

## Сравнительная характеристика разнообразия фауны водораздельных озёр центральной части Большеземельской тундры

© 2026. В. И. Пономарёв<sup>1</sup>, к. б. н., зав. отделом,  
О. А. Лоскутова<sup>1</sup>, к. б. н., с. н. с., О. Н. Кононова<sup>1</sup>, к. б. н., н. с.,  
Т. А. Кондратьева<sup>2</sup>, к. б. н., гидробиолог,

<sup>1</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения  
Российской академии наук,  
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

<sup>2</sup>Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды  
Республики Татарстан,  
420021, Россия, г. Казань, ул. Заводская, д. 3,  
e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru

Выполнены исследования фауны ледниковых озёр центральной части Большеземельской тундры из бассейнов рек Море-Ю и Адзва. В фауне водных беспозвоночных в бассейне р. Море-Ю установлен 61 таксон планктонных организмов и 28 групп зообентоса, на водосборе р. Адзва – 51 таксон и 20 групп соответственно. Рыбное население насчитывает 15 видов, из них 10 – в бассейне р. Море-Ю, и все 15 видов – на водосборе р. Адзва. Состав фаун зоопланктона и донных беспозвоночных на водоразделе рек Адзва и Море-Ю имеет сходные черты. В бассейне р. Море-Ю отсутствуют бореальные равнинные виды рыб: язь, плотва и окунь. Выдвинуто предположение, что выявленное отсутствие в бассейне р. Море-Ю бореальных равнинных видов язя, плотвы и окуня обусловлено не столько климатическими условиями, сколько историей оледенений и наличием водораздельных барьеров между бассейнами р. Море-Ю и тундровых притоков р. Уса.

**Ключевые слова:** водная фауна, зоопланктон, зообентос, рыбное население, озёра, Большеземельская тундра, история оледенений.

## Comparative study of the Bolshezemelskaya tundra central part watershed lakes fauna diversity

© 2026. V. I. Ponomarev<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-0863-736X, O. A. Loskutova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-9059-2745,  
O. N. Kononova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-7320-4034, T. A. Kondratjeva<sup>2</sup> ORCID: 0000-0002-8800-9098

<sup>1</sup>Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch  
of the Russian Academy of Sciences,  
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

<sup>2</sup>Department of Hydrometeorology and Environmental Monitoring  
of the Republic of Tatarstan,  
3, Zavodskaya St., Kazan, Russia, 420021,  
e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru

Studies of the fauna of the watershed glacial lakes in the central part of the Bolshezemelskaya tundra have been carried out. A comparative analysis of the zooplankton, zoobenthos and fish diversity and structure from the More-Yu and the Adzva river basins is given. The More-Yu River flows directly into the Barents Sea, and the Adzva River is the Pechora River tributary of the second order. 78 taxa of planktonic organisms were identified, including 61 species, one subspecies, and 16 taxa designated to the rank above the species. The zoobenthos in the lakes of the More-Yu River basin includes 28 groups of invertebrates, and 20 groups in the watershed of the Adzva River. The composition of the fauna of zooplankton and benthic invertebrates has significant similarities in the watershed of the Adzva and More-Yu rivers, which is due to the common physical and geographical conditions. Compared to fish, invertebrates have certain strategic opportunities to overcome intracontinental geographical barriers. Fish are unable to spread across watersheds from one aquatic system to another, having fundamentally different mechanisms of fauna formation than invertebrates. The fish population of the studied watershed lakes includes 15 species, 10 of which are in the More-Yu River basin, and all 15

species are in the Adzva River catchment area. There are no boreal lowland fish species in the More-Yu River basin, in particular *Leuciscus idus*, *Rutilus rutilus*, and *Perca fluviatilis*. It is suggested that the revealed absence of the above is not so much due to climatic conditions as to the history of glaciations and the presence of watershed barriers between the More-Yu River basin and the tundra tributaries of the Usa River.

**Keywords:** aquatic fauna, zooplankton, zoobenthos, fish population, lakes, Bolshezemelskaya tundra, the history of glaciations.

Несмотря на довольно продолжительную историю исследований водных биологических ресурсов Большеземельской тундры, начатых ещё в середине XVIII века, в литературе крайне мало ретроспективных сведений по этому вопросу [1–8]. В настоящее время детально изучена фауна отдельных озёрно-речных систем восточной (Вашуткины, Падимейские и Харбейские озёра), западной (оз. Веякоты и ряда других водоёмов бассейна р. Колвы) и северной (Наульто и Бол. Торавей) частей Большеземельской тундры [9–14].

Центральная область Большеземельской тундры, включающая густую гидрографическую сеть бассейнов правых притоков р. Усы и водотоков, напрямую впадающих в Баренцево море, изучена слабо. При этом такие сведения весьма актуальны, прежде всего, в связи с продолжающимся широкомасштабным вовлечением рассматриваемой территории в промышленное освоение месторождений углеводородного сырья.

Хорошо известна зависимость пространственной структуры сообществ водных беспозвоночных и позвоночных организмов от наличия географических препятствий расселению [15]. Всё это позволяет рассматривать северную и центральную часть Большеземельской тундры и, в частности, водораздельные озёра бассейнов рек Море-Ю и Адзва (правый приток р. Усы) как удобную модель для изучения закономерностей формирования фауны исторически молодых водоёмов на фоне регулярных ледниковых явлений [16, 17] и в условиях наличия географических барьеров.

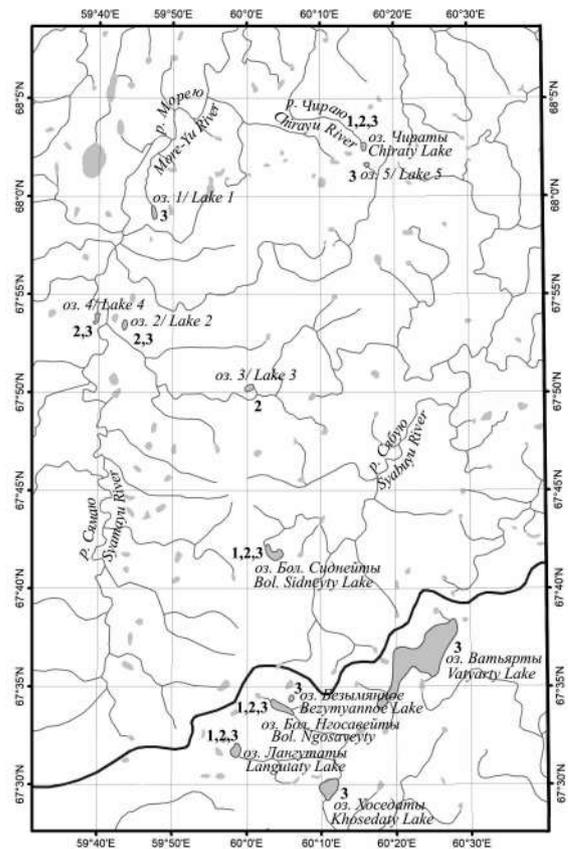
Цель настоящей работы – провести сравнительное изучение разнообразия современной фауны планктонных и бентосных беспозвоночных и рыб ледниковых озёр бассейнов рек Море-Ю и Адзвы в районе их водораздела в связи с ледниковой историей региона.

**Материал и методы исследований**

Полевые сборы выполнили в 1998, 2001, 2004, 2017, 2019, 2021–2023 гг. в бассейнах рек Море-Ю, напрямую впадающей в Хайпудырскую губу Баренцева моря, и Хоседаю – правого притока р. Адзвы, водосбор

р. Печоры (рис. 1). Общая характеристика изученных озёр дана в таблице. Измерения глубины озёр осуществляли эхолотом «Wide 3D View» (Techsonic industries INC., США). Определение географических координат мест отбора проб вели при помощи приёмника GPS-12 («Garmin», США). Электропроводность и pH измеряли с использованием портативного полевого многоканального измерителя Cond 330i/SET (WTW, Германия).

Отбор проб зоопланктона осуществляли посредством фильтрации 50 л воды через сеть



**Рис. 1.** Локализация исследованных озёр. *Примечание:* линия на рисунке обозначает прохождение водораздела бассейнов рек Море-Ю и Адзвы. Цифрами отмечены места отбора проб зоопланктона (1), зообентоса (2); икhtiологических исследований (3)

**Fig. 1.** Location of the studied lakes. *Note:* the line indicates the passage of the watershed of the More-Yu and Adzva river basins. The numbers indicate the sampling sites of zooplankton (1), zoobenthos (2), ichthyological studies (3)

Таблица / Table

Общая характеристика изученных озёр / General characteristics of the studied lakes

№	Название или нумерация Name or conventional numbering	Условные обозначения Symbols	Географические координаты Geographical coordinates	Период работ Work period	Высота над уровнем моря, м Height above sea level, m	Площадь, га Area, ha	Максимальная глубина, м Maximum depth, m	Субстрат Substrate	pH	Электропроводность, мS/cm Electrical conductivity, mS/cm
Бассейн р. Адзья / Adzva River Basin										
1	Хоседаты Khosedaty	H	N 67°29'59" E 60° 11'35"	07.2000	104	259	22	Песок, ил Sand, silt	8,60	0,030
2	Лангутаты Langutaty	L	N 67°31'57" E 59°58'53"	09.2019	114	271	3	Песок, валуны, ил Sand, boulders, silt	7,21	0,008
3	Бол. Нгосавейты Bol. Ngosaveuty	BN	N 67°34'03" E 60°05'25"	09.2021	110	140	11	Ил, галька Silt, pebbles	6,93	0,022
4	Безьянное Везуанное	Bez	N 67°34'29" E 60°06'13"	09.2021	115	30	5,5	Ил / silt	6,45	0,021
5	Ватьярты Vatyarty	Vat	N 67°36'60" E 60°24'16"	08.2001	119	2360	15	Песок, валуны, ил Sand, boulders, silt	–	–
Бассейн р. Море-Ю / More-Yu River Basin										
1	Бол. Сиднейты Bol. Sydneyty	BS	N 67°42'03" E 60°03'49"	09.2022	92,4	213	16	Ил / Silt	6,78	0,020
2	Озеро 1 / Lake 1	1	N 67°58'52" E 59°45'37"	07.2004	13,5	46	8,5	Песок, ил Sand, silt	7,51	0,026
3	Озеро 2 / Lake 2	2	N 67°53'12" E 59°44'01"	07.2001	22,9	26	3,5	Ил, галька Silt, pebbles	6,36	0,018
4	Озеро 3 / Lake 3	3	N 67°50'48" E 60°02'49"	08.1998	30	2	–	Ил, песок Silt, sand	7,20	0,015
5	Озеро 4 / Lake 4	4	E 67°53'49" N 59°40'21"	07.2001	19	36	14	Песок, валуны, ил Sand, boulders, silt	6,71	0,030
6	Чираты Chiraty	Ch	E 68°02'11" N 60°15'41"	07.2023	147	41	26	Песок, валуны, ил Sand, boulders, silt	7,46	0,010
7	Озеро 5 / Lake 5	5	E 68°01'31" N 60°16'54"	07.2023	112	12	2,5	Ил / Silt	6,94	0,015

Примечание: прочерк – нет данных.  
Note: a dash means no data.

Апштейна (газ № 80) в прибрежье и в открытой части озёр (в поверхностном горизонте воды глубиной до 2 м). Пробы фиксировали 4 % раствором формальдегида. Камеральную обработку проб осуществляли в лабораторных условиях [18]. Индивидуальный вес организмов рассчитывали по формулам [19]. Всего в водоёмах бассейна р. Адзвы отобрано 15 проб, р. Море-Ю – 16. Наборы данных о составе планктонной фауны, лежащие в основе анализа, представленного в работе, хранятся в системе GBIF.

Сборы макрозообентоса производили на мягких грунтах облегчённым дночерпателем Петерсена (1/40 м<sup>2</sup>), на плотных грунтах – гидробиологическим скребком (длина лезвия 30 см, размер ячеек капронового сита – 0,16 мм). После промывки пробы фиксировали 4 % водным раствором формальдегида и обрабатывали стандартными методами [18]. Всего отобрано и обработано 49 проб зообентоса из 11 озёр (24 пробы из бассейна р. Адзвы и 25 – из бассейна р. Море-Ю).

Сбор ихтиологических материалов из 12 изученных озёр (табл., рис. 1), выполнили в соответствии с общепринятыми методами исследований [20]. Рыб отлавливали с использованием стандартного набора финских ставных жаберных лесковых сетей с ячейей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, длиной 30 м и высотой 1,8 м.

Сходство зообентоса озёр определяли с помощью коэффициента Съеренсена [21]. Для характеристики структурных показателей развития макрозообентоса рассчитывали численность, биомассу, частоту встречаемости таксона в группе озёр.

Статистическую обработку и визуализацию данных проводили с использованием программных пакетов Microsoft Excel 2007, PAST 4.15 [22], программной среды R [23]. Для выполнения многомерного анализа данных методом главных координат (РСоА) в качестве экологической дистанции между объектами использовали расстояние Жаккара. Проверку статистической значимости достоверности различий планктонной и бентосной фаун между исследованными озёрами проводили при помощи перестановочного многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA. Для анализа исходные данные по зообентосу преобразовали корнем 4-й степени. Метод PERMANOVA для зообентоса использовали на основе индекса Брея-Кёртиса с 9999 перестановками [22], для визуализации полученных данных использован метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS).

## Результаты и обсуждение

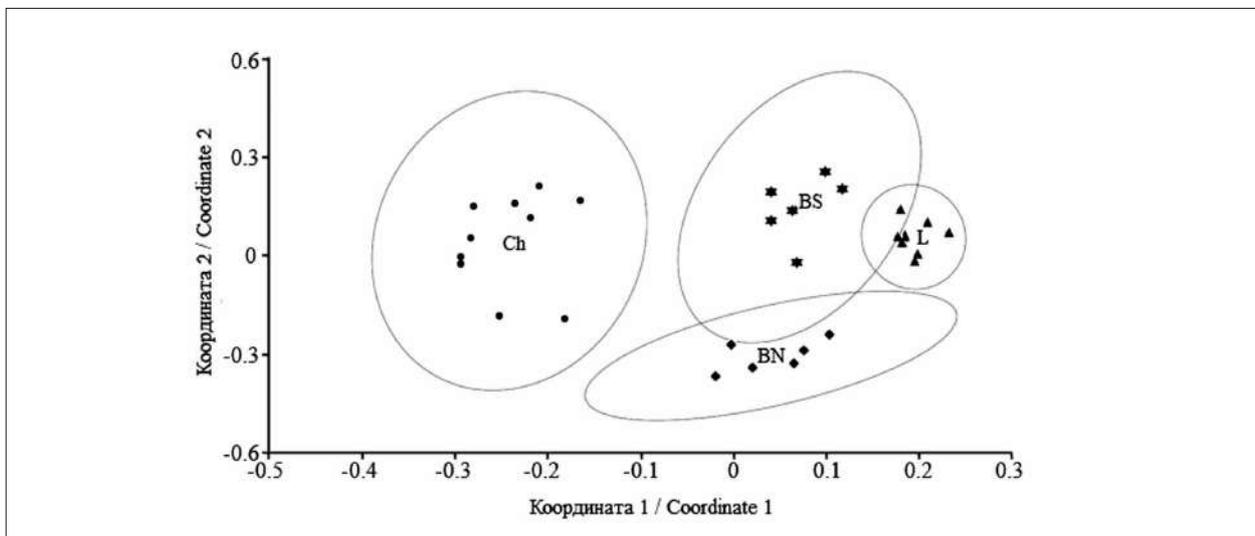
Общность физико-географических условий (суровый климат, наличие вечномерзлых толщ, избыточное увлажнение) способствует формированию весьма однородного гидрологического режима и химического состава озёрных вод [10]. Характерными особенностями озёр являются: высокое насыщение воды кислородом, близкая к нейтральной реакция среды, низкая минерализация, незначительное содержание азота, фосфора и органических веществ.

В этих условиях в составе зоопланктона всех исследованных водоёмов установлено 78 таксонов, включая 61 вид, один подвид и 16 таксонов, определённых до ранга выше вида. В планктонной фауне озёр бассейна р. Адзвы найден 51 таксон, в бассейне р. Море-Ю – 61. Коловратки составляли 51 % и 44 % соответственно. Бóльшим разнообразием среди них в озёрах Лангутаты и Бол. Нгосавейты отличались сем. Synchaetidae и Euchlanidae; в озёрах Бол. Сиднейты и Чираты – сем. Synchaetidae, Notommatidae и Lecanidae.

Максимальное видовое обилие планктонных животных отмечено в оз. Бол. Сиднейты (51), наименьшее – в оз. Чираты (31). Зоопланктон озёр, расположенных в бассейне р. Море-Ю, исследован впервые. Планктонные сообщества в них отличались относительно невысоким для водоёмов Большеземельской тундры видовым разнообразием [10, 24]. Среди найденных видов, коловратка *Lindia* (s. str.) *torulosa* Dujardin (оз. Чираты), впервые обнаружена на данной территории. В составе таксонов, найденных в зоопланктоне озёр, расположенных в бассейне р. Адзвы, были обнаружены новые виды и подвиды, отсутствующие в опубликованных списках [10, 24, 25] – это *Trichocerca* (*D.*) *tigris*, *Lecane intrasinuata* и *Trichotria pocillum* var. *bergi*. Причём последние два ранее были указаны как потенциально возможные обитатели водоёмов бассейна.

Анализ видовой структуры методом главных координат показал, что вне зависимости от принадлежности к тому или иному бассейну, таксономический состав зоопланктона в каждом из исследованных озёр отличался своеобразием ( $F = 8,79, p < 0,0001$ ). Наибольшее различие от остальных водоёмов установлено для планктонной фауны в оз. Чираты (рис. 2).

В исследованных озёрах Большеземельской тундры выявили 28 таксономических



**Рис. 2.** Распределение таксономического состава зоопланктона исследованных озёр в пространстве двух первых координат. *Примечание: обозначения см. в таблице*  
**Fig. 2.** Distribution of the zooplankton taxonomic composition in the studied lakes in the space of the first two coordinates. *Note: see the table for designations*

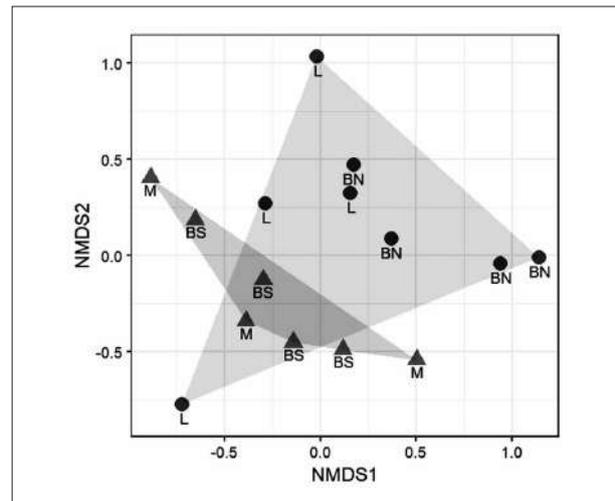
групп зообентоса. В озёрах бассейна р. Море-Ю зообентос включал все 28 групп беспозвоночных, в водоёмах бассейна р. Адзвы – 20 (не обнаружены *Turbellaria*, *Amphipoda*, *Anostraca*, *Araneina*, *Ephemeroptera*, *Megaloptera*, *Pediciidae*, *Dixidae*). По частоте встречаемости в бассейне р. Адзвы доминировали нематоды, олигохеты, веслоногие и ветвистоусые рачки, моллюски и хирономиды. Эти же группы беспозвоночных отличались высокой частотой встречаемости и в озёрах бассейна р. Море-Ю.

Установлено значительное сходство ведущей группы зообентоса – хирономид, между фаунами двух сравниваемых бассейнов, коэффициент сходства по Сьёренсену составил 0,7. Общий список хирономид включал 34 таксона, из них в озёрах бассейна р. Адзвы отмечено 18 таксонов, в водоёмах на водосборе р. Море-Ю – 20. Наибольшее число видов содержало подсемейство *Orthocladinae*. Из этого таксона в бассейне р. Адзвы наибольшим количеством видов (по три) представлены роды *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Eukiefferiella*. В бассейне р. Море-Ю род *Psectrocladius* включал четыре вида, а роды *Cricotopus* и *Eukiefferiella* – по два вида.

Наибольшей встречаемостью в озёрах обоих бассейнов отличались *Constempellina brevicosta* и *Tanytarsus excavatus* (71–88 %), при этом имелись и различия в фауне хирономид. В озёрах бассейна р. Адзвы часто встречался *Orthocladus (Pogonocladus) consobrinus*, а на водосборе р. Море-Ю во всех пробах обнаружен *Cryptochironomus (Cr.) defectus*. Более чем в половине проб присутствовали *Procladius*

(*Holot.*) *ferrugineus* и *Eukiefferiella coeruleascens*. Величина индексов Шеннона для хирономид оказалась сравнительно высокой. В бассейне р. Адзвы этот показатель варьировал от 2,05 до 2,44, в бассейне р. Море-Ю – 2,28–2,64.

Тест сходства PERMANOVA показал значимые различия видового состава зообентоса исследованных озёр бассейнов двух рек ( $Df = 1$ ,  $F = 2,2969$ ,  $P\text{-value} = 0,026$ ). Визуализация полученных данных с использованием



**Рис. 3.** Диаграмма ординации NMDS с использованием индекса сходства Брея-Кёртиса, показывающая несходство сообществ зообентоса озёр бассейнов рек Адзвы и Море-Ю. *Примечание: обозначения см. в таблице*  
**Fig. 3.** NMDS ordination diagram using the Bray-Curtis similarity index showing the dissimilarity of zoobenthic communities in the lakes of the Adzva and More-Yu River Basins. *Note: see the table for designations*

метода неметрического многомерного шкалирования (NMDS) представлена на рисунке 3.

Зообентос исследованных озёр довольно разнообразен и характеризуется как значительным сходством, так и некоторыми различиями. Ранее в Вашуткиных озёрах не были обнаружены Phylloporoda, из насекомых – Odonata и Megaloptera [10]. В данной работе эти группы также не отмечены в бассейне р. Адзвы, однако редко и в небольшом количестве Megaloptera встречались в составе зообентоса озёр бассейна р. Море-Ю. Стрекозы не обнаружены во всех исследованных озёрах. Листоногие раки в наших сборах отмечены лишь в водоёмах бассейна р. Море-Ю. В озёрах бассейна р. Адзвы, в отличие от расположенных на водосборе р. Море-Ю, наиболее массовое развитие получили ветвистоусые раки (*Cladocera*). Эта особенность отмечалась для озёр бассейна р. Адзвы и ранее [10]. Хируномиды, одна из доминирующих групп в составе зообентоса, весьма разнообразны, а общность их видового состава между двумя группами озёр составила 70 %.

Состав рыбного населения изученных озёр бассейнов рек Море-Ю и Адзвы включает

15 видов из 7 семейств: язь *Leuciscus idus*, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus*, плотва *Rutilus rutilus*, щука *Esox lucius*, обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, чир *C. nasus*, пелядь *C. peled*, сибирская ряпушка *C. sardinella*, нельма *Stenodus leucichthys*, европейский хариус *Thymallus thymallus*, налим *Lota lota*, колюшка девятииглая *Pungitius pungitius*, подкаменщик *Cottus gobio*, ёрш *Gimnocephalus cernuus* и речной окунь *Perca fluviatilis*. Все они одновременно встречались только в Вашуткиных озёрах, служащих истоком р. Адзвы [9]. В водоёмах бассейна её правого притока – р. Хоседаю – отметили 13 видов рыб (не встречены нельма и обыкновенный голяк). Особое внимание обращает отсутствие в озёрах на водосборе р. Море-Ю язя, плотвы, голяка, налима и окуня, зарегистрированных в бассейне р. Адзвы. При этом только в 2023 г. в озёрах 5 и Чираты обнаружен подкаменщик, которого ранее в бассейне р. Море-Ю не находили [26].

В рыбной части водных сообществ четырёх из шести изученных водосборных водоёмов бассейна р. Море-Ю доминировала пелядь, тогда как в оз. Бол. Сиднейты пелядь лишь

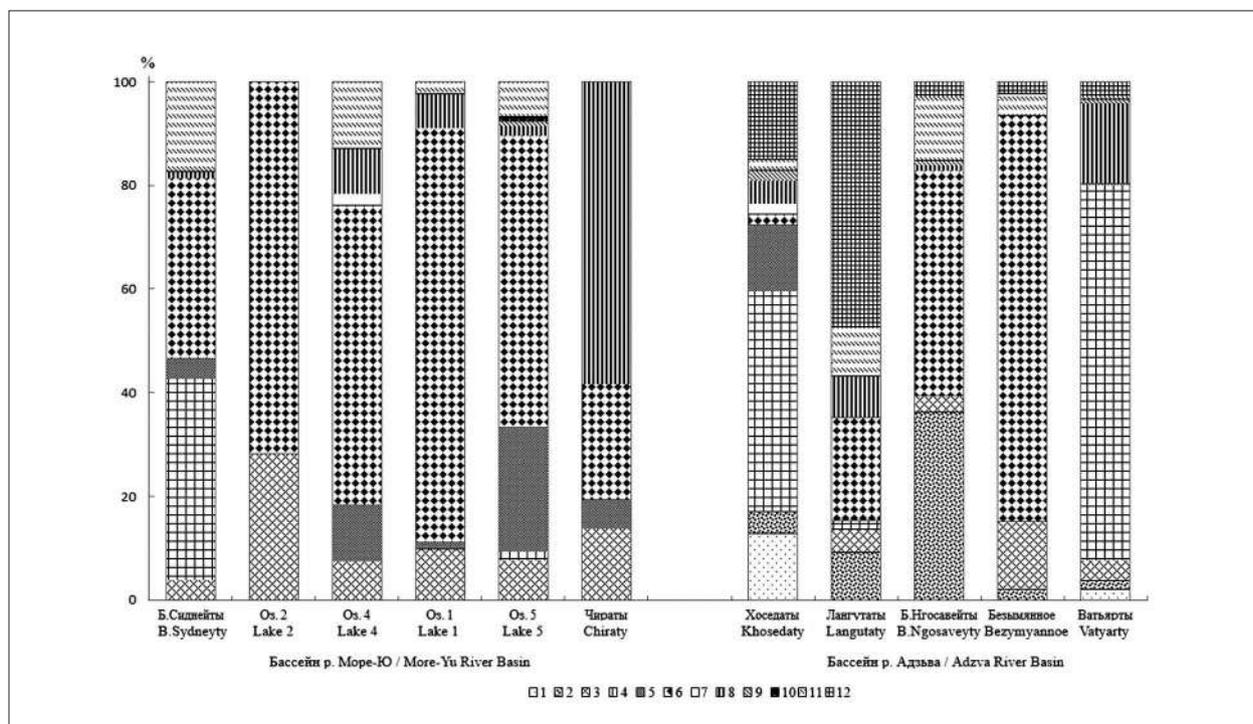
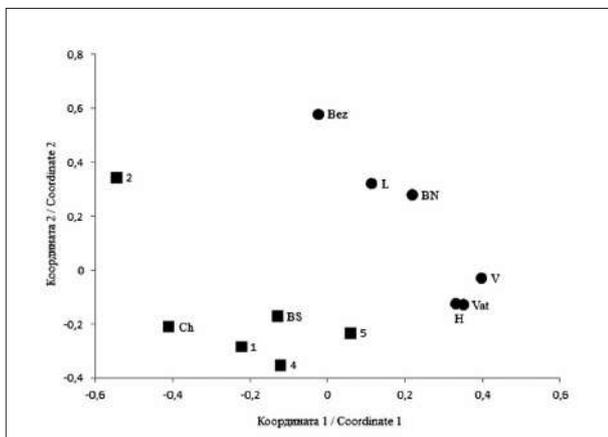


Рис. 4. Доля различных видов рыб в озёрах бассейнов рек Море-Ю и Адзвы.  
Примечание: 1 – язь, 2 – плотва, 3 – обыкновенная щука, 4 – обыкновенный сиг, 5 – чир, 6 – пелядь, 7 – сибирская ряпушка, 8 – европейский хариус, 10 – подкаменщик, 11 – обыкновенный ёрш, 12 – речной окунь

Fig. 4. The proportion of different fish species in the lakes of the More-Yu and the Adzva River Basins.  
Note: 1 – *Leuciscus idus*, 2 – *Rutilus rutilus*, 3 – *Esox lucius*, 4 – *Coregonus lavaretus*, 5 – *C. nasus*, 6 – *C. peled*, 7 – *C. sardinella*, 8 – *Thymallus thymallus*, 10 – *Cottus gobio*, 11 – *Gimnocephalus cernuus*, 12 – *Perca fluviatilis*



**Рис. 5.** Отображение сходства видового состава рыбного населения исследованных озёр по индексу Жаккара в плоскости главных координат.

*Примечание: обозначения см. в таблице.*

*Круглый маркер – бас. р. Адзвы, квадратный – бас. р. Море-Ю*

**Fig. 5.** The similarity of the fish species composition in the studied lakes by the Jaccard index in the plane of the principal coordinates.

*Note: see the table for designations.*

*Round marker – the Adzva River Basin, square – the More-Yu River Basin*

немногим уступила доле сига, а в оз. Чираты преобладал хариус (рис. 4). Это хорошо согласуется с современными представлениями о структуре пресноводной ихтиофауны Арктики, общий облик которой определяют лососёвые, сиговые и хариусовые [27].

Степень сходства и различий видового состава фауны рыб исследованных озёр по индексу Жаккара показана на рисунке 5. На нём отчетливо проявляются различия между озёрами бассейнов рек Море-Ю и Адзвы. При этом отмечается чёткая дифференциация водоёмов в пределах каждого из этих двух бассейнов. На водосборе первого водотока выделяется единственное обследованное термокарстовое озеро 2, населённое двумя видами рыб (пелядь и щука), тогда как остальные водоёмы проявляют весьма существенное сходство. В бассейне Адзвы резко отличаются две группы озёр: первая – Вашуткины, Ватъярты и Хоседаты (эти озёра примыкают непосредственно к рекам Адзве и Хоседаю) и вторая – Лангутаты, Бол. Нгосавейты и Безымянное озеро (эти водоёмы связаны с реками протяжёнными протоками).

Рыбное население озёр бассейна р. Море-Ю включает 10 видов, тогда как на водосборе р. Адзвы – 15. Отмечены значительное видовое сходство ядра рыбной части водного сообщества и преобладание сиговых рыб.

Особое внимание обращает отсутствие в бассейне р. Море-Ю представителей бореального равнинного ихтиофаунистического комплекса – язя, плотвы и окуня [28], населяющих соседние Вашуткины озёра [9] и водоёмы бассейна верховьев р. Колвы (наши неопубликованные данные). Ещё один бореальный равнинный вид – щука – весьма многочислен в водоёмах обоих бассейнов. В отличие от трёх отмеченных более теплолюбивых видов, щука нерестится сразу после распаления льда и при низкой температуре воды. Отсутствие в бассейнах ряда арктических рек плотвы и окуня ранее отметил Ю.И. Чернов [29], объяснявший этот феномен экстремальными условиями обитания в данном регионе.

Известно, что около 90–80 тыс. лет назад движение покровного ледника с шельфов Баренцева и Карского морей привело к блокированию стока северных рек [16]. Впоследствии покровные ледники не распространялись в регионе южнее 67 °с. ш. [30]. В бассейне р. Печоры оледенения занимали лишь наиболее северные участки бассейнов их притоков нижнего течения, в частности, р. Усы. Соответственно, участки водных систем южнее 67 °с. ш. могли служить рефугиумами, из которых фауна водных беспозвоночных и рыб получала возможность в периоды межледниковий распространяться на север, вплоть до водораздела печорского бассейна.

Таким образом, позднеплейстоценовые покровные оледенения целиком и неоднократно занимали территорию бассейна р. Море-Ю и лишь частично соседние водные системы рек Адзвы и Колвы, разделённые между собой водораздельными барьерами.

Водоразделы крупных речных систем представляют собой естественные преграды для расселения рыб и водных беспозвоночных, в том числе и за счёт экстремальных условий обитания, складывающихся в условиях высокогорья и высоких широт [28, 31, 32]. При этом для горных и тундровых водоёмов характерна специфическая фауна, не свойственная сопредельным территориям, своеобразие которой увеличивается с высотой над уровнем моря и географической широтой.

Можно предположить, что пути формирования фауны беспозвоночных и рыб сопредельных бассейнов, с северо-запада – р. Море-Ю, напрямую впадающей в Хайпудырскую губу Баренцева моря, с юго-востока – рек бассейна р. Усы существенно различаются. При этом выявленные различия структуры рыбного населения в большей сте-

пени обусловлены наличием водоразделов, в меньшей – особенностями климата. Удалённость линии водораздела между усинским и баренцевоморским водосборными бассейнами от морского побережья варьирует от 20–25 до 160–170 км. Столь же существенно варьирует северная граница распространения язя, плотвы и окуня, вне зависимости от различий климатических условий озёр, с одной стороны, расположенных в бассейнах рек, напрямую впадающих в северные моря, с другой стороны – относящихся к водосбору р. Печоры.

Известно, что в отличие от рыб, пресноводные беспозвоночные расселяются, используя разнообразные механизмы, которые делятся на активные и пассивные [33]. Активное расселение (полёт взрослых амфибиотических насекомых через промежуточные ландшафты) встречается относительно редко. Пассивное распространение может происходить при транспортировке беспозвоночных животными-переносчиками (рыбами, птицами), потоком воды или ветром.

По сравнению с рыбами беспозвоночные имеют определённые стратегические возможности для преодоления внутриконтинентальных географических барьеров. Рыбы не способны распространяться через водоразделы из одной водной системы в другую, имея принципиально иные, нежели беспозвоночные, механизмы формирования фаун. На основании полученных результатов сравнительного изучения разнообразия фауны водораздельных озёр Большеземельской тундры можно предположить, что послеледниковое происхождение пресноводной ихтиофауны бассейна р. Море-Ю не связано с её проникновением с юга, на что указывает отсутствие здесь язя, плотвы и окуня. Напротив, с большой долей вероятности заселение этого водосбора шло с северо-запада и, когда речь идёт о сиговых, с северо-востока. Дальнейшие популяционно-генетические исследования помогут приблизиться к пониманию этого вопроса.

### Заключение

Таким образом, впервые получены данные о составе и структуре фаун беспозвоночных и рыб ряда озёр бассейнов рек Море-Ю и Адзвы. Обследованные водоёмы, расположенные на территории российской Арктики, представляют научный интерес не только в связи с их географическим расположением, особенностями формирования и становления на водоразделе крупных речных систем,

являющихся естественными преградами для расселения водной биоты, но и в историческом аспекте. Экстремальные погодные условия, характеризующиеся преимущественно низкими температурами и коротким вегетационным периодом, способствовали формированию оригинальных по составу водных фаун в условиях ограниченных популяционных ресурсов. Общность физико-географических условий, определивших формирование весьма однородного гидрологического режима и химического состава озёрных вод, а также способность к расселению и миграции многих таксонов беспозвоночных обусловили сходство состава фауны зоопланктона и донных беспозвоночных исследованных озёр, а выявленные различия объясняются межгодовыми и сезонными изменениями развития фауны беспозвоночных.

Вместе с тем можно предположить, что особенности формирования рыбной части водных сообществ этих озёр, в частности, отсутствие в бассейне р. Море-Ю бореальных равнинных видов язя, плотвы и окуня обусловлены в большей мере не климатическими условиями, а историей оледенений и наличием водораздельных барьеров между бассейнами р. Море-Ю и тундровых притоков р. Усы.

*Работа выполнена в рамках темы государственного задания «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды» (2025-2029 гг.) № 125013101229-9. Авторы благодарят А.Б. Захарова за любезно предоставленные материалы по составу рыбного населения оз. Ватъярты.*

### Литература

1. Друккер Г.Ф. Рыбный промысел Большеземельской тундры // Сборник научно-промысловых работ. Вып. 38. М.: Научно-техническое управление ВСНХ, 1927. С. 5–21.
2. Пробатов Н., Бируля А.А. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары: материалы для изучения пищевого режима промысловых рыб низовьев реки Кары и Карской губы. М.: ВНИРО, 1934. 164 с.
3. Пробатов А.Н. Данные по систематике и биологии чира (*Coregonus nasus*) и сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) реки Кары // Учен. Зап. Пермского гос. ун-та. 1936. Т. 2. № 1. С. 3–40.

4. Пробатов А.Н. К вопросу о происхождении пресноводных гольцов рода *Salvelinus* // Зоологический журнал. 1946. Т. 25. № 3. С. 277–280.
5. Световидов А.Н. Сиг рек Кары и Сибирчи (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*) // Труды ЗИН АН СССР. 1936. Т. 4. № 2. С. 389–424.
6. Шеломов В.Н. К биологии нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) реки Коротайха // Учен. Зап. Пермского гос. ун-та. 1937. Т. 3. № 1. С. 125–161.
7. Есипов В.К. О пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) из озёр Большеземельской тундры // Зоологический журнал 1938. Т. 17. № 2. С. 303–315.
8. Бурмакин Е.В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Труды Барабинского отд. ВНИОРХ. 1953. Т. 4. № 1. С. 25–80.
9. Сидоров Г.П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.
10. Флора и фауна водоёмов европейского Севера (На примере озёр Большеземельской тундры) / Отв. ред. М.В. Гецен. Л.: Наука, 1978. 192 с.
11. Беляков В.П., Скворцов В.В. Макро- и мейобентос, их продукция // Особенности структуры экосистем озёр Крайнего Севера (на примере озёр Большеземельской тундры). СПб.: Наука, 1994. С. 183–202.
12. Шубин Ю.П., Сидоров Г.П. Рыбохозяйственная характеристика некоторых озёр северной части Большеземельской тундры // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1996. С. 152–160.
13. Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Кононова О.Н., Лоскутова О.А., Хохлова Л.Г., Дубовская О.П. Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озёрах // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2014. Т. 7. № 3. С. 240–266.
14. Loskutova O.A., Baturina M.A. Macrozoobenthos communities in small tundra lakes of the European North-east of Russia // Inland Water Biol. 2022. V. 15. No. 6. P. 851–859. doi: 10.1134/S1995082922060128
15. Дзунино М., Дзуллини А. Биогеография (эволюционные аспекты). М.: Итало-Российский ин-т экологических исслед. и образования: Географический фак. МГУ, 2010. 317 с.
16. Mangerud J., Astakhov V.I., Murray A.S., Svendsen J.I. The chronology of a large ice-dammed lake and the Barents–Kara ice sheet advances, northern Russia // Global and Planetary Change. 2001. V. 31. No. 1. P. 321–336. doi: 10.1016/S0921-8181(01)00127-8
17. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K.C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka P., Möller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J.I. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the last glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. V. 23. P. 1313–1332. doi: 10.1016/j.quascirev.2003.12.009
18. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.
19. Кононова О.Н., Фефилова Е.Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 152 с.
20. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
21. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2 кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.
22. Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. No. 1. Article No. 4.
23. Ringnér M. What is principal component analysis? // Nat. Biotechnol. 2008. V. 26. No. 3. P. 303–304. doi: 10.1038/nbt0308-303
24. Кононова О.Н., Дубовская О.П., Фефилова Е.Б. Зоо- и некрозоопланктон Харбейских озёр Большеземельской тундры (по исследованиям 2009–2012 годов) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2014. Т. 7. № 3. С. 303–327.
25. Макарцева Е.С., Прилежаев И.Д. Зоопланктон и его продукция // Особенности структуры экосистем озёр Крайнего Севера (на примере озёр Большеземельской тундры). СПб.: Наука, 1994. С. 146–168.
26. Пономарёв В.И. Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря) // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2023. № 6. С. 37–46. doi: 10.19110/1994-5655-2023-6-37-46
27. Решетников Ю.С. Ихтиофауна Арктики и её специфика // Успехи современной биологии. 2024. Т. 144. № 2. С. 234–244. doi: 10.31857/S0042132424020104
28. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.
29. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. 580 с.
30. Astakhov V.I., Svendsen J.I., Matiouchkov A., Mangerud A.N., Maslenikova O., Tveranger J. Marginal formations of the last Kara and Barents ice sheets in northern European Russia // Boreas. 1999. V. 28. No. 1. P. 23–45. doi: 10.1111/j.1502-3885.1999.tb00205.x
31. Alpine waters / Ed. U. Bindi. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. V. 6. 278 p.
32. Ponomarev V.I., Loskutova O.A., Kononova O.N. Structure of aquatic communities in mountain lakes of the Torgovaya River basin (Subpolar Urals) // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. P. 404–412. doi: 10.1134/S1067413622050101
33. Bilton D., Freeland J.R., Okamura B. Dispersal in freshwater invertebrates // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2001. V. 32. P. 159–181. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114016

References

1. Drukker G.F. Fishing industry in Bolshezemelskaya tundra // Collection of scientific and commercial papers. V. 38. Moskva.: Nauchno-tehnicheskoe upravlenie VSNKh, 1927. P. 5–21 (in Russian).
2. Probatov N., Birulya A.A. Materials on scientific and commercial survey of the Kara Bay and the Kara River: materials for studying the nutritional regime of commercial fish of the lower reaches of the Kara River and the Kara Bay. Moskva: VNIRO, 1934. 164 p. (in Russian).
3. Probatov A.N. Data on taxonomy and biology of broad whitefish (*Coregonus nasus* Pall.) and humpback whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian* G.) of the Kara River // Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta. 1936. V. 2. No. 1. P. 3–40 (in Russian).
4. Probatov A.N. On the issue of the origin of freshwater char of the genus *Salvelinus* // Zoologicheskii zhurnal. 1946. V. 25. No. 3. P. 277–280 (in Russian).
5. Svetovidov A.N. The whitefish of Kara and Sibircha Rivers (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*) // Proceedings of the Zoological institute of the USSR Academy of Sciences. 1936. V. 4. No. 2. P. 389–424 (in Russian).
6. Shelomov V.N. On the biology of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) of the Korotaikha River // Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta. 1937. V. 3. No. 1. P. 125–161 (in Russian).
7. Esipov V.K. On the peled (*Coregonus peled* Gmelin) from the lakes of the Bolshezemelskaya tundra // Zoologicheskii zhurnal. 1938. V. 17. No. 2. P. 303–315 (in Russian).
8. Burmakin E.V. Biology and fisheries importance of peled // Trudy Barabinskogo otdeleniya VNIORKh. 1953. V. 4. No. 1. P. 25–80 (in Russian).
9. Sidorov G.P. Fish resources of the Bolshezemelskaya tundra. Leningrad: Nauka, 1974. 164 p. (in Russian).
10. Flora and fauna of water bodies of the European North (case-study of the lakes of the Bolshezemelskaya tundra) / Ed. M.V. Getsen. Leningrad: Nauka, 1978. 192 p. (in Russian).
11. Belyakov V.P., Skvortsov V.V. Macro- and meiobenthos, their production // Features of the ecosystem structure of the Far North lakes (case-study of the lakes of Bolshezemelskaya tundra). Sankt-Peterburg: Nauka, 1994. P.183–202 (in Russian).
12. Shubin Yu.P., Sidorov G.P. Fishery characteristics of some lakes in the northern Bolshezemelskaya tundra // Some approaches to the organization of environmental monitoring in the North. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 1996. P. 152–160 (in Russian).
13. Fefilova E.B., Baturina M.A., Kononova O.N., Loskutova O.A., Khokhlova L.G., Dubovskaya O.P. Long-term changes in aquatic communities in the Kharbeyskie Lakes // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2014. V. 7. No. 3. P. 240–266 (in Russian).
14. Loskutova O.A., Baturina M.A. Macrozoobenthos communities in small tundra lakes of the European North-east of Russia // Inland Water Biol. 2022. V. 15. No. 6. P. 851–859. doi: 10.1134/S1995082922060128
15. Dzunino M., Dzulini A. Biogeography (evolutionary aspects). Moskva: Italo-Rossiyskiy institut ekologicheskikh issledovaniy i obrazovaniya: Geograficheskii fakultet MGU, 2010. 317 p. (in Russian).
16. Mangerud J., Astakhov V.I., Murray A., Svendsen J.I. The chronology of a large ice-dammed lake and the Barents–Kara ice sheet advances, northern Russia // Global and Planetary Change. 2001. V. 31. No. 1. P. 321–336. doi: 10.1016/S0921-8181(01)00127-8
17. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K.C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka P., Möller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J.I. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the last glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. V. 23. P. 1313–1332. doi: 10.1016/j.quascirev.2003.12.009
18. Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies / Ed. F.D. Mordukhai-Boltovskoy. M.: Nauka, 1975. 240 p. (in Russian).
19. Kononova O.N., Fefilova E.B. Methodological guide for determining the size and weight characteristics of zooplankton in the European North of Russia. Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2018. 152 p. (in Russian).
20. Pravdin I.F. Guide to studying fish. Moskva: Pishcheyaya promyshlennost, 1966. 376 p. (in Russian).
21. Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions: in 2 books. Moskva: Nauka, 2005. Book 1. 281 p. (in Russian).
22. Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. No. 1. Article No. 4.
23. Ringnér M. What is principal component analysis? // Nat. Biotechnol. 2008. V. 26. No. 3. P. 303–304. doi: 10.1038/nbt0308-303
24. Kononova O.N., Dubovskaya O.P., Fefilova E.B. Zoo- and dead zooplankton of Kharbeyskie lakes of Bolshezemelskaya tundra (period from 2009 to 2012) // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2014. V. 7. No. 3. P. 303–327 (in Russian).
25. Makartseva E.S., Prilezhaev I.D. Zooplankton and its production // Features of the ecosystem structure of the Far North lakes (case-study of the lakes of Bolshezemelskaya tundra). Sankt-Peterburg: Nauka, 1994. P. 146–168 (in Russian).
26. Ponomarev V.I. The structure of the ichthyofauna in the More-Yu River basin (the Khaipudyrskaya Bay basin, the Barents Sea) // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences. 2023. No. 6. P. 37–46. doi: 10.19110/1994-5655-2023-6-37-46

27. Reshetnikov Yu.S. Peculiarities of Arctic ichthyofauna // *Uspehi sovremennoj biologii*. 2024. V. 144. No. 2. P. 234–244 (in Russian). doi: 10.31857/S0042132424020104
28. Nikolsky G.V. The structure of the species and patterns of fish variability. Moskva: Pishchevaya promyshlennost, 1980. 184 p. (in Russian).
29. Chernov Yu.I. Ecology and biogeography. Selected papers. Moskva: Tovarichestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. 580 p. (in Russian).
30. Astakhov V.I., Svendsen J.I., Matiouchkov A., Mangerud J., Maslenikova O., Tveranger J. Marginal formations of the last Kara and Barents ice sheets in northern European Russia // *Boreas*. 1999. V. 28. No. 1. P. 23–45. doi: 10.1111/j.1502-3885.1999.tb00205.x
31. Alpine waters / Ed. U. Bindi. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. V. 6. 278 p.
32. Ponomarev V.I., Loskutova O.A., Kononova O.N. Structure of aquatic communities in mountain lakes of the Torgovaya River basin (Subpolar Urals) // *Russ. J. Ecol.* 2022. V. 53. P. 404–412. doi: 10.1134/S1067413622050101
33. Bilton D., Freeland J.R., Okamura B. Dispersal in freshwater invertebrates // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2001. V. 32. P. 159–181. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114016