна [10–15].

До последнего времени практически не изучены оставались водные сообщества р. Вангыр — притока р. Печоры III порядка, расположенного в районе высочайших вершин Урала. Эта река граничит с водосборами р. Косью на севере, р. Большой Паток — на юге и в то же время с бассейнами сибирских рек Манья и Парнук — на востоке. После образования в 1994 г. на западных склонах Северного и Приполярного Урала национального парка “Югид ва”, в территорию которого входит целиком бассейн р. Вангыр, здесь запрещены любые формы хозяйственной деятельности человека, за исключением туризма и рекреации.

Цель данной работы — изучение закономерностей распределения водных сообществ Припо-

Таблица 1. Характеристика исследованных участков русла р. Вангыр

№ участка	Участок реки	Расстояние от устья, км	Координаты		Высота над ур. м., м	Уклон, м/км
			с.ш.	в.д.		
I	Устье руч. Медвежий	100	64°52'43"	59°21'06"	306	19.3
II	Район озер	80	64°58'40"	59°10'19"	270	1.9
III	Район урочища Юспей	40	65°06'56"	58°43'37"	165	3.0
IV	Устьевой	0.3	65°21'53"	58°50'52"	100	2.0

лярного Урала в высотном градиенте на примере бассейна модельной р. Вангыр.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Вангыр образована слиянием рек Большой Вангыр и Малый Вангыр, берущих начало соответственно в районе хребта Непреступный и у подножия горы Верхний Вангыр. Протяженность реки 112 км, площадь водосбора 1450 км² [16]. Впадает в р. Косью на ее 171 км от устья. На водосборе р. Вангыр расположено 62 озера общей площадью 1.88 км².

Для горных верховьев реки (от истока до руч. Медвежий) характерны большие уклоны водной поверхности (19.3 м/км), высокая скорость течения (до 2.5 м/с), сплошное скалистое дно без обрастаний. Второй исследованный участок реки, расположенный в районе озер, характеризуется относительно спокойным течением, небольшим падением (1.9 м/км), болотистыми берегами. Ниже озер по течению реки — от устья р. Ягиной до урочища Юспей — вновь располагается типично горный участок. Район урочища Юспей можно охарактеризовать как полугорный. Здесь сохраняются значительные скорости течения, дно преимущественно галечное, берега низкие, выходы скальных пород почти отсутствуют. Такой характер р. Вангыр сохраняется до места ее впадения в р. Косью.

Особый интерес привлекает то обстоятельство, что истоки модельного водотока находятся на высоте около 1100 м над ур. м., тогда как абсолютная высота устья соответствует 100 м. При этом, в отличие от большинства равнинных рек, меандрирование русла не приводит к развитию в бассейне нижнего течения р. Вангыр систем придаточных водоемов, в то время как на водосборе среднего и верхнего течения сформированы озерно-речные системы.

Результаты изучения разнообразия и ряда количественных характеристик населения донных беспозвоночных и рыб участков магистрального русла р. Вангыр и 15 горных озер на водосборе этой реки представлены на рис. 1, а общая информация об этих водоемах приведена в табл. 1 и 2.

Для не имеющих географических названий озер введена условная нумерация.

Гидробиологические исследования проведены в июле—августе 1993—1994, 2004, 2008 и 2010 гг. на четырех участках магистрального русла р. Вангыр (см. табл. 1) и пяти озерах ее бассейна. Отобрано и проанализировано 68 проб зообентоса (54 — в реке и 14 — в озерах). Сборы зообентоса на твердых грунтах производили гидробиологическим скребком с длиной лезвия 30 см и размером ячеек капронового сита 0.23 мм, на мягких грунтах в профундали озер — облегченным дночерпателем Петерсена с площадью захвата 1/40 м². Пробы промывали через капроновое сито с ячейей 0.23 мм. Пробы бентоса фиксировали 4%-ным водным раствором формальдегида и обрабатывали в камеральных условиях по обычной методике [17].

Определяли численность и биомассу зообентоса на участках, расположенных на разной высоте, видовой состав поделок, веснянок, ручейников, жуков и малощетинковых червей. Для таксонов ЕРТ (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) рассчитывали индексы разнообразия Шеннона, индекс видового богатства Маргалефа, коэффициент сходства Чекановского-Серенсена и индекс доминирования Паляя-Ковнацки [18].

Сбор ихтиологических материалов осуществлен в 1993—1994, 1998, 2004—2005, 2008, 2010—2012 и 2015 гг. в соответствии с общепринятыми методами исследований. Для отлова рыбы использованы ставные жаберные сети (стандартный ряд финских сетей длиной 30 м, высотой 1.8 м и ячейей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм), а также крючковые орудия лова (летние и зимние).

Охарактеризованы размерно-возрастная, половая структура, распределение и плотностные характеристики населяющих эти водоемы рыб. Относительную плотность рыб оценивали при помощи показателя индексной оценки плотности рыб из расчета среднего количества отловленных за единицу времени и единицу рыболовного усилия экземпляров (экз/ус. час). Возраст рыб определяли по чешуе и жаберным крышкам.

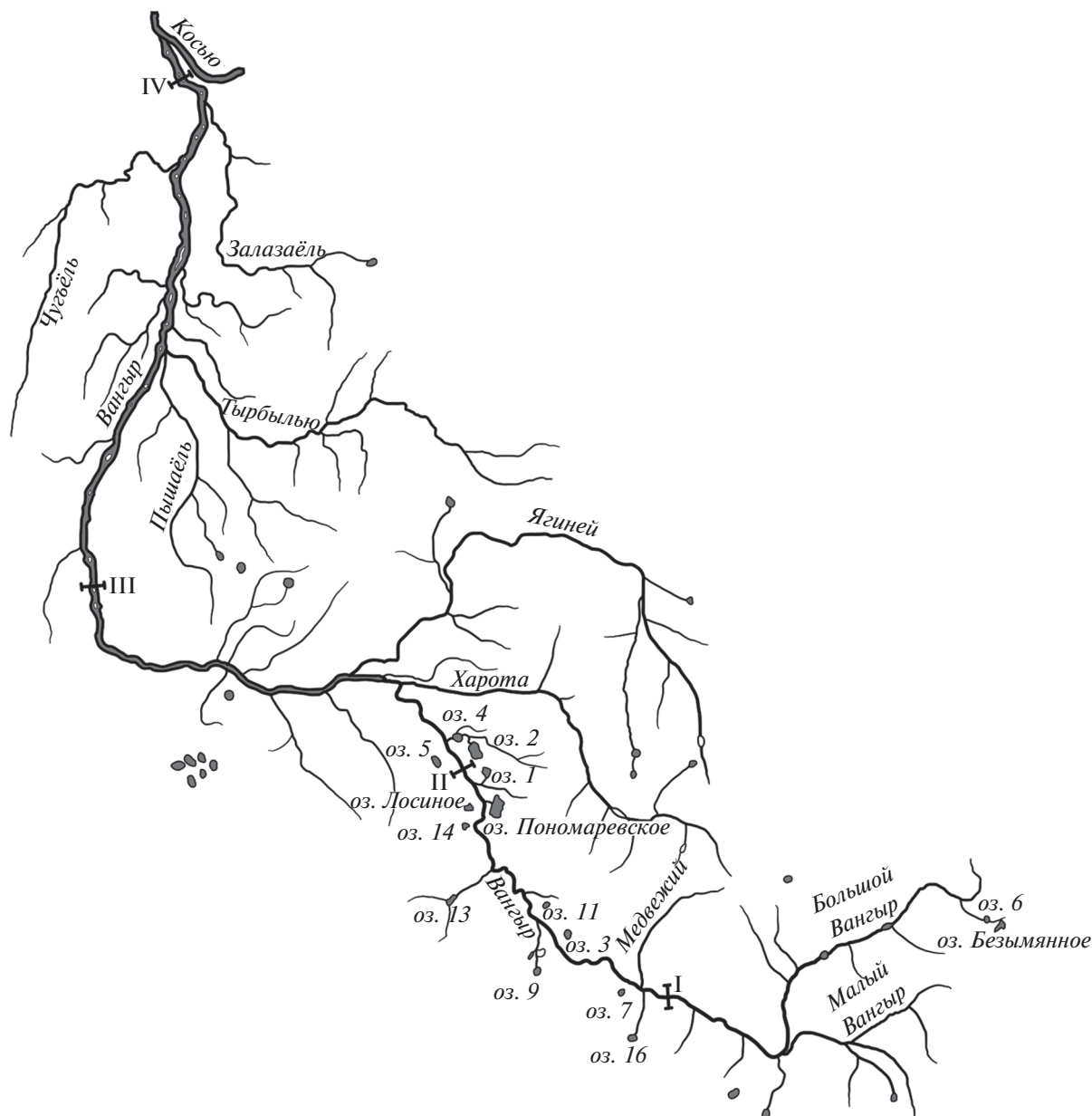


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Вангыр: I–IV – места отбора гидробиологических проб в русле реки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На самой верхней исследованной точке русла реки в составе зообентоса обнаружено 12 групп гидробионтов. Около половины численности на этом участке составляют хирономиды, велика роль поденок и веснянок (рис. 2). На втором участке установлено максимальное разнообразие гидробионтов (16 групп). Зообентос третьего участка, где наблюдается наиболее высокая численность, состоит преимущественно из личинок хирономид. Донное население устьевое участка реки отличается меньшим числом групп гидробионтов и видов в группах. В целом в бентосе

русла р. Вангыр зарегистрировано 18 групп беспозвоночных. В июле в разные годы средняя численность бентоса на разных участках русла колебалась от 6.8 до 10.7 тыс. экз/м² (см. рис. 2), биомасса изменялась от 5.0 до 8 г/м².

Река Вангыр представляет собой типичную ритраль [19], но в отличие от классической схемы ее русло характеризуется хорошей освещенностью, поскольку не затенено прибрежной растительностью. Доминирующими обитателями ритрали являются личинки амфибиотических насекомых. Наиболее полно изучен нами видовой состав поденок, веснянок, ручейников, жуков.

Таблица 2. Некоторые характеристики озер бассейна р. Вангыр

Географическое название или номер озер	Координаты		Высота над ур. м., м	Площадь, га	Максимальная глубина, м	Характер дна
	с.ш.	в.д.				
Безымянное озеро-исток р. Большой Вангыр	64°53'20"	59°45'40"	886.3	20	41	ИКМ
6	64°53'57"	59°45'13"	799	0.3	3	КМ
16	64°51'16"	59°20'22"	425.4	3.6	6.5	ИКМ
7	64°52'30"	59°20'50"	311.0	1	9.8	ИКМ
13	64°56'30"	59°09'10"	313.0	4.5	6.4	ИКМ
9	64°53'52"	59°14'25"	298.0	2	18	ИКМ
11	64°54'55"	59°15'08"	292.0	2	18	КМ
3	64°54'00"	59°15'57"	290.1	4.5	3	ИКМ
5	65°00'05"	59°08'25"	279.5	5	2	ИТ
14	64°58'07"	59°09'40"	283.5	3	3	И
1	64°59'30"	59°10'05"	278.5	5	3.5	ИКМ
2	64°59'55"	59°09'35"	278.5	15	2.5	ИКМ
Пономаревское	64°58'30"	59°10'55"	277.4	16	18	ИКМП
Лосиное	64°58'35"	59°10'05"	274.8	6	3	ИКМ
4	65°00'27"	59°09'10"	273.1	8	14	ИКМП

Примечание: ИКМ – илито-каменистое, ИКМП – илито-каменисто-песчаное, КМ – каменистое, ИТ – илито-торфяное, И – илито-торфяное.

Значительную долю донного населения составляют личинки поденок (14.1–28.6% численности бентоса). В верховьях реки наиболее многочисленны реофильные личинки поденок сем. Baetidae (*Baetis (A.) lapponicus* Bgtss., *B. rhodani* Pict., *Baetis* juv.), реже встречается *Cinygma lyriformis* McD, менее обильны ювенильные личинки семейств Ephemeroidea и Heptageniidae. На всех участках русла многочисленна молодь сем. Baetidae. В среднем течении реки обычны личинки *Ephemerella*

aurivillii Bgtss., *B. rhodani*, *C. lyriformis*, *Ameletus inopinatus* Etn. Только в устье встречены *Heptagenia sulphurea* Müll., *Caenis rivulorum* Etn., *B. muticus* L. Всего в русле реки идентифицировано 12 видов поденок и молодь упомянутых выше семейств.

Личинки веснянок составляют 10.8% численности бентоса в верховьях, на других участках реки их доля существенно ниже (0.8–1.1%). Вдоль всего русла, кроме устьевого участка, многочисленны ювенильные личинки веснянок сем. Sarraniidae (вероятно, массовые в реках Приполярного Урала *S. atra* Mort. и *S. pygmaea* Zett., вылетающие в апреле). В эпириэтриале обнаружены личинки *Taeniopteryx nebulosa* L., *Arcynopteryx compacta* McL. и *Diura nansenii* Kmp. В 40 км от устья единичны *Ampiphemura borealis* Mort. Кроме этих четырех видов, в русле спорадически встречаются личинки родов *Isoperla*, *Leuctra* и *Nemoura*.

Ручейники разных возрастов *Rhyacophila nubila* Zett., *Arctopsyche ladogensis* Kol. и *Apatania crymophila* McL. встречаются на всех участках, но наиболее обильны они в верховьях (100 и 80 км от устья). С небольшой численностью присутствуют в русле реки *Glossosoma* sp. Только в устьевого участка встречены *Brachycentrus subnubilus* Curt. и *Potamophylax latipennis* Curt. Доля ручейников в составе донного населения составляла 0.7–10.1%.

Водные жесткокрылые *Elmis aenea* (Müll.), *Oreodytes sanmarkii* (Sahlb.) и *Limnius volkmari* (Panz.) также встречены лишь в низовьях. Жуки

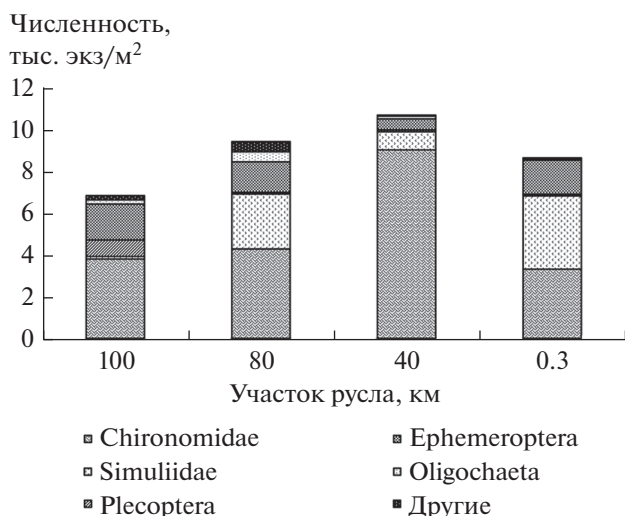


Рис. 2. Структура численности зообентоса на разных участках русла р. Вангыр.

Таблица 3. Сходство видов ЕРТ по коэффициенту Серенсена на исследованных участках р. Вангыр

Участок	I	II	III	IV
I	1	0.53	0.42	0.29
II		1	0.27	0.32
III			1	0.26
IV				1

немногочисленны, на участках III и IV они составляли 0.1–1.5% общей численности бентоса.

Из малоштитковых червей наиболее часто встречаются в верховьях реки *Nais pseudobtusa* Fig. и *Cernosvitoviella* sp. В 80 км от устья обнаружено шесть видов олигохет при численном доминировании *Nais alpina* Sperb. (0.4–2.1 тыс. экз/м²), менее обильны *N. breitscheri* Mich., *Aulodrilus limnobius* Bret., *Propappus volki* Mich., *Cognettia glandulosa* (Mich.), *Cernosvitoviella* sp. На втором участке отмечена наиболее высокая доля червей – 4.6% общей численности бентоса. На плесовых участках в зоне метаритрали обитают моллюски *Ancylus fluviatilis* O.F. Müll.

Максимальное сходство фауны беспозвоночных оказалось на наиболее высоко расположенных участках (первого со вторым) (табл. 3). Иллиесом и Ботошениану [20] в реках выделены основные семейства амфибиотических насекомых ритрона, которые, за небольшим исключением, характерны и для фауны Приполярного Урала. Часть таксонов, выявленных нами, совпадает с таксонами, характерными и для ритрона средней полосы европейской части России [21], однако имеются некоторые отличия – отсутствие веснянок *Isogenus*, клопов *Aphelocheirus*. В р. Вангыр не обнаружены поденки сем. Leptophlebiidae, зато массовыми были личинки сем. Baetidae. В фауне веснянок присутствуют представители сем. Perlodidae (*Diura*, *Arcynopteryx*) и Taeniopterygidae

(*T. nebulosa*). В составе ручейников не обнаружены сем. Odontoceridae и Philopotanidae. Отсутствие в составе ритрона, кроме названных семейств ручейников, также амфипод, планарий и клопов, сближает его с ритроном рек Северного и Среднего Урала [22].

Резкий перепад высоты от истоков к устью реки, определивший значительные уклоны русла, высокую скорость течения (около 2 м/сек в эпиритрали, 0.9–1.4 м/сек в устье реки), низкие температуры воды в июле–августе (8.1–11.6°C) определили формирование реофильного холодноводного бентоса. Фоновые виды гидробионтов – личинки *Baetis* (*A.*) *lapponicus*, *Capnia* sp. juv., *Rhyacophila nubila*, *Apatania* juv. – распространены вдоль всего русла реки (табл. 4).

Численность таксонов последовательно уменьшается с падением высоты ($r = 0.91$ при $p < 0.05$). Рассчитанные индексы разнообразия для таксонов ЕРТ (табл. 5), уменьшающиеся с падением высоты, свидетельствуют о невысокой положительной корреляции с высотой водотока. Корреляция с индексом Шеннона ($r = 0.36$) оказалась статистически достоверной ($p < 0.05$), а с индексом видового богатства Маргалефа ($r = 0.39$) недостоверна.

Высокогорное озеро-исток р. Большой Вангыр отличалось минимальным развитием бентоса (рис. 3), представленного преимущественно личинками хирономид и низшими ракообразными. Кроме них, единично встречены клещи, коллемболы и личинки ручейников. Из других исследованных озер, расположенных на высоте около 270 м над ур. м., незначительное развитие донного населения отмечено для оз. Пономаревское, что, с одной стороны, могло быть обусловлено сезонным развитием зообентоса (сборы произведены в начале июля), с другой – большей глубиной этого озера по сравнению с другими водоемами.

Таблица 4. Индексы доминирования амфибиотических насекомых (ЕРТ) р. Вангыр

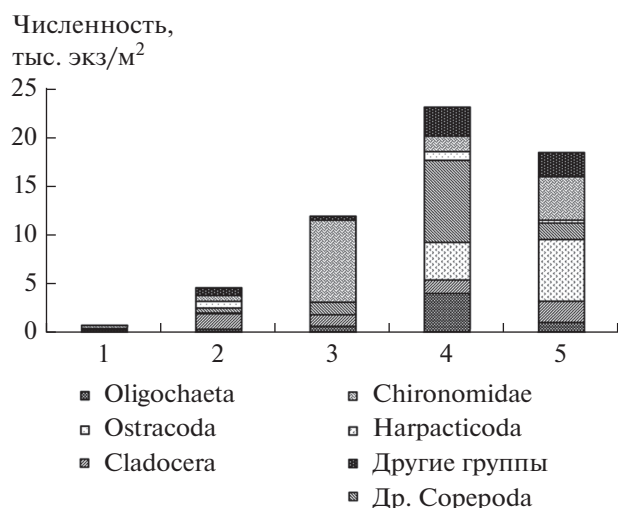
Отряд насекомых	Высота над ур. м., м			
	306	270	165	100
Ephemeroptera	<i>Baetis lapponicus</i> – 8.5 <i>B. vernus</i> – 6.7 <i>B. rhodani</i> – 5.2 <i>Baetis</i> juv. – 2.3 <i>Ephemerella</i> juv. – 1.1	<i>Baetis</i> juv. – 33.9 <i>B. vernus</i> – 8.0 <i>E. aurivillii</i> – 1.8 Heptageniidae – 1.1	<i>Baetis rhodani</i> – 7.7 <i>B. lapponicus</i> – 2.8 <i>E. aurivillii</i> – 2.8 <i>A. inopunatus</i> – 2.2	<i>B. lapponicus</i> – 25.8 <i>B. fuscatus</i> – 5.8
Trichoptera	<i>Apatania</i> juv. – 2.0 <i>R. nubila</i> – 1.0	<i>R. nubila</i> – 0.8 <i>Apatania</i> juv. – 0.1	<i>Apatania</i> juv. – 8.6 <i>R. nubila</i> – 0.7	<i>R. nubila</i> – 0.8 <i>Apatania</i> juv. – 0.5
Plecoptera	<i>Capnia</i> juv. – 6.8 <i>T. nebulosa</i> – 2.0 <i>A. compacta</i> – 2.0	<i>Capnia</i> juv. – 5.2 <i>Diura</i> juv. – 1.5	<i>Diura</i> juv. – 2.6 <i>Capnia</i> juv. – 0.3	<i>Diura</i> – 0.6 <i>A. compacta</i> – 0.4

Таблица 5. Показатели развития и индексы разнообразия зообентоса р. Вангыр вдоль высотного градиента

Показатели	Высота над ур. м., м			
	306	270	165	100
Численность, экз/м ²	6.8 ± 1.5	9.4 ± 1.6	10.7 ± 1.9	8.6 ± 3.2
Численность ЕРТ, экз/м ²	2.8 ± 0.6	1.7 ± 0.3	0.9 ± 0.06	0.8 ± 0.2
Количество видов ЕРТ	15	19	18	12
Число групп	12	16	13	10
Индекс Шеннона	2.2 ± 0.22	1.7 ± 0.35	1.5 ± 0.22	0.9 ± 0.37
Индекс Маргалефа	0.81 ± 0.03	0.72 ± 0.03	0.55 ± 0.05	0.54 ± 0.06

Остальные озера, исследованные в конце августа, отличались более высоким уровнем развития бентоса: численность — 14.0–23.3 тыс. экз/м² (см. рис. 3), биомасса — 12.4–16.7 г/м². Помимо низших раков, в озерах многочисленны моллюски *Cingulipisidium nitidum* (Jenkins), *Anisus (Gyraulus) stroemi* (West.), *Lymnaea fontinalis* Stud., олигохеты *Spirosperma ferox* Eisen, *Cognettia glandulosa* (Mich.), *Tubifex tubifex* (Müll.), *Cernovitoviella* sp., *Fredericia* sp. и др. Из ручейников встречены *Molanna angustata* Curt., *Phryganea bipunctata* Retz. и *Limnephilus* sp., жуки *Halipilus* sp.

В бассейне р. Вангыр установлено 15 видов рыбообразных и рыб, относящихся к 10 семействам [23]. Из них 9 (арктический голец *Salvelinus alpinus* L., пелядь *Coregonus peled* Gm., сиг *Coregonus lavaretus pidschian* Gm., европейский хариус *Thymallus thymallus* L., щука *Esox lucius* L., обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* L., голец усатый *Barbatula barbatula* L., налим *Lota lota* L. и окунь *Perca fluviatilis* L.) населяют озера бассейна р. Вангыр [24].

**Рис. 3.** Структура численности зообентоса озер бассейна р. Вангыр: 1 — озеро-исток р. Вангыр; 2 — Пономаревское; 3 — Лосиное; 4 — оз. 1; 5 — оз. 2.

Непосредственно в русле водотока нами встречено 10 видов рыб (рис. 4). В районе истоков реки (высота свыше 500 м над ур. м.) обитает только предполагаемый ледниковый реликт — арктический голец (озерно-речная форма), представитель арктического пресноводного фаунистического комплекса рыб — АП [25]. В водоемах западных склонов Урала арктический голец ранее был отмечен в бассейнах рек Кара, Малая Уса, Кожим, Косью и Войвож-Сыня [24].

Менее порожистый горный участок (250–500 м над ур. м.) населяют 6 видов рыб. Из них массовыми являются европейский хариус, голянь речной и подкаменщик *Cottus gobio* L. (все три из бореального предгорного ихтиофаунистического комплекса — БП). Арктический голец, европейский сиг-пыжьян (АП) и щука (бореальный равнинный комплекс БР) встречаются лишь единично; очевидно, их нахождение здесь обусловлено локализацией в данном районе озер, соединенных с руслом протоками.

На предгорных участках (высота 100–250 м над ур. м.) рыбное население русла водотока включает 10 видов рыб — атлантический лосось *Salmo salar* L. (АП), голец арктический (единично), сиг, чир *Coregonus nasus* Pall. (единично, АП),

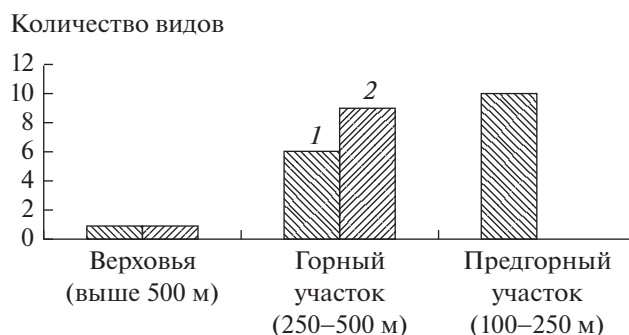
**Рис. 4.** Влияние высоты над уровнем моря на количество видов в составе рыбного населения р. Вангыр: 1 — русло реки; 2 — озера.

Таблица 6. Доля видов рыб-реофилов и лимнофилов на различных участках водосбора р. Вангыр, %

Виды рыб	Верховья (выше 500 м над ур. м.)	Горный участок (250–500 м над ур. м.)	Предгорный участок (100–250 м над ур. м.)
Реофилы	$\frac{100}{100}$	$\frac{83.3}{66.7}$	$\frac{90}{-}$
Лимнофилы	–	$\frac{16.7}{33.3}$	$\frac{10}{-}$

Примечание: Над чертой – русло реки, под чертой – озера; (–) – отсутствие видов.

хариус (БП), щука (единично), голяян (БП), налим (АП), голец усатый и подкаменщик (оба БП).

Соотношение реофильных и лимнофильных видов несколько изменяется при продвижении от истоков реки к устью (табл. 6) при подавляющем превосходстве доли первых на всех участках русла и в озерах, а также столь же очевидной зависимости доли лимнофилов от наличия на участках водосбора р. Вангыр озерных систем.

Атлантический лосось, сиг, европейский хариус, речной голяян, голец усатый, щука, налим и подкаменщик – обычные обитатели водоемов Европейского Северо-Востока России [26]. Ареал чира не ограничивается к западу от Урала бассейнами рек Кара, Морею и нижнего течения р. Печоры, а также ее тундровых притоков, включая участки русла р. Печоры и ее верховьев, в том числе уральских и тиманских притоков [27]. Этот вид встречается в р. Вангыр лишь единично, преимущественно в пик лета, мигрируя впоследствии на расположенные ниже участки среднего течения р. Косью, где находятся его основные нерестилища.

Следует особо отметить, что распространение видов рыб по участкам реки в большей степени определяется их высотой над уровнем моря и развитием на водосборе озерно-речных систем, чем характером субстрата дна, наличием обрастаний, глубиной и скоростями течения водотока. Действительно, на всем своем протяжении р. Вангыр сохраняет горный и предгорный характер, с каменистым, преимущественно скалистым, валунно-галечным и валунным грунтами и относительно высокими скоростями течения (даже на предустьевых участках скорость в меженный период достигает 2.2 м/с). При продвижении от истоков к устью водотока практически не изменяется и средняя глубина его русла – 1.2–1.5 м. Здесь также следует отметить, что на уральских реках предгорными участками ограничиваются нерестово-нагульные площади проходных (семга) и полупроходных видов рыб [26].

Приходится констатировать, что полученной информации недостаточно для суждения о наличии или отсутствии связи распределения рыб в бассейне р. Вангыр в зависимости от кормового

фактора, тем более с учетом того обстоятельства, что в ограниченный период отбора проб бентоса его биомасса изменялась весьма незначительно (см. выше). С этих позиций углубленные исследования горных водных экосистем Урала представляются весьма перспективными.

Таким образом, проявляется четкая закономерность возрастания видового и фаунистического разнообразия рыбного населения при продвижении от истоков к устью р. Вангыр. При этом если в фаунистическом отношении в верховьях водотока представлен только арктический пресноводный комплекс рыб, то на следующем по мере продвижения к устью выделенном участке реки виды бореального предгорного комплекса составляют половину населения, арктического пресноводного – треть, бореального равнинного – пятую часть. Наконец, на предгорном участке зафиксировано следующее соотношение представителей ихтиофаунистических комплексов: АП – 50%, БП – 40%, БР – 10%.

Аналогично складывается картина распределения рыбного населения озер бассейна р. Вангыр в высотном градиенте (табл. 7). Из двух озер, располагающихся в истоках водотока на высоте 500–900 м над ур. м., безымянное озеро, служащее истоком реки, оказалось лишенным рыбной части водного сообщества, а озеро 6 (высота 799 м над ур. м.) населено арктическим голецом. Максимальная высота над уровнем моря, на которой ранее этот вид был обнаружен на западных склонах Урала (озера Верхние Балбанты, бассейн р. Кожим), составила 932.9 м [24], а к востоку от Урала заметно меньше – 333.6 м (оз. Нярмато) и 287.1 м (оз. Малое Щучье) [28].

Озера бассейна р. Вангыр на высоте 300–500 м над ур. м. характеризуются наличием моновидового рыбного населения – в его составе представлены или голец арктический, или щука, или голяян. Следует добавить, что относительная плотность рыб на высоте свыше 300 м над ур. м. продемонстрировала чрезвычайно низкий уровень, за исключением озера 16, показатель которого оказался максимальным среди всех трех озер, населенных арктическим голецом.

Таблица 7. Состав уловов и плотность рыб в озерах горной полосы бассейна р. Вангыр

Вид рыбы	Высота над ур. м., м												
	500–900		300–500			250–300							
	оз. 6	оз. 16	оз. 7	оз. 13	оз. 9	оз. 3	оз. 14	оз. 1	оз. 2	оз. Пономаревское	оз. Лосиное	оз. 4	оз. 5
Голец арктический	$\frac{100}{0.1}$	$\frac{100}{0.37}$								$\frac{0.7}{0.01}$			
Пелядь								$\frac{34}{0.48}$		$\frac{70.8}{0.72}$		14.5/0.09	
Сиг										$\frac{0.7}{0.01}$			
Хариус									$\frac{2.1}{0.26}$	$\frac{9.9}{0.08}$		$\frac{23.6}{0.14}$	
Щука				$\frac{100}{0.09}$	$\frac{100}{0.03}$		$\frac{100}{-}$	$\frac{41.5}{0.59}$		$\frac{4.2}{0.01}$	$\frac{39.4}{0.7}$	$\frac{5.5}{0.03}$	$\frac{0.7}{0.01}$
Гольян		$\frac{100}{0.15}$				$\frac{100}{2.4}$		$\frac{60.1}{7.48}$		$\frac{8.2}{0.17}$		$\frac{7.3}{0.04}$	$\frac{10}{0.21}$
Налим								$\frac{1.9}{0.03}$					
Голец усатый										$\frac{4.2}{0.02}$			
Окунь								$\frac{22.6}{0.32}$	$\frac{37.8}{4.71}$	$\frac{1.3}{0.08}$	$\frac{60.6}{1.08}$	$\frac{49.1}{0.3}$	$\frac{89.3}{2.08}$

Примечание: Над чертой – доля в уловах (%), под чертой – относительная плотность (экз/ус. час).

В высотном градиенте 250–300 м над ур. м. только озеро 11 из обследованных девяти, не имеющее стока в русло р. Вангыр, свободно от рыбного населения. Еще в трех озерах обитает один вид рыб – щука или гольян, а в оз. Лосиное – два (щука и окунь). Остальные озера на данном участке водосбора обладают более разнообразной рыбной частью водного сообщества (3–8 видов). При этом только в оз. Пономаревское отмечены почти все (за исключением налима) обитающие в озерах бассейна р. Вангыр виды рыб.

Можно заключить, что по мере уменьшения высоты локализации озер первые семь из них (это озера 6, 16, 7, 13, 9, 3, 14) характеризуются наличием только одного вида рыб, а в озерах на высоте ниже 280 м над ур. м. встречается уже несколько видов. Плотность рыб на нижнем высотном уровне горных озер в целом также невелика, однако в ряде случаев выявлены сравнительно высокие значения. Действительно, величины относительной плотности пеляди в озерах 1 и Пономаревское, щуки в озерах 1 и Лосиное и, особенно, гольяна в озере 2 и окуня в озерах 2, 5 и Лосиное заметно превосходят по-прежнему чрезвычайно низкие значения этого показателя у большинства видов рыб в озерах высотного градиента 250–300 м над ур. м. (см. табл. 7).

В целом аналогично тому, как это было показано для русла реки, по мере уменьшения высотного градиента увеличивается число входящих в состав рыбного населения озер видов и меняется его фаунистический состав. Кроме того, с уменьшением высоты над уровнем моря озер плотность рыб увеличивается, имея определенную видоспецифичность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прежде всего необходимо отметить, что тема влияния высотного градиента на состав и структуру водных сообществ высоких широт остается практически неразработанной, в частности в отношении рыбного населения. Имеющийся опыт оценки связи видового богатства и общей численности рыб и факторов окружающей среды, свидетельствующий о первостепенном значении высоты над уровнем моря, ширины и глубины рек, относится к более южной зоне европейской части России, существенно отличающейся по своим условиям от Приполярного Урала [29].

Исследованный участок р. Вангыр представляет собой ритраль. В донных сообществах преобладают характерные для ритрона личинки амфибиотических насекомых – поденок, веснянок, ручейников и двукрылых. Наиболее высокое раз-

нообразии фауны беспозвоночных зарегистрировано на верхних участках реки, а максимальное количественное развитие зообентоса – в среднем течении. По направлению от верховьев к устью реки и с падением высоты русла над уровнем моря состав фауны несколько изменяется, но основные семейства насекомых остаются прежними. Высокогорное озеро – исток р. Вангыр – характеризуется более бедным развитием зообентоса, представленным преимущественно низшими ракообразными и хирономидами, по сравнению с озерами, расположенными на более низкой высоте над уровнем моря.

Вместе с тем выявлены четкие закономерности влияния высотного градиента на состав ихтиофауны и структуру рыбного населения, причем это касается как разных участков русла р. Вангыр, так и расположенных на ее водосборе горных озер. Действительно, с падением высоты над уровнем моря заметно расширяется состав ихтиофауны, а рыбное население, представленное на более высокогорных озерах единственным видом (арктическим гольцом), становится более разнообразным. При этом плотность рыб, первоначально в целом чрезвычайно низкая, возрастает, по крайней мере в отношении ряда видов рыб, среди которых пелядь, голец речной и окунь, а в ряде случаев – и щука.

Специфика реагирования речных сообществ беспозвоночных, с одной стороны, и рыбной части водных сообществ, с другой, существенно различается, что может быть связано с принципиальным отличием в прохождении ими разных фаз индивидуального развития. Рыбы жизненный цикл проводят в водной среде, тогда как амфиботические насекомые в определенные периоды своего развития занимают ниши в околородной и воздушной средах, а большую часть года, в том числе и продолжительный подледный период, проводят в стадиях личинок и куколок. Это позволяет им последовательно занимать соответствующие тем или иным фазам развития микроусловия, а также расширять свои местообитания за счет использования воздушной среды и временных водоемов.

Рыбы, напротив, по сравнению с беспозвоночными более ограничены в пространстве, ресурсы которого сужаются с повышением высотного градиента. На рыбах в значительно большей степени, чем в случае с амфиботическими беспозвоночными, сказывается ледниковая история Урала и невозможность преодоления чрезвычайно высоких уклонов горных рек, имеющих место на многих участках р. Вангыр. В результате адаптивный потенциал тех или иных видов оказывается недостаточным для занятия новых ниш. На расположенных ниже участках реки станции арктического гольца постепенно заменяются более

пригодными для бореальных предгорных видов, хариуса, голяна и подкаменщика, распространению которых вверх по течению препятствуют перепады высот. С появлением в долине реки горных озер связано наличие местообитаний пеляди, щуки и окуня, которые единично могут выходить из озер в русло реки аналогично арктическому гольцу.

На предгорных участках реки наряду с хариусом занимают свои ниши проходные (атлантический лосось) и полупроходные (сиг) виды, а также избегающие верховьев уральских водотоков чир, налим и голец усатый. Напротив, встречи арктического гольца здесь уже единичны, а для пеляди, щуки и окуня в связи с отсутствием в низовьях р. Вангыр озер местообитания практически отсутствуют.

По-видимому, именно таким образом беспозвоночные и рыбы, демонстрируя в целом различное отношение к высотному градиенту, занимают только пригодные и доступные для них ниши, реализуя в сложных климатических и гидрологических условиях короткого вегетационного периода Приполярного Урала свой адаптивный потенциал и максимально возможным образом используя все доступные ограниченные ресурсы.

ВЫВОДЫ

1. В результате впервые проведенного исследования водных сообществ печорского притока III порядка р. Вангыр выявлено относительно высокое для горных водоемов высоких широт фаунистическое разнообразие зообентоса и рыбного населения.

2. В зообентосе реки на изученном градиенте высот доминируют семейства насекомых, характерные для ритрона, при этом разнообразие основных групп изменяется незначительно, максимальные показатели установлены в верховьях р. Вангыр.

3. Высокогорное озеро характеризуется низким развитием и разнообразием донной фауны по сравнению с расположенными ниже озерами.

4. Структура рыбного населения в значительной степени определяется высотным градиентом участков реки и озер. По мере уменьшения высоты над уровнем моря увеличивается число входящих в состав рыбного населения бассейна р. Вангыр видов и меняется его фаунистический состав. Вместе с тем плотность ряда видов рыб в целом последовательно увеличивается.

5. В истоках р. Вангыр обнаружен предполагаемый ледниковый реликт – арктический голец. Для многих горных озер характерно моновидовое население рыб. При продвижении от истоков реки к устью соотношение реофильных и лимно-

фильных видов несколько изменяется при подавляющем превосходстве доли первых на всех участках русла и в озерах.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем Европейского Северо-Востока России” № АААА-А17-117112850235-2 и частично гранта РФФИ № 18-44-110017. Выражаем глубокую признательность сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН М.А. Батуриной и Ю.С. Рафиковой за помощь в определении олигохет и ручейников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биологическое разнообразие уральского Припечорья / Под ред. Пономарева В.И., Пыстиной Т.Н. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2009. 264 с.
2. Пономарев В.И. Рыбное население уральских водоемов и его возможные изменения // Вест. Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2011. № 3(161). С. 10–13.
3. Statzner B., Higl B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // Freshwater Biol. 1986. V. 16. P. 127–139.
4. Quist M.C., Hubert W.A., Isaak D.J. Fish assemblage structure and relations with environmental conditions in a Rocky Mountain watershed // Canad. J. of Zoology. 2004. V. 82. Is. 10. P. 1554–1565.
5. Богатов В.В., Никулина Т.В., Вишкова Т.С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. 2010. № 2. С. 134–140.
6. Богатов В.В. О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базовых научных концепций // Вест. СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 4. С. 90–99.
7. da Costa I.D., Petry A.C., Mazzoni R. Responses of fish assemblages to subtle elevations in headwater streams in southwestern Amazonia // Hydrobiologia. 2018. V. 809. P. 175–184.
8. Garcia-De L., Francisco J., Hernandez S. et al. Distribution of fishes in the Rio Guayalejo-Rio Tamesi system and relationships with environmental factors in north-eastern Mexico // Environmental Biology of Fishes. 2018. V. 101. Is. 1. P. 167–180.
9. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
10. Миронова Н.Я., Покровская Т.Н. Лимнологическая характеристика некоторых озер Полярного Урала // Накопление вещества в озерах. М., 1964. С. 102–134.
11. Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 251 с.
12. Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В. и др. Экологическое изучение системы реки Маньи. Свердловск, 1982. 67 с.
13. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л. и др. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 167 с.
14. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Под ред. Павлова Д.С., Мочек А.Д. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. 596 с.
15. Степанов Л.Н., Богданов В.Д., Богданова Е.Н. и др. Современное состояние экосистемы реки Маньи // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2014. № 1. С. 75–91.
16. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3. Северный край / Под ред. Жила И.М., Алюшинской Н.М. Л., 1972. 664 с.
17. Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала / Под ред. Смирнова Н.Н. Л.: Наука, 1986. 157 с.
18. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидробиология: методы, критерии, решения: в 2 кн. / Отв. ред. Криксунов Е.А. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.
19. Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer // Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1961. Bd 46. Ht 2. S. 205–213.
20. Illies J., Botosaneanu L. Problemes et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Consideres surtout du Point de vue Faunistique // Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Stuttgart. 1963. Bd 12. Ht 2. S. 1–57.
21. Чертопруд М.В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России // Биология внутренних вод. 2011. Т. 72. № 1. С. 51–73.
22. Паньков Н.П. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь, 2000. 190 с.
23. Пономарев В.И., Сидоров Г.П. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора // Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 170. Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002. С. 5–33.
24. Пономарев В.И. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2017. Вып. 2(30). С. 16–29.
25. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 182 с.
26. Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Тов-во научн.изд. КМК, 2014. 346 с.
27. Пономарев В.И. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) и его распространение в бассейне реки Печоры // Вестн. Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 2(204). С. 24–26.
28. Богданов В.Г., Мельниченко И.П. Ихтиофауна водоемов восточного склона Полярного Урала // Научный вестн. Вып. 10. Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард, 2002. С. 48–59.
29. Askeyev A., Askeyev O., Askeyev I. et al. River fish assemblages along an elevation gradient in the eastern extremity of Europe // Environmental Biology of Fishes. 2017. V. 100. Is. 5. P. 585–596.