

УДК 597.55:591.5(285.2)(234.851)

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ПИТАНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ГОРНЫХ ЛЕДНИКОВЫХ ОЗЕР ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ УРАЛА

© 2024 г. В. И. Пономарев<sup>a, \*</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения

Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

\*e-mail: [ponomarev@ib.komisc.ru](mailto:ponomarev@ib.komisc.ru)

Поступила в редакцию 06.02.2024 г.

После доработки 10.05.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Дан анализ современной структуры и пищевых связей рыбного населения малых ледниковых озер Урала. Выявлены особенности, выражающиеся, прежде всего, в сокращении видового богатства местной ихтиофауны и преобладании одновидового рыбного населения. Число видов рыб, населяющих эти водоемы, коррелирует с высотой их расположения над уровнем моря, площадью и величиной окислительно-восстановительного потенциала воды. Показано, что рыбное население многих малых уральских озер бассейна р. Печоры образовано единственным видом. Установлено, что одновидовая рыбная часть водных сообществ горных озер может быть представлена арктическим гольцом, сибирским или европейским хариусом, щукой, озерным или обыкновенным гольяном, плотвой, окунем. Максимальное количество таких озер выявлено в наиболее высокогорном районе Приполярного Урала. Рассмотрены относительная численность рыб и сдвиги трофической структуры рыбной части водных сообществ. Рыбы—ихтиофаги преимущественно переходят на питание беспозвоночными, случаи каннибализма единичны. Полученные данные анализируются с позиций современных представлений о ледниковой истории Урала.

**Ключевые слова:** Урал, горные озера, рыбное население, структура, пищевые связи, ледниковая история

**DOI:** 10.31857/S0320965224060097, **EDN:** WXXGZI

### ВВЕДЕНИЕ

Среди наиболее распространенных закономерностей динамики структурной организации биологических сообществ особое место занимает сокращение их видового богатства с продвижением к высоким широтам и увеличением высоты над уровнем моря, а также доминирование представителей одного или двух видов (Begon et al., 2006; Чернов, 2008).

В состав ихтиофауны многочисленных ледниковых озер европейского Севера, сформировавшихся в границах последнего Валдайского (Вюрмского) оледенения, входит до 18 видов (Жаков, 1984). При этом видовое богатство рыбной части озерных сообществ определяется как величиной водоемов, так и степенью сукцессионной продвинутости их развития, закономерным образом ведущей к трансформации многовидовых ихтиофаун в двух- и одновидовые (Изменение..., 1982).

Результаты исследований ихтиофауны ледниковых озер европейского Северо-Запада России

показали, что последовательное сокращение озерности ведет к зарастанию и заболачиванию водоемов и, как следствие, к обеднению видового богатства рыбной части водных сообществ, сопровождающегося перестройками и сокращением трофической структуры рыбного населения (Жаков, 1984).

Структуру рыбного населения озер на водосборе крупнейшей североевропейской р. Печоры, а также в бассейнах сопредельных речных систем с этих позиций ранее не изучали. В число ее наиболее общих особенностей входят относительная молодость и характерная для большинства рыб высоких широт существенная эврифагия (Никольский, 1974; Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов, 2021). Полифагия чаще связывается с ограниченностью и неустойчивостью кормовых ресурсов арктических и субарктических водоемов (Никольский и др., 1947; Сидоров, 1974). Много вопросов оставляет стратегия и экология питания немногочисленных здесь хищных видов рыб (Сидоров, Решетников, 2014).

В последние годы существенно пересмотрены общепринятые ранее представления о поздневалдайском возрасте последнего оледенения на Урале; в настоящее время этот возраст оценивается  $\leq 60$ –50 тыс. лет назад (Astakhov, 2017). В отличие от гораздо более молодых водоемов европейского северо-запада России и восточно-европейских тундр, многие современные малые озера низкотермальных западных склонов Приполярного Урала являются реликтами древних, гораздо более крупных озер (Постоленко, 1998).

Результаты исследований Л.А. Жакова (1984) в совокупности с новыми геологическими данными о сроках последних четвертичных оледенений и вовлеченных в них территорий и акваторий (Mangerud et al., 2004) позволяют выдвинуть предположение, что один из вероятных путей трансформации рыбной части водных сообществ в экстремальных условиях Приполярного и Полярного Урала выражается в ее обеднении, в итоге приводящем к формированию одновидового рыбного населения.

Ранее на примере ряда уральских озер нами было рассмотрено разнообразие населения водных беспозвоночных и местного рыбного населения (Лоскутова, Пономарев, 2019; Пономарев, 2019, 2022; Ponomarev, Loskutova, 2020; Ponomarev et al., 2022; Бознак, Пономарев, 2023 и др.).

Цель данной работы – охарактеризовать особенности структуры и питания рыбного населения, связанные с обитанием в горных ледниковых озерах западных склонов Приполярного и Полярного Урала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе рассмотрены результаты проведенных в 1994–2021 гг. полевых исследований рыбного населения горных и предгорных озер европейской части Приполярного и Полярного Урала (рис. 1). Картографическая локализация большинства этих водоемов с привязкой к конкретным бассейнам уральских притоков р. Печоры и условным обозначением (нумерацией) не имеющих географические названия озер представлены ранее (Пономарев, 2017). При этом условные обозначения в бассейне каждого притока р. Печоры автономны, соответственно каждый номер того или иного озера в данной работе сопровождается привязкой к бассейну конкретного водотока.

Общая характеристика изученных озер и их географические координаты даны в ранее опубликованных работах (Бассейн..., 2007; Пономарев, 2018; Ponomarev, Loskutova, 2020; Ponomarev et al., 2022 и др.).

Весьма многочисленные и преимущественно малые по площади озера являются одним из самых характерных элементов ландшафтов

западного макросклона Приполярного и Полярного Урала (Долгушин, Кеммерих, 1959). Только в горной области расположено  $>4250$  озер, из них  $\frac{3}{4}$  – на Полярном Урале, остальные – на Приполярном.

По своему происхождению большинство уральских озер – ледниковые, среди которых выделяют каровые, плотинные и моренные (Кеммерих, 1961). Имеющиеся здесь тектонические, пойменные и термокарстовые озера весьма немногочисленны. Формирование водных экосистем горных и предгорных озер Урала имеет непосредственное отношение к истории оледенений (Астахов, 2008; Пучков, 2010) – как в связи с характером формирования самих озерных ванн, так и с происхождением водной фауны этих водоемов.

Все без исключения исследованные озера сохраняют близкий к естественному режим и лишены последствий вовлечения в интенсивную хозяйственную деятельность человека, кроме немногочисленных случаев традиционных форм оленеводства и потребительского лова рыбы. Абсолютное большинство водоемов находятся в границах федеральных (национальный парк “Югыд ва”) и региональных особо охраняемых природных территорий Республики Коми (Degteva et al., 2015).

Всего изучено 185 водоемов, расположенных в бассейнах печорских притоков I–III порядка: Шугор, Торговая, Малый Паток, Большой Паток, Войвож-Сыня, Вангыр, Косью, Кожим, Лемва и Уса (водосборы образующих при слиянии этот водоток рек Большая Уса и Малая Уса). Наличие рыбного населения зафиксировано в 121 озере. Абсолютное большинство этих водоемов относится к категории малых и не имеет географических названий.

Как правило, материал собирали в период открытой воды (~4 мес.). Полевым сборам на каждом озере предшествовало его стандартное описание. Температуру, pH, величину окислительно-восстановительного потенциала, электропроводность, содержание растворенного кислорода и общую минерализацию воды измеряли многопараметрическим прибором для определения качества воды U50 (Horiba, Япония).

Для отлова рыб использовали стандартный ряд финских ставных жаберных сетей длиной 30 м, высотой 1.8 м и с размером ячеи 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм. Постановку сетей осуществляли на всех представленных в водоемах глубинных горизонтах, преимущественно на дно, однако при обследовании глубоких озер определенное количество сетей вывешивали в толще воды, от 15 до 25 м. Время экспозиции сетей варьировало от 5 до 10 ч.

Относительную численность (плотность) рыб оценивали по показателям индексной оценки из расчета среднего количества отловленных экземпляров рыб, на единицу рыболовного усилия и за единицу времени (экз./ус.×ч). Состав

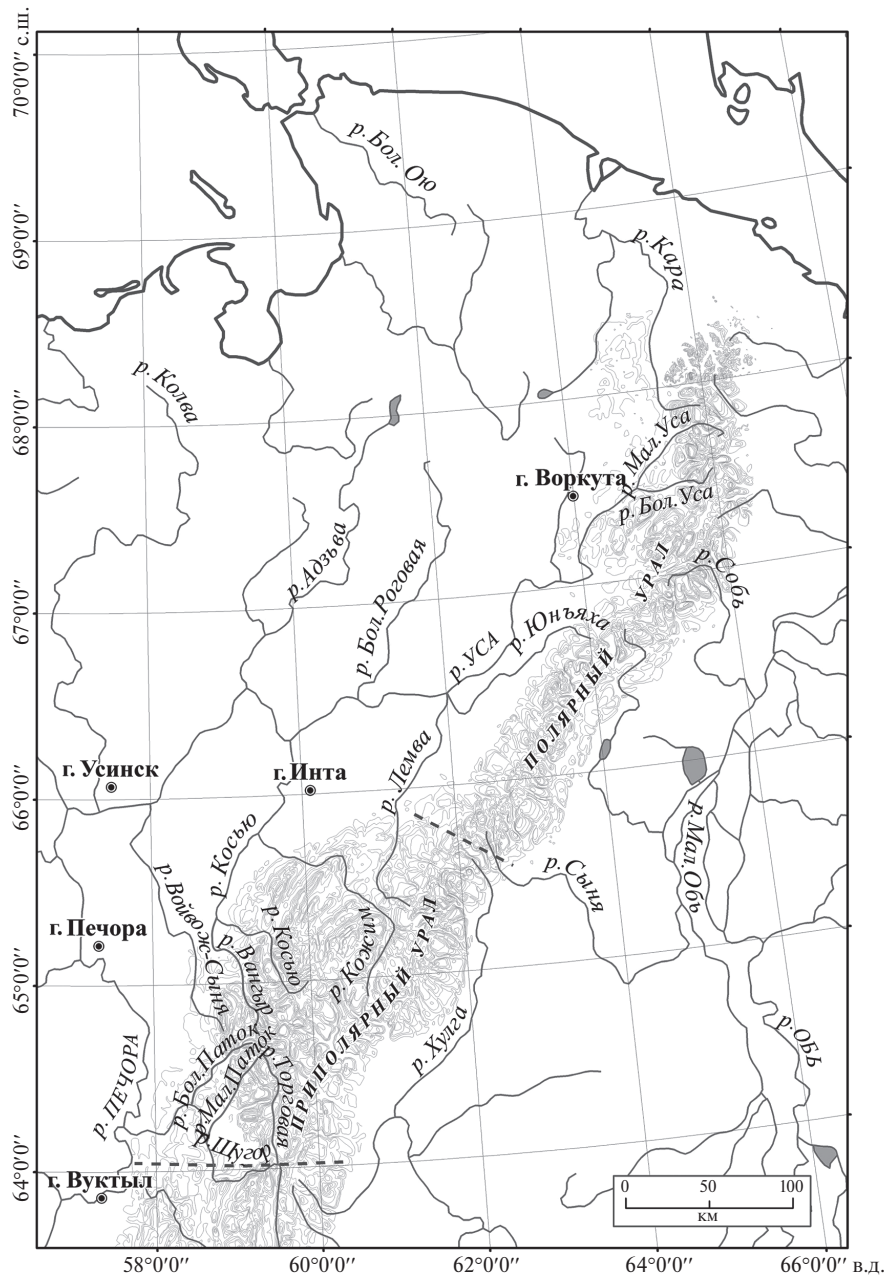


Рис. 1. Карта-схема северных областей Урала.

потребляемых хищными видами рыб пищевых объектов изучали с помощью счетно-массовой методики (Методическое..., 1974).

Собранный материал обрабатывали стандартными методами вариационно-статистической оценки. Дисперсионный анализ и построение графиков проводили в среде R v. 4.2.2 (Москалев, Новаковский, 2014).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в изученных горных и предгорных озерах бассейна р. Печоры зарегистрировано 15 видов рыб,

относящихся к девяти семействам: Salmonidae (арктический голец *Salvelinus alpinus* L.); Coregonidae (обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* L., чир *C. nasus* Pall., пелядь *C. peled* Gm.); Thymallidae (сибирский хариус *Thymallus arcticus* Pall., европейский хариус *Th. thymallus* L.); Esocidae (обыкновенная щука *Esox lucius* L.); Cyprinidae (озерный голянь *Phoxinus perenurus* Pall., обыкновенный голянь *Ph. phoxinus* L., плотва *Rutilus rutilus* L.); Balitoridae (усатый голец *Barbatula barbatula* L.); Lotidae (налим *Lota lota* L.); Percidae (обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* L., речной окунь *Perca fluviatilis* L.); Cottidae (обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* L.).

**Таблица 1.** Состав рыбного населения горных и предгорных озер бассейнов уральских притоков р. Печоры

Вид	Бассейн реки Уса						Бассейн реки Шугор		
	Уса	Лемва	Косью	Кожим	Вангыр	Войвож-Сыня	Бол. Паток	Мал. Паток	Торговая
Арктический голец	+	–	+	+	+	+	–	–	–
Обыкновенный сиг	+	–	–	–	+	–	–	+	–
Чир	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Пелядь	+	+	–	–	+	–	+	–	–
Сибирский хариус	–	+	–	+	–	–	+	–	+
Европейский хариус	+	+	–	+	+	+	+	+	+
Щука	+	+	+	–	+	+	+	+	–
Озерный голянь	–	–	+	–	–	+	–	–	–
Обыкновенный голянь	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Плотва	–	–	+	–	–	+	+	+	+
Усатый голец	–	–	–	–	+	+	–	–	–
Налим	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Ерш	+	+	–	–	–	–	+	+	–
Речной окунь	+	+	+	–	+	+	+	+	–
Подкаменщик	+	+	–	+	–	–	–	+	–
Всего	10	10	7	6	9	9	9	8	5

Примечание. “+” – постоянно обитающий вид; “–” – вид отсутствует или нет данных.

**Таблица 2.** Число горных и предгорных озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала в бассейне притока р. Печоры, имеющих в составе рыбного населения различное количество видов рыб

Притоки	$n_1$	$n_2$							
		8	7	6	5	4	3	2	1
Приполярный Урал									
Торговая	5	–	–	–	–	3	–	–	2
Мал. Паток	21	–	1	4	4	4	4	2	2
Бол. Паток	13	–	–	–	3	3	4	1	2
Шугор	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Войвож-Сыня	17	–	–	–	–	5	3	3	6
Вангыр	13	1	–	–	1	1	2	1	7
Косью	23	–	–	–	–	–	1	9	13
Кожим	10	–	–	–	1	1	2	2	4
Полярный Урал									
Лемва	8	–	1	–	2	2	2	1	–
Уса	10	–	1	1	–	1	–	1	2

Примечание.  $n_1$  – общее число обследованных озер, имеющих рыбное население;  $n_2$  – число озер в градиенте видового состава рыбного населения (от 8 до 1 вида)

Видовой состав рыбного населения уральских озер бассейнов рек Уса и Шугор, двух печорских притоков, на водосборах которых дислоцировано абсолютное большинство горных озер Приполярного и Полярного Урала, весьма сходен (табл. 1). Выявленные различия касаются арктического голяна, населяющего водоемы бассейна р. Уса, чира, отмеченного в оз. Пагаты (бассейн р. Лемва), и усатого голяца, обнаруженного

в озерах бассейнов усинских притоков Вангыр и Войвож-Сыня. Озерный голянь встречен не только в горных и предгорных озерах на водосборе р. Уса, но и в озере Мичавад (бассейн р. Шугор), не включенном в табл. 1.

Количественный состав рыбного населения включает 8 вариантов-градаций и варьирует от 8 видов, населяющих тот или иной водоем, до случаев, когда в озерах обитает единственный вид рыб (табл. 2).



**Таблица 3.** Результаты дисперсионного анализа связи некоторых характеристик озер и числа населяющих их видов рыб

Показатель	<i>n</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>H</i>	121	<b>10.60</b>	<b>0.001</b>
<i>S</i>	121	<b>15.29</b>	<b>&lt;0.001</b>
<i>h</i>	114	3.42	0.067
<i>T</i>	53	3.83	0.056
pH	53	3.54	0.066
ОВП	44	<b>9.19</b>	<b>0.004</b>
$\sigma$	53	0.01	0.949
$M_{\text{общ}}$	25	2.48	0.129

Примечание. Здесь и в табл. 4, *H* – высота над уровнем моря, м; *S* – площадь, га; *h* – максимальная глубина, м; *T* – температура, °С; ОВП – окислительно-восстановительный потенциал, мВ;  $\sigma$  – электропроводность, мСм/см;  $M_{\text{общ}}$  – общая минерализация, г/дм<sup>3</sup>; *n* – объем выборки, *F* – значение критерия Фишера, *p* – уровень значимости. Жирным шрифтом выделены статистически значимые (*p* < 0.05) различия.

Между рядом характеристик озер и числом видов в исследуемых озерах выявлены четко видимые взаимосвязи (рис. 2). Так, статистически значимая прямая зависимость отмечена между числом видов и площадью озер. Обратную зависимость числа видов наблюдали с высотой над уровнем моря и окислительно-восстановительным потенциалом. Остальные показатели озер не показали значимых связей с числом видов (табл. 3).

Обращает внимание крайняя малочисленность горных водоемов бассейна р. Печора с мультивидовым (от 5 до 8 видов) составом рыбного населения. Следует отметить абсолютное превалирование озер, населенных одним видом рыб, на них приходится почти 1/3 (33.1%) всех изученных уральских озер европейского Северо-Востока, в которых живут рыбы.

Максимальное количество водоемов с одновидовым рыбным населением выявлено в высокогорном р-не Приполярного Урала. Так, доля этих озер в бассейнах рек Войвож-Сыня составила 35, Вангыр – 54, Косью – 57, Кожим – 40%. Озера южной части Приполярного (бассейн р. Шугор) и Полярного Урала (водосборы рек Лемва и Уса), характеризующиеся существенно меньшей высотой хребтов, гораздо реже имеют одновидовое рыбное население. Так, их доля в бассейнах рек Шугор и Уса соответствует 20%, в то время как в бассейне р. Лемва подобные водоемы до настоящего времени не обнаружены.

Более половины видового состава рыб (8 из 15), выявленных в горных и предгорных озерах западных склонов Приполярного и Полярного Урала, населяют один или несколько водоемов в качестве единственного обитающего здесь вида (рис. 3). Из рисунка видно, что наиболее часто одновидовое рыбное население представляют арктический голец и щука. Они населяют по девять изученных озер, но арктический голец – только в высокогорной области Приполярного Урала, а

щука – во всем обследованном обширном горном районе. Чуть реже встречается (как единственный населяющий озера вид) обыкновенный голянь (на Приполярном Урале). В настоящее время обнаружены лишь единичные водоемы, населенные только сибирским хариусом или только плотвой (по одному озеру). Только европейский хариус и только окунь зарегистрированы дважды.

В табл. 4 приведены некоторые характеристики ряда горных и предгорных озер бассейна р. Печора, населенных единственным видом рыб. Даже в пик летнего периода температура воды в озерах независимо от высоты над уровнем моря не превышала 20°С, а величина pH, за исключением водоемов, населенных щукой и озерным голянцем, редко выходила за пределы комфортного диапазона 6.2–7.3. Некоторый сдвиг значений pH в сторону щелочного диапазона до 7.6–7.94 наблюдали в озерах, в которых обитали арктический голец и обыкновенный голянь. Также для всех озер с одновидовым рыбным населением характерно высокое насыщение растворенным в воде кислородом. Минимальное, но остающееся на вполне высоком уровне значение этого показателя отмечено для озера, населенного плотвой (4 мг/л).

Результаты сравнительного изучения относительной численности рыб свидетельствуют, с одной стороны, о ее существенном варьировании в различных озерах, населенных одним видом рыб (например, арктическим голянцем, обоими видами голяня), с другой стороны, о ее стабильно низком значении у щуки (рис. 4). Кроме проиллюстрированных на этом рисунке четырех видов рыб, особенно высокой была относительная численность плотвы (4.05 экз./ус. × ч) в единственном населенном ею озере) и окуня (в различных озерах от 0.88 до 2.05 экз./ус. × ч) и, заметно ниже – у европейского хариуса (0.2–0.52 экз./ус. × ч) хариусов. Связь относительной численности с высотой над уровнем моря и глубиной озер не обнаружена.

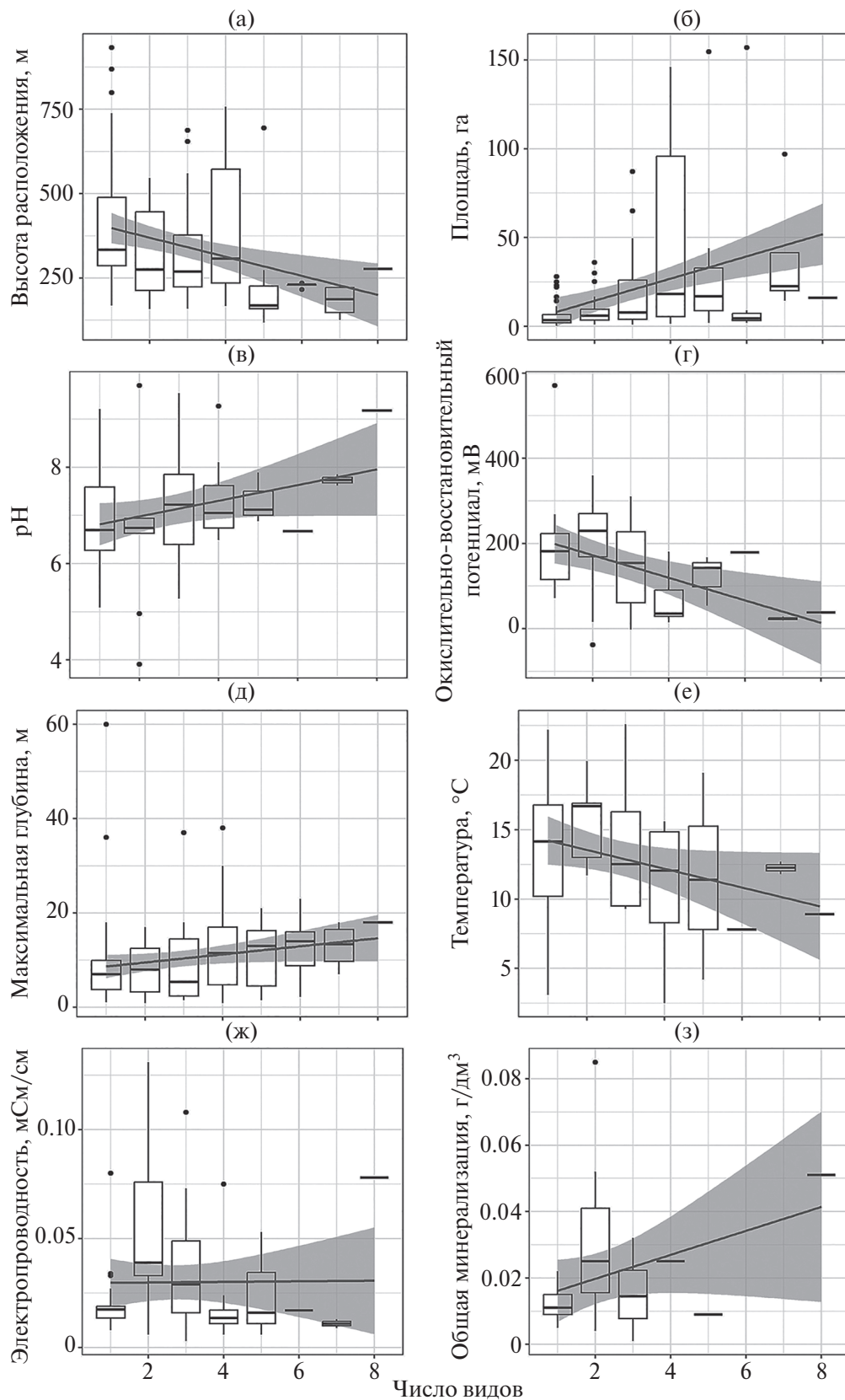


Рис. 2. Связь характеристик озер и числа населяющих их видов рыб. Сплошной линией дана линейная регрессия, серым фоном – доверительный интервал линейной регрессии.

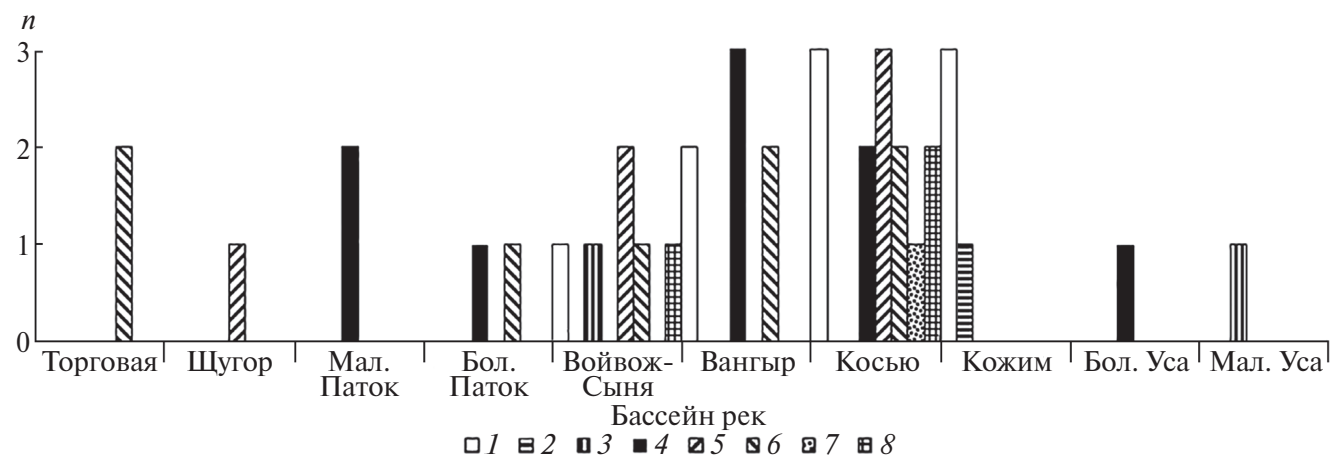


Рис. 3. Видовой состав рыбного населения озер Приполярного и Полярного Урала. 1 – арктический голец, 2 – сибирский хариус, 3 – европейский хариус, 4 – щука, 5 – озерный голянь, 6 – обыкновенный голянь, 7 – плотва, 8 – окунь,  $n$  – число озер.

Таблица 4. Общая характеристика некоторых горных и предгорных озер Приполярного и Полярного Урала (бассейн притока р. Печора), населенных одним видом рыбы

Озеро	Приток	$H$	$S$	$h$	Дата отлова	$T$	pH	ОВП	$\sigma$	$M_{\text{общ}}$
Арктический голец										
16	Вангыр	425.4	3.6	6.5	10.08.2012	10.2	7.37	571	0.034	0.022
9	Косью	328.5	3.3	8.2	02.08.2014	10.3	7.21	116	0.017	0.011
Скалистое	Кожим	737.8	16.6	60	21.07.2018	16.1	7.94	258	0.019	0.012
Щука										
18	Мал. Паток	214.6	2.5	1.1	09.06.2004	9.7	6.15	115	0.017	
2	Бол. Паток	169.0	0.8	3.7	01.06.2013	3.1	5.86	268	0.016	0.011
Озерный голянь										
12к	Войвож-Сыня	273.0	1.5	7.0	22.08.2014	16.4	5.09	171	0.080	0.005
11	Косью	308.0	1.2	11.0	05.08.2014	15.8	6.47	223	0.027	0.018
Обыкновенный голянь										
9	Войвож-Сыня	261.5	2.2	5.3	26.08.2013	9.5	7.85	241	0.029	0.019
8	Косью	333.0	2.7	10.0	02.08.2014	17.6	7.66	178	0.015	0.010
Плотва										
3	Косью	382.0	2.4	6.2	05.08.2015	18.4	6.21	186	0.012	0
Речной окунь										
12	Косью	310.7	1.8	10.0	04.08.2014	16.9	6.59	182	0.008	0.005

Анализ выявленных на западных склонах Приполярного и Полярного Урала озер с двумя видами рыб показал высокую степень доминирования окуня, обитающего совместно со щукой в озерах

бассейнов рек Большой Паток (99.5 и 96%), Войвож-Сыня (99 и 98.6%), Косью (99.6, 99.5 и 95.3%), а также с обыкновенным голянью в бассейне р. Косью (97%). Высокое доминирование

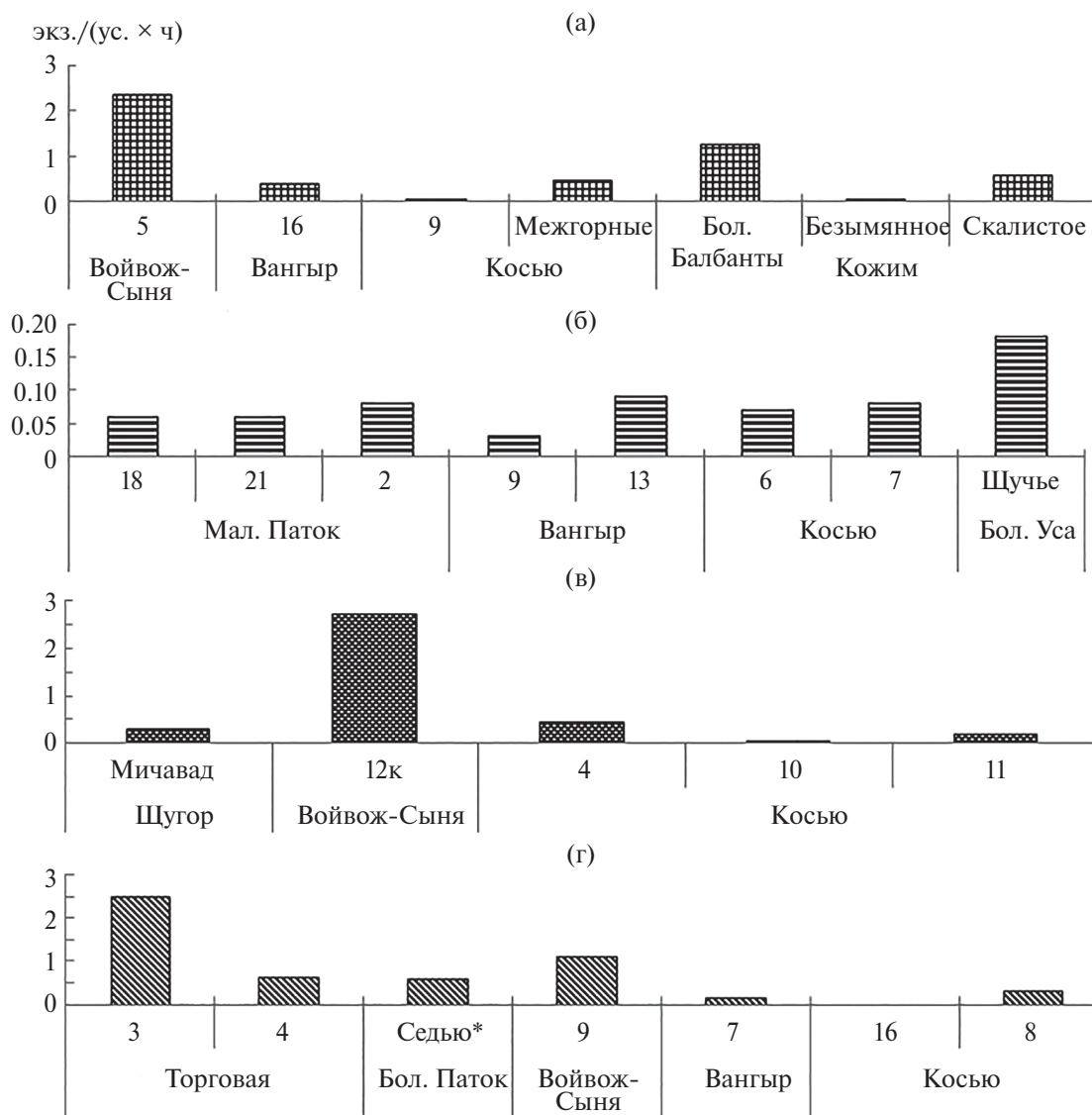


Рис. 4. Относительная численность рыб (экз./ус. × ч) в озерах Приполярного и Полярного Урала: а – арктический голец, б – щука, в – озерный голец, г – обыкновенный голец; \* – исток р. Седью. По оси абсцисс: верхний ряд – названия и/или условные номера озер, нижний – соответствующие бассейны рек.

наблюдали и у европейского хариуса (98.1%) в паре с арктическим гольцом в одном из озер бассейна р. Войвож-Сыня.

Проведено изучение характера питания хищников, образующих одновидовое рыбное население уральских озер, для определения возможных перестроек состава их пищевого спектра. Установлено, что в водоемах при обитании в них единственного вида – арктического гольца, степень хищничества (в данном случае каннибализма) чрезвычайно низка: встречаемость рыбной пищи в составе пищевого комка этого вида из разных озер не превышает 3–4% (табл. 5).

Аналогично арктическому гольцу, активно питающаяся щука в основном потребляет беспозвоночных (табл. 6). Только в одном озере на водосборе р. Большой Паток выявлены единичные

случаи каннибализма, а также питания переплывающими водоем млекопитающими и птицей, у остальных особей в пищевых комках преобладали личинки стрекоз. В трех озерах бассейнов рек Вангыр и Большая Уса щука питалась только бокоплавами *Gammarus* sp. Рацион окуня большей частью состоял из бентических беспозвоночных.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структура рыбной части водных сообществ исследованных в работе уральских озер в целом соответствует широко распространенным среди биологических сообществ закономерностям, выражающимся в сокращении видового богатства с продвижением к высоким широтам и увеличением высоты над уровнем моря и



**Таблица 5.** Характер питания арктического гольца в горных и предгорных озерах бассейна притока р. Печоры, населенных одним видом рыб

Озеро	Приток	n	Дата отлова	t	T	V	
						I	II
5	Войвож-Сыня	30	08.2011	10	16.4	100	3
16	Вангыр	26	08.2020	5	13.5	100	4
Межгорные	Косью	35	07.2021	8	5.8	89*	—
Верхние Балбанты	Кожим	33	07.2005	7	9.9	97*	3
Скалистое	Кожим	4	07.2018	9	16.1	100	—

Примечание. n – объем выборки; t – время застоя сетей; T – температура, °C; V – встречаемость в пищевом комке, %; I – беспозвоночные, II – рыбы; “—” нет данных; \*часть особей в период отбора проб была с пустым пищеварительным трактом.

**Таблица 6.** Характер питания щуки в горных и предгорных озерах бассейна притока р. Печора, населенных только этим видом рыб

Озеро	Приток	n	Дата отлова	V		
				I	II	III
18	Мал. Паток	8	06.2004	—	—	100 (нет содержимого)
2	Бол. Паток	9	06.2013	78	11	11 (нет содержимого) 22 (землеройки, кулик)
9	Вангыр	12	06.2011	25	—	75 (нет содержимого)
13	Вангыр	7	06.2011	100	—	—
6	Косью	9	08.2014	44	—	56 (нет содержимого)
7	Косью	9	08.2014	67	—	33 (нет содержимого)
Щучье	Бол. Уса	16	09.2009	75	—	25 (нет содержимого)

Примечание. n – объем выборки; V – встречаемость в пищевом комке, %; I – беспозвоночные, II – рыбы, III – прочие; “—” – пищеварительные тракты без содержимого не обнаружены.

доминированием представителей одного или двух видов (Vegon et al., 2006; Чернов, 2008). Более того, можно рассматривать малочисленность водоемов с мультивиновым рыбным населением и, напротив, максимально широкое распространение озер, населенных единственным видом рыб, как специфическую черту водных сообществ горных озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала, обусловленную, по-видимому, временем образования этих водоемов.

Все уральские озера с одновидовым рыбным населением относятся к категории малых. Они расположены преимущественно на высоте >300 м над уровнем моря (за исключением озер, в которых обитает только щука – ~200 м и даже несколько ниже). Для них характерен широкий спектр максимальных глубин, от нескольких метров до первых десятков метров. Лишь одно из щучьих озер, очевидно, в подледный период промерзает до дна, в связи с чем явно используется щукой лишь в период открытой воды.

За редким исключением, обладающие рыбным населением уральские озера бассейна р. Печоры связаны с верховьями ее малых горных притоков III–V порядка постоянными или временными

протоками, обычно характеризующимися значительными перепадами высот, исключающими заход рыб в озера. Как правило, после завершения весеннего половодья эти протоки слабо выражены и мелководны; начиная с периода становления ледового покрова и вплоть до его распаления, они перемерзают до дна, также препятствуя миграциям рыб.

Примеры озер с одновидовым рыбным населением имеются в специальной литературе; указывается, что эти водоемы населены видами рыб, способными обитать в экстремальных условиях (Жаков, 1984), среди них карась и щука (Изменение..., 1982), окунь и голец (Жаков, 1984), арктический голец (Жаков, 1984; Мельниченко, 2008), налим и плотва (Alm, 1961).

В четвертичный период ключевое воздействие на нынешний облик северных областей Урала, помимо нарастающего орогенеза, оказали резкие периодические климатические изменения, приводившие к периодическим покровным оледенениям (Астахов, 2008; Андреичева и др., 2015). Установлено, что максимальное из них доходило вплоть до района истоков р. Печора (Пучков, 2010), оказывая воздействие и на соседние, не охваченные ледником водосборы (Назаров и др., 2015).

Как стало известно в результате новейших исследований, скандинавские покровные оледенения не коснулись Урала и Приуралья. Малые горные озера бассейна р. Печора не являются остатками огромного приледникового озера Коми, затопившего ~80–100 тыс. лет назад низменные районы между Баренцево-Карским ледяным щитом на севере и континентальным водоразделом на юге (Mangerud et al., 2004). Действительно, его максимальные уровни не превышали 110 м над уровнем моря, а изученные нами водоемы располагаются на высоте >200 м.

В отличие от этих водоемов, озера северо-запада европейской части России рассматриваются как остаточные водоемы приледниковых озер валдайского времени (Кудерский, 2017). Фауна рыб этого региона последовательно формировалась в приледниковых озерах, а затем, по мере их деградации и сокращения озерности, — в водоемах-наследниках. Завершающие этапы регрессивных сукцессий приводили в отдельных случаях к образованию двух- и одновидового рыбного населения (Жаков, 1984).

Многолетние исследования изменений структуры рыбного населения на примере Сямозера показали, что в ходе естественного уменьшения площади озер и их водности происходило сокращение видового состава рыбного населения, в крайнем варианте — до двух и даже одного вида (Изменение..., 1982). При этом существенное снижение содержания кислорода в водоеме могло привести к формированию одновидовой карасевой части водного сообщества, а при снижении рН в озерах оставались только щука (Изменение..., 1982) и окунь (Жаков, 1984).

С этими результатами хорошо согласуются полученные нами данные по озерам с одновидовым рыбным населением озер европейской части Приполярного и Полярного Урала. Хотя насыщенность кислородом во всех озерах региона остается высокой, сдвиг рН в кислую сторону характерен для горных озер бассейна р. Печора, населенных только щукой и, кроме того, озерным голяном, либо плотвой, либо окунем.

Величина электропроводности варьирует в относительно широких пределах, достигая минимума в водоемах, где обитает плотва или окунь, что также можно рассматривать как результат низкой минерализации горных водоемов.

С учетом приведенных выше новейших геологических данных, свидетельствующих о гораздо более старшем возрасте многих уральских озер по сравнению с голоценовыми водоемами европейского Северо-Запада России, становится вполне приемлемым предположение о регистрации нами завершающих этапов сукцессий рыбной части водных сообществ относительно большого количества озер западных склонов

Урала с формированием одновидового рыбного населения. При этом следует принять во внимание, что в экстремальных условиях Арктики и Субарктики, а также горных высот скорость сукцессий существенно замедляется (Чернов, 2008). Это обстоятельство уже с биологических позиций подтверждает геологические данные о формировании горных озер Приполярного Урала не позже середины позднего плейстоцена (Astakhov, 2017). Их возраст как минимум в 5–6 раз старше последледниковых озер европейского Северо-Запада России (Жаков, 1984).

Выявленные в работе случаи высокой степени доминирования одного из видов в тех водоемах, где отмечено двухвидовая структура рыбного населения, может указывать на то, что в будущем такие водоемы могут быть тоже населены лишь одним видом рыб.

В последние годы отмечено последовательное распространение плотвы в предгорных и горных водоемах Северного и Приполярного Урала, связанных с реками короткими протоками без резких перепадов высот (Пономарев, 2019; Ponomarev et al., 2022). В обозримом будущем не исключено аналогичное заселение горных озер Урала и другими видами рыб, однако это не может иметь массовый характер в связи с высокой степенью изоляции большинства из этих водоемов и сохраняющимися экстремальными высокогорными условиями среды высоких широт.

Хорошо известно, что большинству рыб высоких широт свойственна значительная эврифагия (Никольский, 1974; Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов, 2021). При этом считается, что, как правило, имеющие место изменения пищевого спектра рыб следуют за перестройками кормовой базы, а активная роль консументов почти не принимается во внимание. Также широко известна облигатная роль в трофической структуре водоемов хищников, обеспечивающих устойчивость экосистем, и в отсутствие ихтиофагов среди беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих восполняемая появлением хищных форм среди ранее относительно “мирных” видов рыб (Изменение..., 1982).

Нами установлено, что виды рыб, в единственном числе населяющие водоемы западных склонов Приполярного и Полярного Урала, относятся преимущественно к числу хищников (арктический голец, щука, окунь) и фитофагов (оба вида голяна, плотва). Исходно типичные эврифаги и планктофаги среди них отсутствуют. Однако анализ содержимого желудочно-кишечных трактов хищных рыб горных озер бассейна р. Печоры показал крайне редкие среди них проявления каннибализма и переход на эврифагию, преимущественно бентофагию (арктический голец и щука).

В случае со щукой это можно связать с ее низкой численностью в изученных озерах и выеданием молоди на ранних стадиях жизненного цикла. Численность арктического гольца в озерах, где он единственный вид обитающих здесь рыб, существенно варьирует. Однако даже при наличии молоди разных поколений и карликовых форм массового перехода на каннибализм не происходит. Аналогичная закономерность ранее выявлена А.З. Амстиславским (1976).

В наших сборах в одном из водоемов бассейна р. Вангыр, где обитает карликовая форма арктического гольца, оказался экземпляр, многократно превосходящий остальных рыб по размерам, с полупереваренными фрагментами более мелкой особи арктического гольца. Подобные факты, выявленные нами и в других населенных арктическим гольцом горных озерах европейской части Урала (неопубликованные данные) могут свидетельствовать, что при переходе на каннибализм такие особи получают преимущество в темпе роста и жизнеспособности.

Судя по присутствию в составе пищевого комка у взрослых особей щуки из некоторых озер бассейнов рек Вангыр и Малая Уса только бокоплавов, в этих локальных группировках хищников по меньшей мере в определенные периоды жизненного цикла происходит переход на питание планктоном. А.И. Островским (1990) установлено, что пресноводный гаммарус *Gammarus lacustris* широко представлен в планктоне оз. Сев-Лич, особенно в периоды дефицита кислорода у дна, когда даже предпочитающая обитание в бентосе молодь бокоплавов переходит к обитанию в толще воды.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия подверглись основательной ревизии традиционные представления о повышении устойчивости сообщества при усложнении его структуры (обзор: Vregon et al., 2006). С этих позиций наиболее устойчивыми оказываются не сообщества тропических областей, как это принято считать, а умеренных и высоких широт, поскольку с продвижением на север заметно сокращается число видов, входящих в те или иные сообщества (правило Уоллеса), а также число трофических уровней и экологических ниш, вследствие чего происходит существенное упрощение структуры сообществ, в том числе и водных (Чернов, 2008).

При исследовании рыбного населения горных ледниковых озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала выявлены особенности его структуры, выражающиеся прежде всего в сокращении видового богатства местной ихтиофауны и преобладании одновидового рыбного населения. Число видов рыб, населяющих эти водоемы,

коррелирует с высотой их расположения над уровнем моря, площадью и величиной окислительно-восстановительного потенциала воды. В водоемах, населенных единственным видом рыб, наблюдаются сдвиги трофической структуры рыбной части водного сообщества при сохранении ее основных элементов и сведении к минимуму хищничества со стороны рыб—ихтиофагов. Можно предположить, что эта ниша восполняется преимущественно за счет хищных млекопитающих и птиц.

Последующие исследования позволят уточнить, представляет ли собой формирование одновидового рыбного населения заключительный этап регрессивных сукцессий экосистем ледниковых озер Урала, или это происходит в результате послеледникового распределения рыб в зонах оптимума их условий обитания. Не исключено, что при изменении климатических и орографических условий такие озера способны обрести роль своеобразных рефугиумов, из которых станет возможным расселение видов с последующим усложнением видового состава связанных с ними озерно-речных систем.

В дальнейшем особый интерес вызывает изучение истории формирования ихтиофауны водоемов региона в голоцене и стратегий выживания рыб в условиях чрезвычайно короткого вегетационного периода, низких температур и ограниченных пищевых и пространственных ресурсов. Весьма перспективным представляется изучение морфологической и генетической изменчивости арктического гольца, пеляди и сибирского хариуса относительно изолированных горных озер Приполярного и Полярного Урала в зоне контакта сибирской и европейской фаун.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен руководству ООО “Газпром трангаз Ухта” за транспортное обеспечение исследовательских работ. Автор благодарит сотрудника Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН А.Б. Новаковского за ценные советы при проведении статистической обработки материалов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы 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).



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амтиславский А.З. 1976. О двух формах гольца рода *Salvelinus* из озера Большое Щучье (Полярный Урал) // Экология. № 2. С. 86.
- Андреичева Л.Н. и др. 2015. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС.
- Астахов В.И. 2008. Начала четвертичной геологии: Учебное пособие. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та.
- Бассейн реки Малый Паток: дикая природа. 2007. Сыктывкар: Изд-во "Парус".
- Бознак Э.И., Пономарев В.И. 2023. Популяционная структура сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) в озерно-речной системе Приполярного Урала // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 5. С. 582. <https://doi.org/10.31857/S004287522305003X>
- Долгушин Л.Д., Кеммерих А.О. 1959. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. № 5. С. 76.
- Жаков Л.А. 1984. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. 1982. М.: Наука.
- Кеммерих А.О. 1961. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР.
- Кудерский Л.А. 2017. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Т. 5. Сб. науч. тр. ФГБНУ ГосНИОРХ. Вып. 344. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Лоскутова О.А., Пономарев В.И. 2019. Фауна водоемов бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал). II. Беспозвоночные // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 85. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040272>
- Мельниченко И.П. 2008. Рыбные ресурсы полярной части Урала и западного Ямала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука.
- Москалев А.А., Новаковский А.Б. 2014. Статистические методы в экологии с использованием R, Statistica, Excel и SPSS. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та.
- Назаров Н.Н., Чернов А.В., Копытов С.В. 2015. Перестройки речной сети северного Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене // Географический вестник. Физическая география, ландшафтоведение и геоморфология. № 3(34). С. 26.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк.
- Никольский Г.В. и др. 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП.
- Новоселов А.П. 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 261. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030116>
- Островский А.И. 1990. Экология *Gammarus lacustris* Sars в озере Сев-Лич // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск: Навука і ежніка. С. 37.
- Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми науч. центра УрО 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. 2019. 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. 2022. Высотное распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Биология внутр. вод. № 2. С. 158. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020097>
- Постоленко Г.А. 1998. Генезис и время существования плейстоценовых озер в западных предгорьях Приполярного Урала // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. СПб.: Наука. С. 54.
- Пучков В.Н. 2010. Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогении). Уфа: ДизайнПолиграфСервис.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изданий КМК.
- Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Alm G. 1961. Die Ergebnisse der Fischsaussatze in den Kalarne-Seen // Inst. Freshwater Res. Drottingholm Rep. № 42. P. 5.
- Astakhov V.I. 2017. A New model of pleistocene glaciation in the Northern Urals // Doklady Earth Sciences. V. 476. P. 1200.
- Begon M., Townsend C., Harper J. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publ.
- Degteva S.V. et al. 2015. Striking the balance: Challenges and perspectives for the protected areas network in northeastern European Russia // Ambio. V. 44. P. 473.
- Mangerud J. 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.
- Ponomarev V.I., Loskutova O.A. 2020. Effect of elevation gradient on the structure of aquatic communities in the Vangyr River Basin, the Subpolar Urals // Rus. J. Ecol. V. 51. № 1. P. 72. <https://doi.org/10.1134/S1067413620010099>
- Ponomarev V.I., Loskutova O.A., Kononova O.N. 2022. Structure of aquatic communities in mountain lakes of the Torgovaya river basin (Subpolar Ural) // Rus. J. Ecol. V. 53. № 5. P. 404. <https://doi.org/10.1134/S1067413622050101>

## Features of the Structure and Nutrition of the Fish Population in Mountain Glacial Lakes on the Western Slopes of the Urals

V. I. Ponomarev<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of  
Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

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

The paper analyzes the modern structure and food relations of the fish population of the small glacial lakes of the Urals. The features that are expressed primarily in the reduction of the species richness of the local ichthyofauna and the predominance of a single-species fish population are revealed. The number of fish species inhabiting these reservoirs correlates with the height of their location above sea level, the area and the value of the redox potential of water. It is shown that the fish population of many small Ural lakes of the Pechora River basin is formed by a single species. It is established that the single-species fish part of the aquatic communities of mountain lakes can be represented by Arctic char, Siberian and European grayling, pike, lake and common minnow, roach and perch. The maximum number of such lakes was found in the highest mountainous region of the Circumpolar Urals. The relative abundance of fish and shifts in the trophic structure of the fish part of aquatic communities are considered. Fish-ichthyophages mainly switch to eating invertebrates, while cases of cannibalism are rare. The data obtained are analyzed from the standpoint of modern ideas about the glacial history of the Urals.

*Keywords:* Urals, mountain lakes, fish population, structure, food relations, glacial history