

СТРУКТУРА ВОДНЫХ СООБЩЕСТВ ГОРНЫХ ОЗЕР БАССЕЙНА РЕКИ ТОРГОВОЙ (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

© 2022 г. В. И. Пономарев^а *, О. А. Лоскутова^а, О. Н. Кононова^а

^аИнститут биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
Россия 167982 Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

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

Поступила в редакцию 21.10.2021 г.

После доработки 12.04.2022 г.

Принята к публикации 27.04.2022 г.

Работа посвящена изучению фаунистического состава и количественных характеристик водных сообществ горных озер бассейна р. Торговой (Приполярный Урал) с особым вниманием к распространению сибирских видов рыб и беспозвоночных. Исследованы водные сообщества семи горных озер, три из которых могут рассматриваться как ледниковые рефугиумы, населенные жилой формой сибирского хариуса. В составе химуса двух видов хариусов выявлены четыре вида амфибиотических насекомых, основной ареал которых находится в Сибири. Зообентос включал 16 крупных таксонов, из которых по численности доминировали нематоды, низшие раки и хирономиды, по биомассе преобладали личинки двукрылых и веснянок. В зоопланктоне выявлено 28 таксонов, характерных для фауны Европейского Северо-Востока России. Отмеченные закономерности распространения местной водной фауны связаны преимущественно с ледниковой историей Урала. Предполагается, что имеющие сибирское происхождение реофильные бентосные беспозвоночные заселили русло р. Торговой уже в послеледниковое время.

Ключевые слова: Уральский хребет, озера, водная фауна, географическая изоляция, рыбы, *Thymallus thymallus*, *Thymallus arcticus*, зообентос, зоопланктон

DOI: 10.31857/S0367059722050109

Приполярный Урал, включающий два основных водораздельных хребта — Исследовательский и Народо-Итгинский, образует горную полосу шириной до 150 км и высотой почти до 1900 м, которая при продвижении к северу становится более обширной и приподнятой, с доминированием западных склонов экспозиций и крутизной до 35°. Эта полоса служит барьером для взаимопроникновения сибирской и европейской фаун, особенно водной.

Фауна рыб и водных беспозвоночных горных озер западных склонов Приполярного Урала, как и весь животный мир этого региона, испытывающая влияние сибирской фауны, в последние годы стала предметом специальных исследований [1–5]. Впервые установлено, что в состав ихтиофауны горных озер бассейна р. Печоры входит сибирский хариус *Thymallus arcticus* [2]. Этот вид, как правило, играет роль супердоминанта или субдоминанта в рыбной части водных сообществ озер уральского Припечорья, в частности озер Паток (бассейн р. Шугор), Падежаты и Форельное (бассейн р. Кожим). В то же время доля сибирских видов водных беспозвоночных в водоемах Приполярного Урала не превышает 5% [1, 3].

Нами предпринята попытка приблизиться к пониманию роли горного хребта как географического барьера на пути распространения сибирских видов в озерах западных склонов Приполярного Урала. Работа выполнена на примере водных сообществ озер бассейна р. Торговой, служащей удобной моделью в связи с особенностями ее географического положения непосредственно у водораздела сибирских и уральских рек (рис. 1).

С запада водосбор реки ограничен единым горным хребтом с максимальными высотами 1052 и 1291 м над ур. м. и крутой экспозицией склонов. Напротив, к востоку от водосбора р. Торговой рельеф более сглаженный и преимущественно холмистый, что создает иллюзию локализации бассейна на восточных склонах Урала, несмотря на ее принадлежность к водосбору р. Печоры. Здесь истоки левых притоков р. Торговой находятся в непосредственной близости к истокам речных систем сибирских водотоков Щекурья и Ятрия, что предположительно позволяет водным беспозвоночным свободно проникать на соседние водосборы.

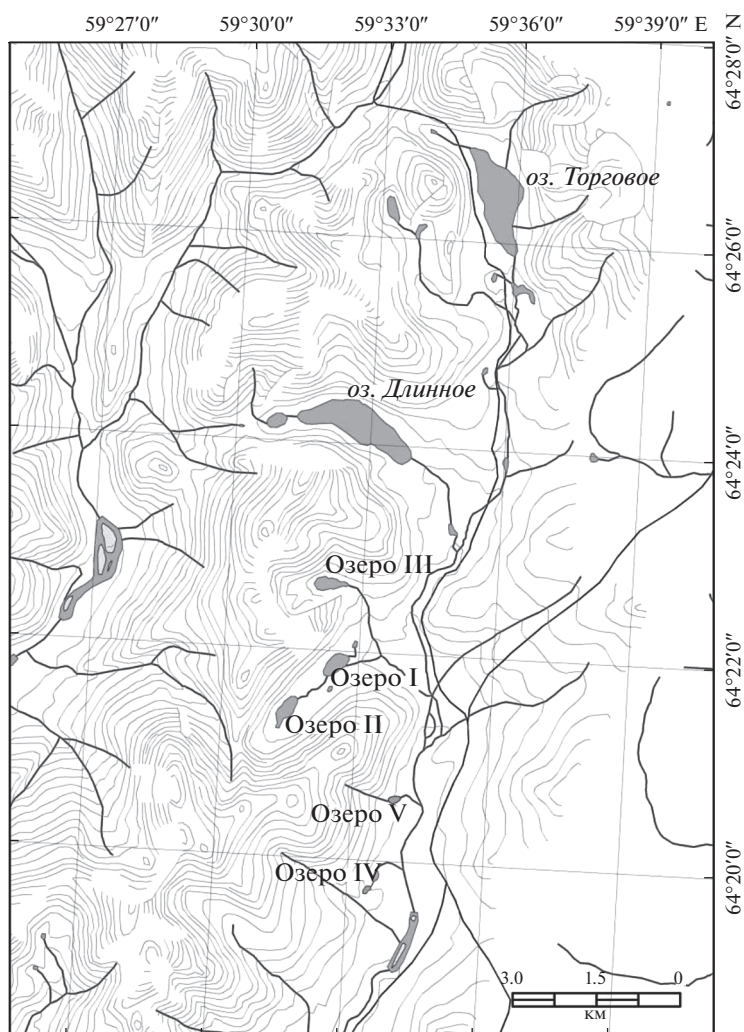


Рис. 1. Картограмма обследованных озер.

Горные системы могут служить барьерами для расселения рыб и водных беспозвоночных, в том числе и за счет экстремальных условий обитания, складывающихся в условиях высокогорья [6]. В горных водоемах присутствует специфическая фауна, не характерная для сопредельных территорий, своеобразие которой увеличивается с высотой [7]. Цель настоящей работы – изучить фаунистический состав и количественные характеристики водных сообществ горных озер бассейна р. Торговой с особым вниманием к распространению сибирских видов рыб и беспозвоночных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Торговая длиной 48 км берет начало в одноименном озере, на восточных склонах Исследовательского хребта и впадает в р. Шугор (бассейн р. Печоры) на ее 183-м км от устья [8]. На водосборе реки располагается 18 озер общей

площадью 278 га. Общая информация об обследованных озерах приведена в табл. 1. Озерная вода, как правило, слабощелочная (в частности, в оз. Торговое при температуре 15°C рН составляет 6.79). Электропроводность низкая, порядка 0.005 мС/см. В связи с тем, что только два озера бассейна имеют географические названия, остальные водоемы обозначили условными номерами (см. рис. 1).

Озера Торговое и Длинное – одни из самых крупных на Урале. Все исследованные озера имеют постоянную связь с р. Торговая посредством протока. Берега водоемов открытые, большей частью лишены растительности, изрезаны и сложены крупным валунным материалом. Дно, как правило, каменистое, местами заиленное.

Ихтиофауну и рыбное население оз. Торговое исследовали в августе 2007 г. и июле 2019 г., оз. Длинное – в августе 2008 г., безымянных озер – в августе 2009 г. и июле 2010 г. Для отлова рыб в

Таблица 1. Общая характеристика озер бассейна р. Торговой

Название озера	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Высота над ур. м., м	Площадь, га	Максимальная глубина, м
Торговое	64°26'30"	59° 35'40"	721.7	104	38
Длинное	64°24'15"	59° 32'30"	604.9	93	17
I	64°21'50"	59° 32'30"	522.8	12	17
II	64°21'30"	59° 31'30"	531.9	13	—
III	64°22'40"	59° 32'20"	625.6	11.4	15
IV	64°20'05"	59° 34'00"	458	0.75	11
V	64°20'30"	59° 33'50"	482	1	3.3

озерах использовали (на всех глубинных горизонтах) ставные лесковые жаберные сети с ячейей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, высотой 1.8 м и длиной 30 м, в р. Торговой — спиннинги. Относительную плотность рыб характеризовали при помощи показателя ее индексной оценки из расчета среднего количества отловленных за единицу времени и на единицу рыболовного усилия экземпляров (экз/усл. ч). Возраст рыб определяли по чешуе.

Одновременно выполнен отбор гидробиологических проб. Всего собрано 28 проб зообентоса (18 — в оз. Торговое, 10 — в безымянных озерах) и 12 проб зоопланктона (9 — в оз. Торговое и 3 — в оз. I). При отборе проб бентоса с мягких грунтов использовали облегченный дночерпатель Петерсена с площадью захвата 40 см², с валунных и валунно-галечных — гидробиологический скребок с длиной лезвия 30 см и мешком из мельничного газа с ячейей 158 мкм. Измеряли площадь проекции камней на дно. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина и обрабатывали в лаборатории по стандартным методикам [9]. Определяли до возможного таксономического уровня жуков, веснянок, поденок и ручейников из проб зообентоса и желудочно-кишечных трактов отловленных 68 экз. европейского и сибирского хариусов.

Пробы зоопланктона отбирали посредством фильтрации 50 л воды через сеть Апштейна (газ № 70) в прибрежье и открытой части озер (в поверхностном горизонте воды глубиной до 2 м). Камеральную обработку проб осуществляли в лабораторных условиях [10]. Индивидуальный вес организмов рассчитывали по формулам [11]. Сходство планктонных фаун озер определяли с помощью коэффициента Сьёренсена (I_s) [12]. Встречаемость вида оценивали как соотношение числа проб, где вид присутствовал, к общему числу проб. Виды, встречаемость которых составляла менее 30%, относили к редким, 80–100% — к широко распространенным.

Доминантные комплексы выделяли с использованием индекса доминирования Паляя-Ковнацки (D_i). Видовое разнообразие оценивали по

индексам Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе (H_B) [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав рыбной части сообщества оз. I отличался от имеющих географические названия озер отсутствием налима и появлением плотвы. При этом в обоих крупных озерах супердоминант сибирский хариус составил около половины общих уловов, тогда как в оз. I его доля не достигла 1%. Во всех безымянных водоемах доминировал голяк, причем в двух из них он оказался единственным обитающим здесь видом.

Величины относительной плотности рыб в озерах бассейна р. Торговой приведены на рис. 2. Максимальные значения этого показателя в озерах Торговое и Длинное, выявленные для сибирского хариуса, существенно превышают таковые для остальных обнаруженных здесь видов рыб. Также в озерах, населенных сибирским и европейским хариусами, отмечена высокая суммарная плотность этих видов, занимающих достаточно близкие экологические ниши в озерах I (0.79 экз. рыб/усл. ч), Длинное (1.09 экз. рыб/усл. ч) и, особенно, в оз. Торговое (2.01 экз. рыб/усл. ч). Эти величины заметно превосходят аналогичные показатели, как правило, чрезвычайно обильного голяка. Тем не менее голяк оз. I и III демонстрирует наиболее высокие значения относительной плотности, а в оз. IV практически не уступает хариусам.

В табл. 2 приведены биологические показатели сибирского хариуса из озер Торговое и Длинное. Средняя длина хариуса из уловов в оз. Длинное в 2008 г. составила 269 ± 3 мм (пределы варьирования 241–431 мм), масса — 201 ± 12 г (137–860 г), средний возраст — 5.2 года, тогда как в оз. Торговое в 2007 г. соответственно 212 ± 3 мм (187–251 мм), 109 ± 6 г (73–217 г) и 3.2 года. В 2019 г. для оз. Торговое отмечены более высокие значения этих показателей, по-прежнему существенно уступавших таковым у сибирского хариуса из оз. Длин-

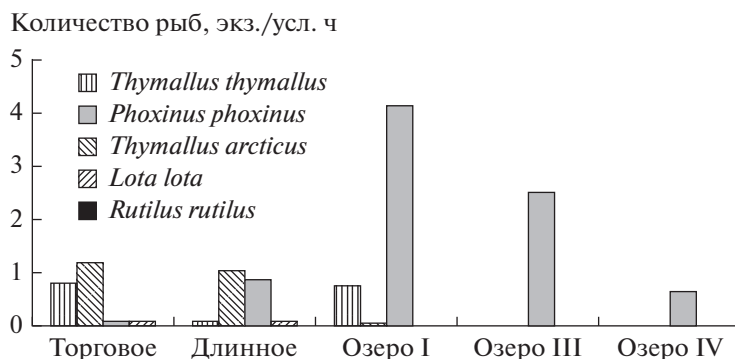


Рис. 2. Величина относительной плотности рыб в озерах бассейна р. Торговая.

ное – 241 ± 3 мм (140–274 мм), 157 ± 5 г (34–238 г) и 4.9 года.

В оз. Торговое в 2019 г. отмечено восемь возрастных групп европейского хариуса (от 2+ до 14+ лет), его средняя длина составила 333 ± 14 мм (пределы значений 159–479 мм), масса – 481 ± 56 г (41–1165 г), средний возраст – 7.3 года.

Зообентос оз. Торговое включал 16 крупных таксонов гидробионтов. Численность зообентоса в 2007 г. составляла 6.1 ± 1.5 тыс. экз/м², а в 2019 г. этот показатель был почти в 3 раза выше (17.5 ± 5.8 тыс. экз/м²). Биомасса в эти годы мало различалась: 2007 г. – 2.3 ± 0.7 г/м², 2019 г. – 2.2 ± 1.3 г/м².

По численности зообентоса в 2019 г. в конце июля преобладали нематоды, ветвистоусые раки и личинки хирономид (рис. 3). Большой вклад в биомассу вносили двукрылые – личинки хирономид и типулид (*Arctotipula*), а также крупные личинки веснянок *Arcynopteryx compacta* (McLachlan).

Состав зообентоса озер I и IV мало отличался от зообентоса оз. Торговое: здесь не обнаружены

тардиграды, личинки веснянок и комаров-долгоножек (Tipulidae), но присутствовали личинки мокрецов и поденок *Acentrella lapponica* Bengtsson, *Baetis* sp.

Фауну амфибиотических насекомых оз. Торговое и одноименной реки существенно дополнили данные по составу пищевого комка европейского и сибирского хариусов, представленного 25 таксонами (табл. 3). Особенно разнообразным был состав насекомых в желудочно-кишечном тракте европейского хариуса, отловленного в реке (23 таксона). В питании хариусов из озера состав этих беспозвоночных беднее: европейский хариус – 10, сибирский – 11 таксонов. В целом в составе пищевого комка обоих видов хариуса преобладали нимфы насекомых, среди которых в оз. Торговое выявлен один сибирский вид – ручейник *Anisogamodes flavipunctatus*.

В зоопланктоне озер установлено 25 видов, в том числе 5 веслоногих раков (Copepoda), 9 ветвистоусых раков (Cladocera) и 11 коловраток (Rotifera). Три таксона были определены до рода

Таблица 2. Биологические показатели сибирского хариуса

Возрастной состав, лет	Оз. Длинное (2008 г.)			Оз. Торговое (2019 г.)		
	число рыб, экз.	длина (FL), мм	масса, г	число рыб, экз.	длина (FL), мм	масса, г
3+	–	–	–	2	147.5 ± 7.5 140–155	39 ± 5 34–43
4+	7	252.9 ± 3.7 245–271	161 ± 5 137–180	5	216.8 ± 4.8 202–228	121 ± 12 93–162
5+	42	264.0 ± 1.4 241–282	189 ± 7 148–433	52	246.9 ± 1.5 226–274	166 ± 4 121–238
6+	9	279.8 ± 4.4 251–292	205 ± 12 151–263	1	230	136
7+	1	305	287	–	–	–
10+	1	431	860	–	–	–

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

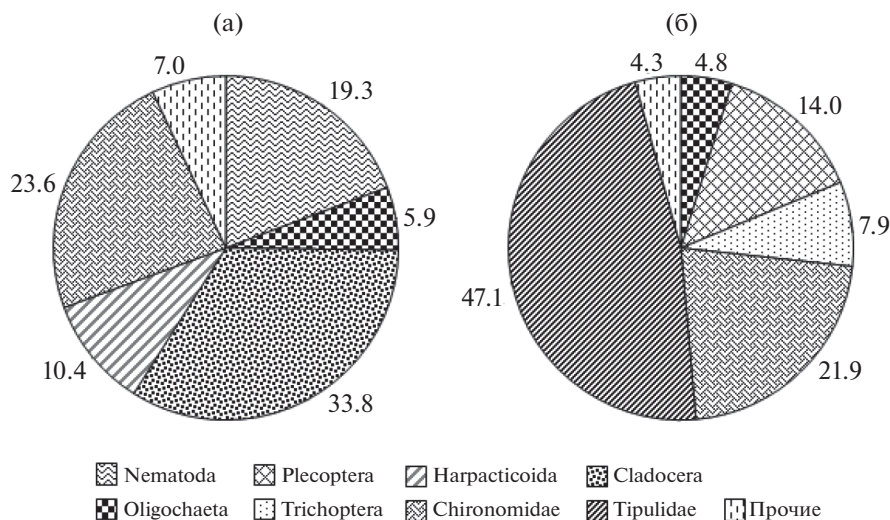


Рис. 3. Структура численности (а) и биомассы (б) зообентоса оз. Торговое (%) по данным 2019 г.

(редкие и ювенильные формы). В оз. Торговое планктонные сообщества представлены 15 таксонами, в оз. I – 20. Преобладали коловратки (по 7 видов и форм) и ветвистоусые раки (5 и 8 соответственно). За исключением *Biapertura affinis* (Leydig), которая была редка в обоих водоемах, а также *Eucyclops (E.) serrulatus* (Fischer), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Lathonura rectirostris* Lilljeborg и *Trichocerca (D.) porcellus* (Gosse), единичные находки которых отмечены в оз. I, и *Encentrum* sp. в оз. Торговое, остальные виды были широко распространены по акватории озер.

Состав фаун водоемов характеризовался как умеренно сходный (I_S составил 0.4). В оз. Торговое планктонные сообщества отличались большим разнообразием (индекс H_B варьировал от 1.6 до 2.6, в среднем 2.2), чем в оз. I (0.8–2.2, в среднем 1.9). Численность организмов было выше в оз. I (рис. 4). В обоих водоемах по численности преобладали коловратки, по биомассе – низшие раки.

В оз. Торговое ведущий комплекс зоопланктона представлен эвпланктонными формами: доминировали неполовозрелые формы веслоногих раков и коловратка *Conochilus unicornis* Rousselet. Субдоминанты – *Arctodiaptomus (Rh.) bacilifer* (Koelbel), *Keratella cochlearis* (Gosse), *Polyarthra major* Burckhardt, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Cyclops scutifer* Sars, *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Holopedium gibberum* Zaddach и *Bosmina (E.) cf. longispina* Leydig. В оз. I в состав доминантного комплекса входили *Kellicottia longispina* и ювенильные формы веслоногих раков, среди субдоминантов – *Alonopsis elongatus* (Sars), *B. (E.) cf. longispina* и *Trichocerca (s. str.) longiseta* (Schrank).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее нами было установлено [2], что в шести из семи изученных озер бассейна р. Торговой, за исключением оз. V, присутствует рыбное население. За период исследований обнаружено пять видов – сибирский и европейский хариусы, плотва, обыкновенный голяк и налим. Информация о рыбном населении примыкающих с востока бассейнах сибирских рек Шекурья и Ятрия и, в частности, озер на их водосборе в литературе отсутствует. Однако сведения об ихтиофауне соседней р. Манья (также из бассейна р. Северная Сосьва) включают 21 вид рыб и 1 вид круглоротых [13]. Из 5 видов рыб из озер бассейна р. Торговой (за исключением европейского хариуса) 4 являются обычными для р. Манья.

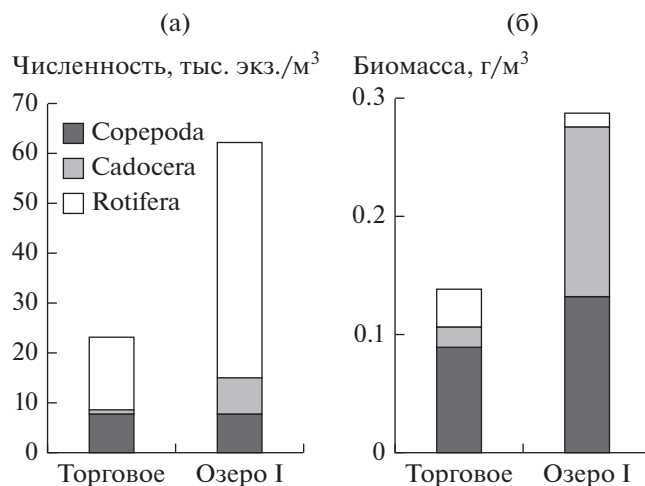


Рис. 4. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона в исследованных озерах.

Таблица 3. Доля некоторых групп насекомых (%) в питании европейского и сибирского хариусов в р. Торговой и оз. Торговое

Таксоны	Европейский хариус		Сибирский хариус
	река	озеро	озеро
Coleoptera			
<i>Oreodytes alpinus</i> (Paykull), im.	<0.1	—	—
<i>Agabus</i> sp., im.	0.8	—	—
Dytiscidae gen. sp., im.	0.2	—	—
Trichoptera			
<i>Apatania crymophila</i> McLachlan, lv.	2.8	44.7	15.0
<i>Asynarchus lapponicus</i> (Zetterstedt), lv.	26.4	27.8	4.0
<i>Anabolia laevis</i> Zetterstedt, lv.	0.5	1.3	0.2
<i>Halesus tessellatus</i> (Rambur), lv.	1.4	—	—
<i>Chaetopteryx</i> sp., lv.	—	2.6	0.4
<i>Anisogamodes flavipunctatus</i> (Martynov), lv.	—	0.1	0.2
Limnephilidae gen. sp., lv.	10.2	20.9	7.4
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, lv.	14.6	1.9	1.3
<i>Micrasema</i> sp., lv.	1.0	0.3	—
Plecoptera			
<i>Arcynopteryx compacta</i> (McLachlan) lv., im.	6.4	0.1	3.5
<i>Diura bicaudata</i> (Linnaeus), lv.	0.1	—	0.2
<i>Isoperla</i> sp., lv.	<0.1	—	—
<i>Nemoura avicularis</i> Morton, lv.	2.4	—	—
<i>Nemurella pictetii</i> Klapalek, im.	5.8	—	—
<i>Nemoura arctica</i> Esben-Petersen, im.	0.4	—	—
<i>Nemoura</i> sp., lv.	21.1	—	67.2
<i>Capnia pygmaea</i> (Zetterstedt), lv., im.	0.3	—	—
<i>Capnopsis schilleri</i> (Rostock), im.	0.9	—	—
Ephemeroptera			
<i>Ephemerella aurivillii</i> Bengtsson, lv.	0.5	—	—
<i>Ephemerella mucronata</i> (Bengtsson), lv.	0.8	—	0.6
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müller), lv.	3.0	0.3	—
<i>Ameletus inopinatus</i> Eaton, lv.	0.4	—	—

Примечание: lv. — личинки, im. — имаго насекомых.

Безусловно, характер фауны рыб рассматриваемых озер в постледниковую эпоху определяется принадлежностью бассейна р. Торговой к бассейну р. Шугор, притока р. Печоры. Однако присутствие в ее составе сибирского вида можно объяснить наличием доступа из подпружных приледниковых озер Западной Сибири в ходе последнего оледенения [14]. Последующие исследования закономерностей дифференциации популяций рыб позволят уточнить представления о микроэволюционных процессах у сибирского хариуса и дру-

гих лососеобразных относительно изолированных ледниковых и подпружных озер района водораздела бассейнов сибирских и европейских рек Приполярного и Полярного Урала.

В отличие от врезанных в горный хребет озер Торговое и Длинное безымянные водоемы расположены непосредственно в долине р. Торговой, что не могло не сказаться на их ледниковой истории. При этом проявляются немногие, но существенные различия озер I и II, с одной стороны, и

III – с другой: это касается высоты расположения озер над уровнем моря и характера соединяющих с р. Торговой проток, обеспечивающих доступ для миграций рыб между водотоком и озерами I и II, но препятствующих такой возможности по отношению к оз. III.

Сибирский хариус, доминирующий в ледниковых (плотинных) по происхождению озерах Торговое и Длинное [15] как по доле в уловах, так и по величине относительной плотности, не достигает размерно-весовых параметров, характерных для вида в ареале [16], что может свидетельствовать о замедленности здесь их роста, особенно в оз. Торговое. Также характерны значительные колебания численности тех или иных возрастных групп. При этом отсутствие старшевозрастных групп сибирского хариуса в отличие от европейского и выраженная тугорослость первого могут быть отнесены только к естественным причинам и не имеют отношения к перелову или другим формам последствий антропогенного воздействия.

Факт нахождения плотвы в высокогорных водоемах Приполярного Урала указывает на возможные изменения биологического режима незатронутых хозяйственной деятельностью озер (бассейн р. Торговой целиком располагается на территории национального парка “Югыд ва”) в результате изменений климата [17, 18].

Таким образом, в озерах бассейна р. Торговой обнаружен один сибирский вид рыб, который, однако, играет важную роль в рыбной части водных сообществ населенных им водоемов. Этот вид хариуса образует в местных озерах жилую форму и никогда не выходит в русло р. Торговой. По-видимому, сибирский хариус проник в эти озера в среднем валдае из одного из подпружных приледниковых озер [14] и использовал их в качестве рефугиумов. Наличие в бассейне р. Печоры предполагаемых ледниковых реликтов – сибирского хариуса, арктического гольца и пеляди – является специфической чертой ихтиофауны этой крупнейшей североевропейской реки [19]. Ареал сибирского хариуса на западных склонах Приполярного и Полярного Урала характеризуется значительной протяженностью и разорванностью, что указывает на множественность путей его проникновения в водоемы бассейна р. Печоры [2].

Можно предположить, что последнее оледенение обошло два врезанных в горы озера – Торговое и Длинное, в результате чего здесь в обилии сохранился сибирский хариус. Остаются открытыми вопросы формирования механизмов поддержания устойчивости популяций хариусов, в первую очередь поиск причин, по которым европейский хариус совершает миграции в озера Торговое и Длинное, а сибирский хариус не покидает эти два водоема, а также озеро I и не используют кормовые и иные ресурсы р. Торговой.

В фауне беспозвоночных озер преобладают виды с широкими ареалами. Так, фауну олигохет Северо-Восточной Европы составляют виды с обширными ареалами, выходящие за пределы Голарктики. В заселении территории малощетинковыми червями немаловажную роль сыграли сибирские реки, по которым на север Европы проникли в небольшом количестве восточные элементы фауны [20]. Фауна амфибиотических насекомых севера по зоогеографическому составу также складывается в основном из широко распространенных европейских и транспалеарктических видов.

Существует территория, не принадлежащая четко ни к одному из двух смежных регионов и несущая признаки переходной зоны, так называемая “линия Уоллеса”, в которой происходит взаимопроникновение фаун и смешение их элементов [21]. Так, некоторые виды насекомых, обнаруженные в питании (см. табл. 3), заходят из Сибири на Полярный Урал и Европейский Северо-Восток России, например веснянка *C. pygmaea*, имеющая локальное распространение в Европе [22], ручейник *Anisogamodes flavipunctatus* и поденка *Ephemerella mucronata*. Выявленный в питании европейского хариуса ручейник *Apatania crymophila* имеет сибирско-североевропейское распространение. Продвижение же сибирских видов поденок в западном направлении в историческом аспекте некоторыми авторами подвергается сомнению [23].

Современный зоогеографический состав ряда отрядов амфибиотических насекомых Уральского региона представляет картину расселения с юго-запада форм европейского происхождения, а с северо-востока – элементов сибирской фауны [24]. Однако представляется целесообразным согласиться с точкой зрения, согласно которой в отношении некоторых видов логичнее говорить не о проникновении “сибирских” видов с востока, а о сохранении ими своих позиций при изменении климата в периоды похолоданий, когда эти виды широко распространились по всей Палеарктике [25].

Несмотря на то, что в фауне ряда групп беспозвоночных восточно-европейских тундр (коллембол, пауков) выявлена высокая доля “сибирских” видов [25], в районе наших исследований, расположенном в горах, отмечен небольшой вклад “сибирских” видов в фауну амфибиотических насекомых. Данный факт, возможно, объясняется физическими преградами к расселению насекомых в водоемы Приполярного Урала, где в результате орогенеза появились высокие горные массивы.

Планктонные сообщества исследованных озер отличались сравнительно невысоким видовым разнообразием, что в целом характерно для высокогорных глубоководных водоемов, в которых за-

частую развивается малокомпонентный холодно-водный комплекс зоопланктона [26, 27].

В отличие от ихтиофауны и фауны бентосных беспозвоночных представителей сибирской фауны среди организмов зоопланктона не обнаружено – все они являются обычными представителями планктонной фауны Европейского Северо-Востока России [28].

Ранее [29] было высказано мнение, что “Урал – не граница между Европой и Сибирью, а область генезиса их фауны, связывающая, а не разделяющая область”. Однако, хотя Урал в большей степени соединяет, чем разъединяет фауны Европы и Западной Сибири, он все же сохраняет значение зоогеографического рубежа, причем это значение сильнее выявляется на юге Урала, чем на севере, и неравноценно для различных групп животных [30, с. 264]. Очевидно, Урал как рубеж имеет наибольшее значение для рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на расположение бассейна р. Торговой непосредственно у большого водораздела Уральского хребта и ландшафтные особенности ее водосбора, абсолютное большинство видов рыб и беспозвоночных, населяющих местные горные озера, имеют европейское происхождение или широкое голарктическое распространение. В этих водоемах обнаружены единичные виды гидробионтов, рассматриваемые как сибирские вселенцы. Сибирский хариус образует в озерах жилую форму и не мигрирует в реку и протоки, соединяющие ее с озерами. Очевидно, выявленные закономерности связаны с ледниковой историей Урала. Предполагается, что в отличие от рыб обитание в озерах на протяжении длительного времени и в условиях многомесячного ледового покрова существенно ограничивало жизнеспособность большинства беспозвоночных. В то же время в русле р. Торговой разнообразнее и многочисленнее имеющие сибирское происхождение реофильные бентосные беспозвоночные, которые, по-видимому, проникли сюда уже в послеледниковое время.

Работа выполнена в рамках государственного задания “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения Европейского Северо-Востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” (рег. № 122040600025-2).

Авторы благодарят сотрудника отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН Ю.С. Рафикову за определение личинок ручейников и жуков.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лоскутова О.А., Зеленцов Н.И., Щербина Г.Х. Амфибиотические насекомые горных озер и малых водотоков Урала // Биология внутренних вод. 2010. № 1. С. 13–22.
2. Пономарев В.И. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2017. Вып. 2 (30). С. 16–29.
3. Лоскутова О.А., Пономарев В.И. Фауна водоемов бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал). Сообщ. 2. Беспозвоночные // Биология внутренних вод. 2019. № 4. Вып. 2. С. 8–15. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040272>
4. Пономарев В.И. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). Сообщ. 1. Рыбы // Биология внутренних вод. 2019. № 4. Вып. 1. С. 14–24. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040302>
5. Пономарев В.И., Лоскутова О.А. Влияние высотного градиента на структуру водных сообществ бассейна реки Вангыр (Приполярный Урал) // Экология. 2020. № 1. С. 62–71. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010096>
6. Alpine Waters / Ed. Bundi U. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2010. V. 6. 278 p.
7. Jaramillo-Villa U., Maldonado-Ocampo J.A., Escobar F. Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia // J. of Fish Biology. 2010. V. 76. Issue 10. P. 2401–2417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02629.x>
8. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3. Северный край / Под ред. Жила И.М. и Алюшинской Н.М.. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 664 с.
9. Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 157 с.
10. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Мордухай-Болтовской Ф.Д.. М.: Наука, 1975. 240 с.
11. Кононова О.Н., Фефилова Е.Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России / Ред. Татаринцев А.Г. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 152 с.
12. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2 кн. / Отв. ред. Криксунов Е.А. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.
13. Мельниченко И.П., Богданов В.Д. Ихтиофауна реки Маньи (бассейн Северной Сосьвы, Нижняя Обь) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 69–76.
14. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Science Reviews. 2004. V. 23. № 11–13. P. 1313–1332.
15. Долгушин Л.Д., Кеммерих А.О. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // Изв. АН СССР. Серия географическая. 1959. № 5. С. 76–84.

16. Атлас пресноводных рек России: в 2 т. // Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.; Т. 2. 253 с.
17. *Hayden B., Myllykangas J.-P., Rolls R.J., Kahilainen K.K.* Climate and productivity shape fish and invertebrate community structure in subarctic lakes // *Freshwater Biology*. 2017. V. 62. № 6. P. 990–1003. <https://doi.org/10.1111/fwb.12919>
18. *Lepori F., Roberts J.J., Schmidt T.S.* A paradox of warming in a deep peri-Alpine lake (Lake Lugano, Switzerland and Italy) // *Hydrobiologia*. 2018. V. 824. № 1. P. 215–228. [https://doi.org/10.1007/s10750-018-3649-1\(0123456789\(\).,-volV\(0123456789\(\).,-volV\)](https://doi.org/10.1007/s10750-018-3649-1(0123456789().,-volV(0123456789().,-volV))
19. *Соловкина Л.Н.* Особенности ихтиофауны бассейна р.Усы в связи с его четвертичной историей // Труды Коми филиала АН СССР. 1960. № 9. С. 37–47.
20. *Попченко В.И.* Генезис фауны малощетинковых червей севера Европы // Изв. Самарского научного центра РАН. 1999. № 1. С. 128–133.
21. *Дзунино М., Дзуллини А.* Биogeография (эволюционные апекты) / Под ред. Мяло Е.Г., Леонтьевой О.А. М.: МГУ, 2010. 317 с.
22. *Жильцова Л.А.* Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognatha. СПб.: Наука, 2003. 538 с. (Фауна России и сопредельных стран. Нов. сер., № 145. Веснянки).
23. *Садырин В.М., Лешко Ю.В.* Поденки (Ephemeroptera). СПб.: Наука, 2007. 276 с. (Фауна Европейского Северо-Востока России. Т. VI).
24. *Паньков Н.Н.* Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 190 с.
25. *Макарова О.Л., Ануфриев В.Н., Бабенко А.Б.* и др. Фауна восточно-европейских тундр: вклад “сибирских” видов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2019. № 1. С. 59–71.
26. *Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л.* и др. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрГУ, 2004. 167 с.
27. *Дубовская О.П., Котов А.А., Коровчинский Н.М.* и др. Зоопланктон озер отрогов плато Путорана и прилегающих территорий (север Красноярского края) // Сибирский экологич. журн. 2010. Т. 1. № 4. С. 571–608.
28. Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1978. 192 с.
29. *Воронцов Е.М.* Птицы Камского Приуралья (Молотовской области). Горький: Горьковский гос. ун-т, 1949. 113 с.
30. Урал и Приуралье. Природные условия и естественные ресурсы СССР / Отв. ред. Комар И.В., Чикишев А.Г. М.: Наука, 1968. 461 с.