



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 6. № 1(22). Март, 2017

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Анохина, 20. Каб. 208.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», 2012



Содержание Т. 6. № 1. 2017.

От редакции

200 читателей 3 - 4

Аналитический обзор

Кутенков А. П. **Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов** 4 - 51

Оригинальные исследования

Барбазюк Е. В. **Многолетняя динамика численности тетерева *Lyrurus tetrix* в степной зоне Оренбуржья под влиянием пожаров (на примере Буртинской степи заповедника «Оренбургский»)** 52 - 60

Гродницкий Д. Л., Гуров А. В. **Избирательность дополнительного питания черного пихтового усача *Monochamus urussovi* Fisch. (Coleoptera: Cerambycidae)** 61 - 69

Зайцева Т. Б., Медведева Н. Г. **Влияние продуктов гидролиза иприта на развитие массовых видов цианобактерий** 70 - 80

Калинкина Н. М., Белкина Н. А., Сидорова А. И., Галибина Н. А., Никерова К. М. **Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса** 81 - 103

Методы экологических исследований

Калинкина Н. М., Коросов А. В., Сярки М. Т. **К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона** 117 - 132

Оригинальные исследования

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. **Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии** 145 - 159

Письма в редакцию

Черлин В. А. **Биографические материалы о С. С. Либерман и Н. В. Покровской - авторах статьи по термобиологии прыткой ящерицы 1943 г., и людях, сопричастных к этой работе** 133 - 145

Синописис

Коросов А. В. **Слово о ГИС в экологии** 146 - 147



200 читателей

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Мы продолжаем расширять географию авторов. В новом выпуске представлены работы исследователей из Красноярска, Новосибирска, Оренбурга, Петрозаводска и Санкт-Петербурга. Многие из них – известные специалисты в своих областях. Нам очень приятно, что они остановили свой выбор на нашем журнале.

В этом контексте интересно глубже проанализировать «пользователей» «Принципов экологии». На первый взгляд, число читателей год от года растет (рисунок).



Динамика роста посетителей сайта нашего журнала

Данные с [Яндекс.Метрика](#), на котором собирается статистика работы нашего сайта, позволяют отделить группу посетителей, впервые попавших на наши странички, от тех, кто к нам возвращается (таблица). Оказывается, независимо от проанализированного периода времени, наш сайт повторно (хочется думать – постоянно) читает около 200 человек. Поскольку журнал выходит раз в квартал, видимо, за этот период времени наши выпуски читают именно заинтересованные лица (194 чел.).

Группы посетителей сайта <http://ecopri.ru>

Период посещения	Посетители		
	все	новые	повторные
Вчера	120	77	43
Неделя	483	380	103
Месяц	1860	1691	169
Квартал	4719	4525	194
Год	16911	16756	155
2 года	34124	33895	229
3 года	48583	48337	246
4 года	60855	60722	133
5 лет	64962	64949	13

Теперь нужно понять, много это или мало...

*С неизменным стремлением к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*

References



УДК 574.3 + 574.9

Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов

КУТЕНКОВ

ФГБУ Заповедник "Кивач", stapesy@mail.ru

Анатолий Петрович

Ключевые слова:

Rana temporaria
Rana arvalis
зимовальные убежища
репродуктивные станции
летние местообитания
вертикальное распределение
ландшафтная приуроченность

Аннотация:

Широко распространенные травяная и остромордая лягушки имеют обширную зону симпатрии. Внутри этой области наблюдается заметное экологическое разобщение видов при использовании жизненного пространства; эта специфика прослеживается и за ее пределами. Травяная лягушка придерживается пересеченной местности с постоянными и временными водотоками, разнообразными малыми водоемами. Вид избегает обширных заболоченных или подверженных широкому разливу территорий. Распространению сопутствуют лесные или кустарниковые растительные сообщества. Населенные остромордой лягушкой ландшафты обязательно включают плоские пространства, в той или иной степени заболоченные, с мелкими стоячими водоемами. Древесная и кустарниковая растительность может отсутствовать. Наличием указанных «коренных» ландшафтов определяется географическое распространение исследованных видов.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Г. А. Лада
Рецензент: В. Г. Ищенко

Получена: 30 марта 2016 года

Опубликована: 01 апреля 2017 года

Введение

Ареал травяной лягушки (*Rana temporaria* L.), европейского вида, занимает центральную и северную Европу от горной системы Пиренеи в Испании и Франции до Урала. Европейско-сибирский вид лягушка остромордая (*Rana arvalis* Nilss.) распространен от севера Бельгии и, минуя Британские о-ва, горы центральной Европы и Фенноскандии, – на востоке достигает участка поймы р. Лена на 125° в. д. (Кузьмин, 2012; Glandt, 2014). *R. temporaria* встречается в шести природных областях: тундре, лесотундре, тайге, в смешанных и широколиственных лесах и в лесостепи. *R. arvalis* населяет те же ботанико-географические области, в лесостепи она обычна, заходит в степные районы Казахстана и горы Южной Сибири. Область, где можно встретить оба этих вида, простирается с запада на восток почти на 4 тыс. км, а в наиболее широкой части – по меридиану 33° в. д. – почти на 2 тыс. км. Наибольшей численности в пределах зоны симпатрии оба вида достигают в лесном поясе равнин Европы.

Единственная обстоятельная попытка сопоставить экологическую специфику этих двух видов предпринята почти 20 лет назад (Северцов и др., 1998). Проанализировав вероятные «точки пересечения интересов» на всех этапах годовых и жизненных циклов, авторы приходят к выводу, что «различия экологических ниш травяной и остромордой лягушек обусловлены различием путей их

видообразования, а не конкурентным взаимодействием этих видов» (с. 295). За время, прошедшее с момента опубликования этой важной работы, с появлением значительного количества новых исследований, открылась возможность существенно дополнить и частично пересмотреть некоторые положения, выдвинутые А. С. Северцовым с коллегами.

Предварительное ознакомление с обширной литературой эколого-фаунистического плана, касающейся данных видов, давало основания судить о значительной степени их симбиотопии. Однако оставалось непонятным, почему, например, в пределах зоны симпатрии есть районы, где один вид отсутствует, тогда как другой успешно существует? Почему остромордая лягушка, избегающая гор Европы, обычна и местами обильна в горах Южной Сибири? Что позволяет популяциям этого вида населять как заболоченную Западно-Сибирскую равнину, так и засушливые степные районы от низовий Дона до предгорий Алтая? Почему границы ареалов двух видов, проходя по равнинам, не следуют видимыми физическими преградами? Наконец, чем вызван тот факт, что при суммарной протяженности ареалов, составляющей около 9000 км в субширотном направлении, их перекрывание не охватывает и половины этого пространства?

Целью настоящей работы является выяснение закономерностей размещения и ландшафтной приуроченности популяций двух видов лягушек в пределах их ареалов. Необходимо было выяснить, какие местообитания занимают травяные и остромордые лягушки по ходу трех основных этапов годового цикла жизнедеятельности: зимовка, период икрометания, время нагула.

При сборе информации мы просмотрели большое количество доступных источников, включая интернет-ресурсы. В задачи входило обобщение и анализ разрозненных сведений по отдельным территориям зоны симпатрии двух видов, а также ключевым, на мой взгляд, участкам периферии их ареалов. Начиная с прошлого века (а где-то еще раньше) среда обитания «сухопутных» земноводных подверглась радикальным преобразованиям, что существенно повлияло на их распространение. В техногенных и современных агроландшафтах, на урбанизированных территориях приходится наблюдать лишь картину вынужденного размещения животных, отражающую скорее степень приспособленности популяций лягушек к экстремально изменившимся условиям. Поэтому при характеристике местообитаний и ландшафтной приуроченности лягушек в выбранных частях их ареалов мы старались максимально использовать сведения, содержащиеся в старых публикациях.

Основной объем собственного материала собран автором в Государственном природном заповеднике «Кивач» (Кондопожский район, Республика Карелия, средние координаты 62°17' с. ш., 33°55' в. д.) в 1980-2014 гг. В весенние сезоны разных лет предпринимали экспедиционные выезды в отдельные районы Карело-Кольского края. Это заповедник «Костомукшский» (64°30'-30°30'), участки Кандалакшского заповедника на побережье Белого (66°34'-33°09' и 66°45'-33°30') и Баренцева (69°00'-35°15' и 68°45'-37°15') морей, территория Лапландского заповедника (67°50'-32°00').

Аналитический обзор

Зимовка

Особи представителей *Anura* умеренной климатической зоны, в том числе *R. temporaria*, для которых подводная зимовка – видовой стереотип, не выносят длительного переохлаждения и мало устойчивы к замораживанию (Schmid, 1982; Pasanen, Karhaää, 1997 и др.). Иное – виды, способные зимовать вне водоемов. Исследования *Rana (Lithobates) sylvatica*, североамериканского аналога *R. arvalis*, показали, что этот вид в период спячки переносит охлаждение до -18 °С. Это происходит благодаря, в частности, синтезу криопротекторов, препятствующих образованию летально травмирующих кристаллов льда в клетках и тканях организма (Storey, 1987; Costanzo et al., 2013 и др.). Важнейшее «сырье» для производства антифризов – накопленный за лето в печени гликоген. Выяснилось, что в южной Карелии относительный вес печени у остромордой лягушки к осени почти вдвое превышает таковой у травяной (Кутенков, 1991), что является следствием накопления значительно больших запасов гликогена первым видом. Наивысшие для *R. arvalis* значения индекса печени зафиксированы на равнинах полярного Зауралья и в Якутии (Шварц, Ищенко, 1971; Седалищев и др., 1981), где продолжительность зимовки особенно велика – до 9.5 мес.

Физиологические состояния, в которых пребывают зимующие под водой и промерзающие на суше лягушки, отличаются принципиально. Зимующие под водой амфибии реактивны на протяжении всего холодного периода, у них продолжается газообмен со средой. Соответствующие физиологические механизмы каждую осень перестраиваются на интенсивное выведение воды, поступающей в организм с постоянным осмотическим потоком. Эти животные, оказавшиеся в период осенней миграции к

зимовальным водоемам в случайных ловушках (погреба, глубокие траншеи и т. п.), обычно гибнут в результате дегидратации в течение недели-двух (наши наблюдения). Существенные перестройки, происходящие в организме «сухопутных зимовщиков», к которым относится и *R. arvalis*, перед зимовкой имеют, по сути, противоположную направленность: значительно возрастает осмотическая концентрация плазмы крови (гипергликемия и уремия), в жидкостях организма увеличивается доля связанной воды, а свободная вода выводится в полости тела и замерзает. Наступает обратимое обезвоживание, организм существует в условиях жесткой гипоксии (Costanzo et al., 2013).

Таким образом, если подчеркивать видовую специфику, то зимующая травяная лягушка всего лишь снижает уровень метаболизма и настраивается на длительное пребывание в водной среде, тогда как остромордая переходит в состояние, близкое к анабиозу и исключаящее длительный контакт с водой. В то же время известны популяции травяных лягушек, зимующих на суше, и популяции остромордых лягушек, особи которых зимуют под водой (см. ниже). Логично предположить, что во втором случае состояние гипобиоза поддерживается теми же механизмами, что и у «водных зимовщиков».

Доказанный и многократно подтвержденный эндогенный ритм жизнедеятельности представителей Анига умеренной зоны устанавливается у переживших первую зимовку особей после экспозиции годовым циклом местного климата и строго синхронизирован с ним (Wind-Larsen, Jørgensen, 1987). Последующая его «перенастройка» невозможна. Этот ритм включает в том числе и своевременный запуск всей суммы реакций, направленных на подготовку организма к зимовке. Так как физиологические и биохимические механизмы подготовки включаются заранее, то совершенно очевидно, что особи местных популяций не могут произвольно менять условия зимовки и то укрываться в воде, оставаясь реактивными, то пребывать на суше, запустив комплексный механизм адаптации к замораживанию.

Зимние станции травяной лягушки изучены весьма подробно (обзоры см.: Северцов и др., 1998; Кутенков, 2009). Это глубокие родники, проточные или имеющие родниковое питание озера и другие непромерзающие водоемы с достаточным содержанием кислорода. Наиболее удобны малые реки, в которых животные имеют возможность как выбора участков дна с подходящими условиями, так и их смены по ходу зимовки. В Онежском озере в Карелии травяные лягушки иногда попадались в рыбацкие снасти на глубине свыше 3 м (Коросов, Фомичев, 2005).

В западной части ареала *R. temporaria*, в зоне влияния атлантического климата, выбор убежищ зависит от местной гидрологической обстановки, и короткие по времени перезимовки на суше столь же успешны, как и в воде (Loman, 1980; Thiesmeier, 1992), а на побережье Бискайского залива к западу от Пиренеев годовой цикл не прерывается вообще (Bea et al., 1986). Однако в северной и восточной частях области распространения вида проведение зимы в подземных укрытиях весьма проблематично из-за частого глубокого промерзания почвы. И хотя отдельные примеры такого рода известны (Кузьмин, 1989 – г. Москва; Pasanen, Sorjonen, 1994 – юг Финляндии), успешная и постоянная зимовка на суше крупных группировок травяных лягушек или невозможна (Koskela, Pasanen, 1974), или ведет к их поголовной гибели в отдельные малоснежные и морозные зимы (Банников, 1940).

Сведений о зимних убежищах остромордой лягушки мало. Очевидно, это разного рода подземные полости или поверхностные (лесная подстилка, дернина, гниющая древесина и т. п.) укрытия. Лягушки обычно располагаются поблизости от репродуктивных водоемов, но могут оставаться и на расстояниях до километра от них. Так что сколько-нибудь выраженных весенних перемещений этого вида к местам икрометания может не быть, или, напротив, наблюдаются краткие и дружные миграции многих особей, зимовавших вдали от своих нерестилищ (Банников, Денисова, 1956; Ищенко, Леденцов, 1987; Juszczuk, 1987; Коросов, Фомичев, 2005; Elmberg, 2008; Остромордая..., 2014б; Glandt, 2014; В. Г. Ищенко, неопубл. данные).

В Европе водные зимовки остромордой лягушки являются исключением (Glandt, 2014). В редких случаях в ручьях и других небольших постоянных водоемах находили единичных взрослых *R. arvalis*, иногда в скоплениях зимующих *R. temporaria* (Красавцев, 1939; Juszczuk, 1987 и др.). Но, например, на востоке Скандинавского полуострова значительная часть населения остромордых лягушек на зиму уходит в озера, родники, канавы и другие водные станции, включая реки (Elmberg, 2008). В Якутии (зона вечной мерзлоты) вид зимует в основном на дне озер и рек (Белимов, Седалищев, 1979). В этих случаях амфибии зимой не оцепеневали, но сохраняли способность к перемещениям по дну, как это неоднократно отмечено у *R. temporaria*.

В отдельных частях зоны симпатрии рассматриваемых видов достаточно широко распространены болотные экосистемы. Поверхность, где чередуются сухие гряды с древесной и кустарниковой

растительностью и заполненные водой мочажины (см., например, рис. 4 и 5), промерзающая на определенную глубину толща торфа и незамерзающие ключи, – эти биотопы объединяют черты и водоема, и суши. В таких районах оба вида могут использовать болота в качестве зимних убежищ. В Западной Украине в ямах проточных торфяных массивов находили скопления и травяных, и остромордых лягушек (Кушнирук, 1964). В Восточных Карпатах *R. temporaria* зимует в небольших долинных болотах, питаемых родниками (Demeter, Kelemen, 2011). В южной Карелии, несмотря на обилие постоянных водоемов, часть особей местных популяций травяной лягушки проводит зиму и в болотных стациях, забираясь в места, в которые поступают грунтовые воды или осуществляется подпитка из постоянных водоемов (Коросов, Фомичев, 2005; наши данные).

Таким образом, можно заключить, что различия и в физиологии гипобиоза рассматриваемых видов, и в характере их зимних убежищ принципиальны. Травяная лягушка, являясь видом с потенциально водной зимовкой, может оставаться в наземных укрытиях там, где это допускает местный климат. Остромордая лягушка, способная справляться с замерзанием организма, оказывается потенциально сухопутным зимовщиком, но в определенных ситуациях зимует и в воде.

Период размножения

Нерест

Наблюдения за самцами травяных лягушек, во множестве собирающимися на нерестилищах, неизменно дают возможность увидеть весьма оживленные и бурные события. Животные переплывают с места на место, расходятся по берегам, иногда дружно и большими группами переходят на соседние нерестилища; гораздо меньше самцов остаются на месте (Elmberg, 1986; Кутенков, 2009 и др.). Чем подвижнее самцы, тем они агрессивнее; подвижность и агрессивность прямо зависят от численности группировки (Elmberg, Lundberg, 1991). В разгар икрометания самцы, образуя своеобразную круговую зону активности вокруг скопления кладок икры, постоянно контактируют друг с другом, причем схваченная особь реагирует очень интенсивно и негативно. Подошедшие пары *in amplexus* привлекают внимание соседних особей, иногда образуются судорожные переплетения-клубки многих самцов вокруг полузадушенной самки.

На период нереста кожа самок травяной лягушки на спине и боках заметно краснеет. Показано, что примитивные модели (пластмассовые шарики), окрашенные в красный цвет, вызывают сильное возбуждение самцов: они обхватывают модель и друг друга, образуя цепочки, следуют за таким шариком на берег, в присутствии модели красного цвета их реакция схватывания вообще заметно активизируется (Кондрашов и др., 1976).

В классическом исследовании брачного поведения *R. temporaria* Р. Сэвидж описывает целую серию приемов борьбы самцов по удалению соперника и за правильную позицию спаривания, а также реакцию самки на правильный и неправильный ее захват (Savage, 1934). Однако успешная борьба за самку и выборочное спаривание осуществляются только при очень высокой плотности самцов, в такой ситуации выше и их общая агрессивность (Elmberg, 1991).

Весьма характерно и поведение самок: находясь в паре с самцом, они часто активно внедряются в уже образовавшуюся из кладок подушку, чтобы отложить там икру. Самкам *R. arvalis* подобное совершенно не свойственно. Поведение остромордых лягушек в разгар «тока» существенно отличается. Мы наблюдали, как на обводненном пространстве болота многочисленные «токующие» самцы *R. arvalis* подолгу оставались на одних и тех же местах порознь или, редко, по двое-трое вместе, перемещаясь лишь на расстояния до 10–50 см. Они почти не обращали внимания на соседей, попытки обхватить друг друга были вялыми и краткими. На проходящие мимо пары *in amplexus* и на пары, откладывающие по соседству икру, самцы реагировали спокойно. Животные очень пугливы.

В рассредоточенных скоплениях конкуренции среди самцов не наблюдается, перемещения их по нерестилищу заметно сокращаются с появлением самок (Аврамова и др., 1976). Борьба за самку происходит лишь изредка (Glandt, 2014). Обычные в разгар нереста судорожные клубки травяных лягушек у остромордых обнаруживали нечасто, они включали самку и двух-четырех самцов (Яковлев, 1979; Glandt, 2014; наши данные).

Самцы *R. arvalis* на время нереста приобретают специфическую окраску — от серебристо-голубой до синей, это единственный пример столь яркого проявления полового диморфизма у представителей рода *Rana* Палеарктики. Доказано, что голубая окраска самцов развивается, чтобы способствовать быстрому распознаванию особей своего пола (Sztatecsny et al., 2012). В определенных условиях (как правило, на мелководьях обширных и глубоких водоемов) остромордые лягушки иногда собираются большими скоплениями и выметывают сотни и тысячи кладок икры в одном месте (Панченко, 1980; Juszczuk, 1987; Sztatecsny et al., 2012 и др.). Но и в таких переуплотненных группировках никаких

энергичных перемещений и серьезных попыток отбить самку обычно не наблюдают. То один, то другой самец совершает бросок к ближайшему соседу, касается его и сразу отплывает. Все скопление выглядит мельтешащим (Schweiger, 2014), но это не «свалка», как у травяных лягушек.

Крупные локальные репродуктивные группировки *R. temporaria* (сотни пар) редко откладывают всю икру в одном месте. Обычно формируются системы строго фиксированных и постоянных из года в год нерестилищ на ограниченном пространстве, когда самцы покидают те из них, где икротечение заканчивается, и скапливаются на новых местах (Кутенков, 2009). Напротив, многие самцы *R. arvalis* могут еще долго оставаться возле «своей» кладки, чутко реагируя на колебания воды (Аврамова и др., 1976; Гаранин, 1983). Авторы ошибочно считали такое поведение «охраной кладки»; на самом деле это реакция на вероятное появление очередной самки: икра лягушек несъедобна и в охране не нуждается.

Итогом столь разнящегося поведения двух видов являются и существенные различия в размещении кладок икры. У травяных лягушек почти всегда формируется «мат» из кладок, и чем больше животных собирается, тем он крупнее и плотнее (рис. 1). Иногда маты занимают до 10 м² (Пикулик, 1985), а это более 1000 кладок. Рассеянное размещение кладок у остромордых лягушек не меняется с многократным увеличением количества нерестящихся в одном месте особей, всего лишь сокращается до минимума дистанция между ними. Даже в условиях относительного дефицита водного пространства, в случае соседства нескольких или многих икранных комков, они лишь касаются боками, не сливаясь в сплошную массу (Белимов, Седалищев, 1979; Пикулик, 1985; Северцов и др., 1998 и др.). И только в крайних ситуациях (например, бочаги на тростниковых сплавинах, ограниченные по площади мелководья и т. п.) многочисленные кладки остромордой лягушки образуют слитные массы (Яковлев, 1979; Фомичев, 2004; Loman, Andersson, 2007; В. Г. Ищенко, неопubl. данные; наши наблюдения).



Рис. 1. Репродуктивное скопление травяных лягушек на участке обводненного болота в заповеднике «Кивач». Здесь были отложены около 1000 кладок икры
Fig. 1. Breeding frogger of *R. temporaria* in the watered bog in the reserve «Kivach». Here, about 1000

spawn clumps were sheded

В случае совместного использования обширных мелководий рассеянные кладки *R. arvalis* могут находиться на плаву в местах глубиной до 50 см, тогда как «подушки» икры *R. temporaria* всегда будут касаться дна у берегов (Банников, Денисова, 1956; Пикулик, 1985; Коросов, Фомичев, 2007; наши наблюдения).

Репродуктивные водоемы в местах совместного обитания

Стации, используемые бурными лягушками для икрометания, имеют принципиальное сходство. Это небольшие замкнутые или незамкнутые объемы стоячей воды, обычно с водной и полуводной растительностью. Приняв это во внимание, логично предположить, что в любой местности запас потенциальных репродуктивных стаций обоих видов будет одинаков. Существенными характеристиками мест размножения, помимо источников водного питания, свойств дна, берегов и т. п., оказываются положение на рельефе и ландшафтная приуроченность малых водоемов, используемых в ходе нереста.

В течение ряда лет мы исследовали размножение бурных лягушек в Карело-Кольском регионе. Его протяженность с юга на север составляет 1050 км между 60°40' и 69°57' с. ш. Характерно многообразие форм рельефа, обусловленное выходами кристаллических пород или близким их залеганием, деятельностью ледников и неравномерным покровом четвертичных отложений. Регион обладает избыточным увлажнением, густой гидросетью и включает морские побережья и крупнейшие озера Европы. Здесь, на широте полярного круга (66°30' с. ш.), по материку проходит северная граница зоны симпатрии исследуемых видов лягушек.

Проведена систематизация репродуктивных стаций по ландшафтному принципу, по приуроченности к тем или иным ландшафтным фациям (Кутенков и др., 1990; Кутенков, 2009). Упрощенная схема сводится к перечисленным ниже типам (в скобках – англоязычные названия, использованные при оформлении рисунков). Приведенные фотографии сделаны автором в заповеднике «Кивач».

Депрессии в скалах (Rock pools): ограниченные по площади непроточные и неглубокие естественные понижения по выходам кристаллических пород, расположенные в стороне от рек и озер (рис. 2).



Рис. 2. Обводненная скальная депрессия, площадь водного зеркала около 4500 м², 38–363 кладки икры травяной и 0–40 – остромордой лягушек в разные годы

Fig. 2. Rock pool, water plane is about 4500 m². Preferable type of breeding ponds for *R. temporaria*. 38–363 spawn clumps of *R. temporaria* and 0–40 spawn clumps of *R. arvalis* in various years

Сырые леса (кóрбы, от финского korpi) (Forested swamps): слабопроточные протяженные ложбины или низины, заполненные торфом и занятые болотными лесами (рис. 3).



Рис. 3. Болотный лес (участок кóрбы) 0–9 кладок икры травяной лягушки в разные годы, остромордые лягушки в таких стациях не нерестятся
Fig. 3. Forested swamp (korpi) 0–9 spawn clumps of *R. temporaria* in various years; *R. arvalis* never spawns in such type of ponds

Облесенные болота (Forested mires): облесенные окрайки обширных болот (рис. 4), а также лужи и мочажины по небольшим массивам мезотрофных болотных комплексов с сосновым лесом.



Рис. 4. Облесенное болото, 124–953 кладки икры травяной и 0–29 – остромордой лягушек на контрольном участке в 20000 м² в разные годы

Fig. 4. Forested mire, 124–953 spawn clumps of *R. temporaria* and 0–29 spawn clumps of *R. arvalis* in the reference area of 20000 м² in various years

Открытые болота (Treeless mires): лужи и мочажины на болотных массивах с разреженным древостоем или на открытых болотах (рис. 5), а также водоемы по тростниковым сплавидам, торфяные мелководья остаточных озерков на болотах и т. п.



Рис. 5. Открытое болото Чечкино, 209-1745 кладок икры травяной и 60-1195 - остромордой лягушек на контрольном участке в 42000 м² в разные годы

Fig. 5. Treeless mire Chechkino. Preferable type of breeding ponds for *R. arvalis*. 209-1745 spawn clumps of *R. temporaria* and 60-1195 spawn clumps of *R. arvalis* in the reference area of 42000 м² in various years

Мелководья рек и озер (River and lake shallows): поросшие осокой мелководья и заливы крупных водоемов и постоянных ручьев (рис. 6).



Рис. 6. Мелководье р. Суна, 22–192 кладки икры травяной лягушки в разные годы; остромордая лягушка в этом месте не нерестится

Fig. 6. Shallow of the Suna river. The least important type of breeding ponds for both species. 22–192 spawn clumps of *R. temporaria* in various years; *R. arvalis* do not spawn in this place

Изолированные водоемы у берегов рек и озер (River and lake isolates): заполненные водой и не имеющие постоянной связи с материнскими водоемами понижения вблизи рек, озер (рис. 7) и крупных ручьев (старицы, отшнуровавшиеся заливы, затоки и пр.).



Рис. 7. Изолированный водоем у озера, 11-123 кладки икры травяной лягушки в разные годы; остромордая лягушка в этом месте не нерестится
Fig. 7. Isolated pond near the lake. 11-123 spawn clumps of *R. temporaria* in various years; *R. arvalis* do not spawn in this place

Антропогенные (Man-made ponds): заполненные водой придорожные кюветы, мелиоративные каналы, колеи транспорта по топким местам и другие искусственные углубления. Они невелики по размерам, могут быть расположены на любых формах рельефа, и представленность искусственных станций размножения зависит от степени хозяйственной освоенности конкретного района. Изначально, как правило, располагаются на лишенных леса участках, но впоследствии по берегам часто вырастают заросли кустарника или молодой лес (рис. 8).



Рис. 8. Антропогенный водоем: канава заброшенной дренажной системы, устроенной на месте вырубленного болотного леса в 1950-е гг. В пределах всей дренажной системы на площади около 7500 м² 360-1714 кладок икры травяной и 8-75 - остромордой лягушек в разные годы

Fig. 8. Man-made pond: a ditch of the abandoned drainage system was built in 1950s in the site of the felled forest in a swamp. Within the entire drainage area of about 7500 m², 360-1714 spawn clumps of *R. temporaria* and 8-75 spawn clumps of *R. arvalis* in various years

В строении поверхности заповедника «Кивач» (средние координаты 62°17' с. ш., 33°55' в. д.) сочетаются несколько генетических типов ледникового рельефа и развита гидросеть, включающая многочисленные постоянные и временные водоемы во всех ландшафтных фациях. По результатам обследования в 1986 г. мест икрометания лягушек в заповеднике на площади около 7000 га мы провели сравнение интенсивности использования водоемов разных типов. Всего были учтены 9410 кладок икры травяной и 2899 - остромордой лягушек. Результаты представлены на рис. 9. Оказалось, что травяная лягушка, нерестясь во всех вариантах водоемов, наиболее интенсивно использует заполненные водой скальные депрессии в лесу, облесенные окрайки болот и различные водоемы, возникшие в результате хозяйственной деятельности (на территории заповедника «Кивач» антропогенные водоемы составляют лишь 1 % всего запаса потенциальных репродуктивных станций лягушек; см.: Кутенков, 1990). В сумме в этих угодьях в том году обнаружили 2/3 всех кладок икры *R. temporaria*. Остромордая лягушка нерестилась преимущественно по обводненным малооблесенным или открытым евтрофным участкам болот и тростниковым сплавинам по озерам.

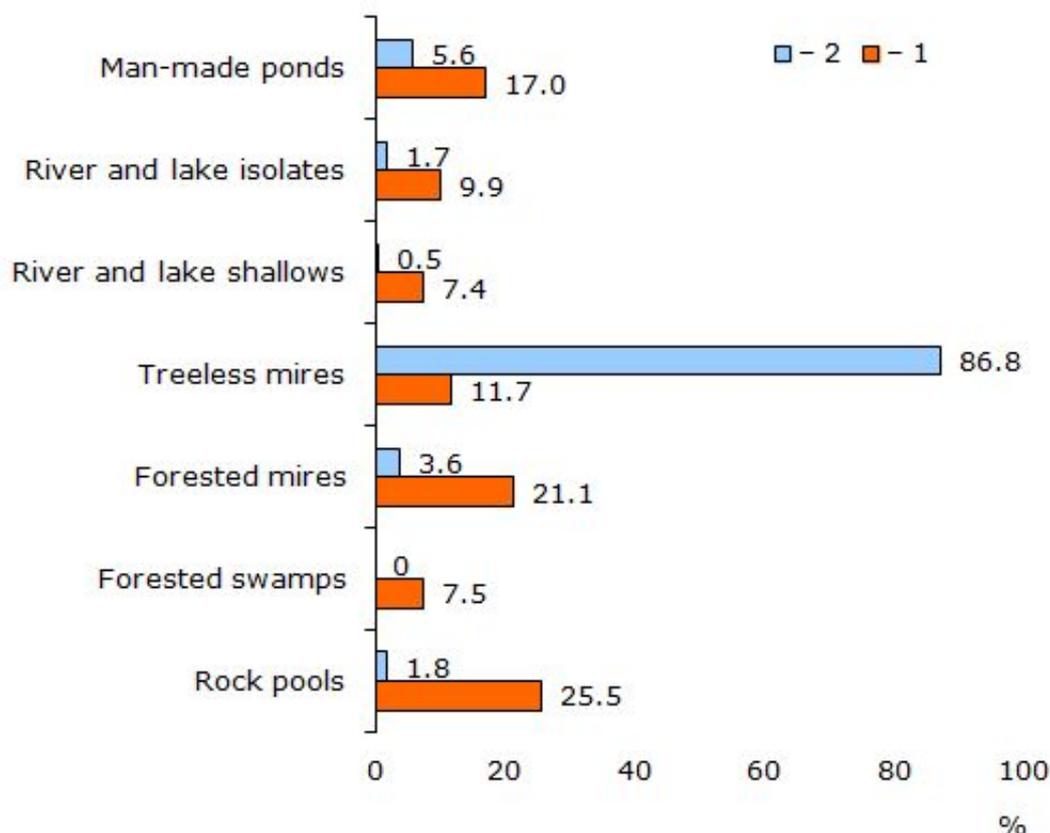


Рис. 9. Распределение кладок икры (%) травяной и остромордой лягушек по основным типам репродуктивных водоемов в заповеднике «Кивач» (62°17' с. ш., 33°55' в. д.) в 1986 г.: 1 – *R. temporaria*; 2 – *R. arvalis*

Fig. 9. Distribution (%) of brown frogs spawn clumps between different kinds of breeding ponds in «Kivach» State Reserve (62°17' N, 33°55' E) in 1986. 1 – *R. temporaria*; 2 – *R. arvalis*

На карельском о. Кизи в Онежском озере набор вариантов потенциальных репродуктивных водоемов бурых лягушек намного меньше, чем в «Киваче». Кроме обширных приозерных болот, занимающих 16 % площади острова и испытывающих крайне неравномерное затопление в разные годы, он включает также мочажины по берегам, озера в термокарстовых воронках, лужи и каналы искусственного происхождения (Фомичев, 2004). Установлено, что в годы с низким (1998) и высоким (2001) весенним затоплением доля кладок травяной лягушки в пределах приозерных болот составляла соответственно 54 % и 49 %, а остромордой – 97 % и 98 % от общего числа учтенных на острове (рассчитано мною по данным: Коросов, 2010, с. 192).

Заповедник «Костомукшский» (средние координаты 64°30'–30°30') расположен на юго-восточном склоне водораздела Манселья. Территория характеризуется выраженным мезорельефом, мощным чехлом водно-ледниковых отложений, обилием и разнообразием болот (преобладают «сухие» массивы мезотрофно-олиготрофного ряда). Мы обследовали около 4000 га территории, в том числе 12 км долины р. Каменной (левый приток р. Кеми). Здесь удалось обнаружить всего три разрозненных поселения *R. arvalis*. Места нереста (до 30 пар лягушек) были приурочены только к наклонным евтрофным грядово-мочажинным комплексам открытых болотных массивов. Ассортимент водоемов, используемых *R. temporaria*, оказался достаточно широким: мелководья рек и ручьев, лужи в их поймах, лужи при остаточных озерах на болотах, грядово-мочажинные болотные комплексы, обширные бессточные котловины меж высоких гряд и т. д. Большинство нерестилищ располагалось в долине р. Каменной и примыкающих урочищах. Здесь находились две трети мест икрометания и 70 % кладок икры от всего количества обнаруженных. По всей видимости, приходящие сюда на нерест травяные лягушки зимуют в реке. На удаленных от нее нерестилищах иногда встречались достаточно многочисленные группировки травяных лягушек – до нескольких десятков пар. Вместе с тем многие урочища, имеющие

потенциальные репродуктивные станции, лягушек не привлекали.

На западном побережье Кандалакшской губы Белого моря на широте Северного полярного круга, где проходит граница ареала остромордой лягушки, мы в течение ряда лет (1986–1992) обследовали участок Кандалакшского заповедника, включающий о. Великий и п-ов Ковдский (Kutenkov, Panarin, 1995). Средние координаты района 66°34' с. ш., 33°09' в. д. Для него характерен крупногрядовый плавный рельеф с плащом рыхлых отложений. Здесь нет рек, сток проходит по сети ложбин. Равнинные участки невелики по площади и заняты преимущественно грядово-озерковыми аапа-болотами. Водоемы представлены средними и малыми озерами с заболоченными мелководьями. Имеется большое количество поросших осокой и тростником, заполненных торфом понижений с временными водоемами – бывшими заливчиками и лагунами, отделившимися от моря в результате неотектонического поднятия. На пологих берегах сформировались приморские луга с мелкими озерками и лужами. Нерестилища остромордой лягушки были приурочены к приморским лугам, к указанным заболоченным понижениям и, в меньшей мере, к сплавидам средних по величине озер. Все найденные места икротетания *R. arvalis* располагались по берегам или вблизи небольшого (около 40 км²) морского водоема, изолированного от Белого моря о. Великим и Ковдским п-овом. Набор репродуктивных станций травяной лягушки включал дополнительно мелководья озер, озерки удаленных от моря аапа-болот и скальные депрессии в лесу, однако луж на приморских лугах вид избегал. В указанном для остромордой лягушки оазисе оказалась всего треть кладок икры травяной лягушки от общего числа обнаруженных. За пределами этого оазиса на открытом в Белое море берегу в точно таких же станциях остромордая лягушка отсутствовала, а травяная размножалась.

Опубликованные данные по некоторым другим частям зоны симпатрии таковы.

В северном Предуралье (Республика Коми) на равнине остромордая лягушка нерестится в лужах и озерах широких пойм, где пойм нет – в водоемах по болотам, а различные искусственные водоемы посещает гораздо реже. Травяная лягушка в этих условиях откладывает икру в те же водоемы в понижениях на пространстве пойм, очень часто нерестится в антропогенных водоемах, а озерки болот использует гораздо реже остромордой (Ануфриев, Бобрецов, 1996).

Низменность р. Онега, впадающей в Беле море, имеет холмистый рельеф. Он изобилует заболоченными западинами и озерными котловинами. Остромордая лягушка здесь нерестится в крупных мочажинах болот и по сплавидам зарастающих озер, травяная – в хорошо прогреваемых относительно глубоких водоемах преимущественно искусственного происхождения (Корнеева и др., 1984).

На Скандинавском полуострове в ландшафтах, где встречаются оба вида, *R. arvalis* в период нереста повсюду преобладает в болотных станциях, от зарастающих прудов в агроландшафте до тростниковых и сфагновых сплавин на озерах, а в дистрофных кислых мочажинах на олиготрофных болотах размножается только этот вид. *R. temporaria* нерестится в различных мелких водоемах, включая искусственные. На весенних разливах малых рек на луговые берега и полосы кустарника благоденствуют оба вида (Elmberg, 1978, 2008; Dolmen, 1986, 2008; Loman, Lardner, 2006).

В Московской области (р-н г. Звенигорода) исследован участок левобережья р. Москвы. На пространстве в 4 км от берега реки располагаются многочисленные (около 60) временные и постоянные водоемы в лесу и на открытых местах, включая старые торфяные карьеры на верховом болоте. Остромордые лягушки откладывали в карьерах тысячи комков икры, некоторая доля кладок оказывалась в ближайших лесных водоемах. Размещение травяных лягушек по репродуктивным станциям прямо противоположное: вид использовал прежде всего пруды и лесные водоемы надпойменной террасы и склона коренного берега реки. В торфяных карьерах число кладок травяной лягушки было на два порядка меньше, чем число кладок остромордой (Северцов и др., 1998; Ляпков, 2001).

В Белоруссии травяная лягушка нерестится в многочисленных лесных водоемах, во временных лужах, на разливах рек и озер, в старицах, часто – в искусственных водоемах. Остромордая лягушка использует почти тот же набор, обильна на разливах, но отличительной особенностью вида является икротетание на массивах верховых болот (Пикулик, 1985).

Для территории Нидерландов характерна относительная однородность равнинного ландшафта, поверхность сложена чередующимися песчаными и глинистыми отложениями разного генезиса и лёссом, а климат имеет черты океанического (География Нидерландов, 2014). Благодаря многообразию почвенных условий и обилию воды здесь сформировались различные болотные экосистемы, англоязычные названия которых не всегда имеют аналоги в русском языке: heathlands, raised bogs, fen meadows, polders, moorlands, peat moorlands, peat bogs, peatlands, marshes, marshes of the heathlands, etc.

В олиготрофных «кислых» водоемах этих ландшафтных фаций *R. arvalis* преобладает или оказывается единственным размножающимся видом амфибий, однако в остальных случаях в постоянных и временных водоемах болот нерестятся оба вида. За пределами «болотной зоны» страны *R. arvalis* отсутствует, *R. temporaria* нерестится в искусственных водоемах (Strijbosch, 1979; Laan, Verboom, 1990; Vos, Chardon, 1998; Delft, Creemers, 2008).

В южной части Центральной Европы ландшафтные комплексы, населенные каждым видом, качественно различны и пространственно разделены (см. ниже). Поэтому случаи, когда в одной местности сосуществуют крупные популяции травяной и остромордой лягушек, весьма редки. Единственный хорошо документированный пример – это местность Csík Basin в румынских Восточных Карпатах. В разные годы популяции *R. temporaria* и *R. arvalis* насчитывали здесь до 2400–2800 половозрелых особей. Травяная лягушка распространена повсеместно, и в ассортимент ее репродуктивных водоемов входят горные ручьи, лужи-болотца в углублениях аллювиальных отложений, искусственные водоемы и мелководья небольшого водохранилища. Популяция остромордой лягушки занимает ограниченную территорию, и размножение ее наблюдали только в небольших болотцах по сырым лугам (Demeter, Kelemen, 2011).

Подытоживая, необходимо подчеркнуть принципиальные различия «стратегии и тактики» икрометания рассматриваемых видов.

Поведение травяных лягушек направлено на кучное икрометание, когда формируется икринной мат. Преимущества такого размещения кладок следующие. Во-первых, склеенные кладки мата, расположенного на мелководье ручья или речки, не сносит течением, а в глубоких старицах и озерах икра не погружается на дно. И чем ближе к центру плотного скопления, тем меньше вероятность смыва икры. Во-вторых, при снижении уровня водоема после невысокого паводка запасенная в оболочках множества икринок вода, высвобождаясь после вылупления личинок, дает им возможность нормально существовать на начальных стадиях развития. Единственной негативной стороной слипания многих кладок в «подушки» оказывается гипоксия: смертность эмбрионов достигает 30 % (Северцов и др., 1998), однако подобные «заморы» случаются редко (Пикулик, 1985).

Репродуктивное поведение остромордых лягушек явно демонстрирует тактику, обеспечивающую наибольший успех размножения в условиях обширных мелких водоемов. Это характерные для плоских форм рельефа заполненные талыми водами бессточные понижения, обводненные болота, разливы равнинных рек при половодьях и т. п. В стоячей воде потребность в фиксации кладок икры отсутствует. Диффузное же их размещение заметно увеличивает шансы на успешное завершение развития личинок в многочисленных лужах и «прудах», остающихся после обсыхания таких мелководий (см., например, Ищенко, 2008). При высокой плотности размножающихся *R. arvalis* образование скоплений кладок есть следствие простого сокращения до минимума дистанций между самцами, но не стремления животных к агрегации.

Специальные эксперименты убедительно продемонстрировали достаточно высокую генетически закрепленную устойчивость европейских популяций *R. arvalis* к кислотности репродуктивных водоемов (Andrén, Nilson, 1988; Hangartner et al., 2011). Она выше у эмбрионов и личинок из популяций, постоянно размножающихся в водоемах с низким pH (повышенной кислотностью), чем у потомства родителей, откладывающих икру в водоемы с нейтральной реакцией (значения pH соответственно 4.3 и 7.5). В аналогичных опытах на *R. temporaria* таких различий обнаружить не удалось: на потомство двух локальных группировок, откладывающих икру в водоемах с кислотностью 6.6 и 4.8, эффект низкого pH был одинаково негативен (Räsänen et al., 2002). Кислотность болотной воды обусловлена жизнедеятельностью сфагновых мхов и присутствием продуктов разложения органики.

Суммируя сказанное, учитывая поведенческие особенности и реальную ландшафтную приуроченность репродуктивных стадий, есть все основания полагать, что принципиальная схема, «стратегия» икрометания травяной лягушки сформировалась в условиях бассейнов небольших рек, не испытывающих высоких паводков, с сопутствующими ручьями-притоками, заливами, проточными озерами, старицами, рывтинами и пр. «Коренными» репродуктивными станциями остромордой лягушки, напротив, представляются плоские низинные пространства с непостоянным уровнем мелкой стоячей воды, часто закисленной. Следует, однако, подчеркнуть, что при совместном обитании видов бурых лягушек в благоприятных условиях спектры используемых репродуктивных стадий всегда в той или иной степени перекрываются.

Летние местообитания

Стации нагула – это летние прибежища, где амфибии растут, формируют половые продукты и

запасы энергии на время зимовки и следующего за ней периода икрометания. Использование тех или иных летних местообитаний определяется их защитными свойствами, микроклиматом (температура и влажность приземного слоя воздуха) и влажностью субстрата: амфибии чрезвычайно чувствительны к физическому качеству местообитаний. Состав и структура растительного покрова конкретного ценоза, угол склона, экспозиция и т. д. имеют подчиненное значение. Отличия в использовании летних местообитаний близкими видами лягушек отражают различные их требования к качеству, к «специфическим ресурсам» нагульных станций (Rittenhouse, Semlitsch, 2007). В следующем обзоре использованы прежде всего те источники, в которых содержатся сведения по биотопической приуроченности травяных и остромордых лягушек в районах, где они обитают совместно. В таких условиях предпочтения того или другого вида проявляются наиболее четко.

Фенноскандия

В лесном заповеднике «Кивач» *R. temporaria* встречается по всей территории, в минимальном количестве отмечена на болотах и в «сухих» сосняках. Встречи *R. arvalis* в лесах единичны, население вида сосредоточено в основном на болотах, включая сплавины на озерах (Ивантер, 1969; Кутенков, 1984). На протяжении ряда лет мы исследовали размещение особей двух видов на площадке, охватывающей участки влажного разнотравного луга и окружающего хвойно-лиственного леса, размеры площадки – 0.6 га (Кутенков, 2009). Всего зафиксированы точки 1042 встреч травяной и 114 – остромордой лягушек, из них 268 встреч травяной и всего 2 встречи остромордой лягушек пришлось на лесные части площадки. В процентном выражении это составляет соответственно 26 % и 1.8 %.

Сходное соотношение в численном распределении травяных и остромордых лягушек в соседствующих лесных и луговых станциях получено при исследовании в южной Швеции: в лесу отловили 25 % и 2 % особей этих видов. При этом влажные луговые ассоциации были заселены особями обоих видов с одинаковой плотностью (Loman, 1978, 1984).

На островах Кижского архипелага в Онежском озере ассортимент пригодных летних станций бурых лягушек ограничен. Травяная встречалась повсюду, в том числе на обсыхающих летом болотах, а нагул остромордых лягушек проходил почти исключительно в обширных приозерных тростниковых болотах и ближайших окрестностях (Коросов, Фомичев, 2005).

На пределе распространения *R. arvalis* в регионе (побережье Белого моря) группировки вида приурочены к неширокой (до 1.5 км) полосе берега заливов или небольших изолированных морских водоемов. Амфибии держатся здесь по неглубоким прибрежным болотам, на сплавинах и приморских лугах, почти не встречаясь в глубине суши. *R. temporaria* обитает по берегам речек и ручьев, в заболоченных и поросших кустарником ложбинах временных водотоков (Kutenkov, Panarin, 1995; Кутенков, 2009).

В лесотундре северной Финляндии остромордая лягушка обитает только на болотах, тогда как травяная – повсеместно (Terhivuo, 1981). В южной Финляндии, при очевидной синтопии, *R. arvalis* более оседла и отдает предпочтение сырым околородным местообитаниям (Naaranen, 1970).

На лесистых территориях центральной и северной Швеции травяная лягушка обнаружена во многих станциях, остромордая держится в основном на массивах сфагновых болот, в луговых ассоциациях, в лиственных и сырых хвойных лесах. В отдельных болотистых местообитаниях *R. arvalis* доминирует или оказывается единственным видом лягушек (Gislén, Kauri, 1959; Elmberg, 1995, 2008).

За пределами Фенноскандии, этого наиболее заболоченного региона Европы (Montanarella et al., 2006), прослеживаются сходные закономерности биотопической приуроченности данных видов в период нагула.

Северо-восток зоны симпатрии

В равнинной Большеземельской тундре остромордая лягушка летом держится по берегам озер, в долинах рек и обсыхающих летом руслах малых водотоков (Лобанов, 1977; С. А. Кутенков, устн. сообщение). На границе тундры и лесотундры за полярным кругом (Республика Коми) травяная лягушка была единственным видом в мохово-лишайниковых сообществах мелких кустарников в тундре, доминировала в островных лесах, а остромордая – по низменным, сильно заболоченным берегам р. Уса (Леонтьева, 1989). В северной и средней тайге Предуралья травяная лягушка заселяет весь спектр лесных местообитаний, предпочитает наиболее увлажненные их типы, а численность на болотах и в заливаемых поймах невысока. Напротив, «там, где поймы рек выражены слабо, а обширные болота отсутствуют, остромордую лягушку практически невозможно встретить» (Ануфриев, Бобрецов, 1996, с. 63). В восточных предгорьях Северного Урала в разнообразных северотаежных лесных и кустарниковых местообитаниях в долинах рек травяная лягушка распространена шире остромордой и в трети обследованных биотопов оказалась монодоминантом (Стариков, Матковский, 2011).

Средняя полоса России

В Предуралье и на севере Волжско-Камского края остромордая лягушка населяет сырые луга, болота, лесные поляны и редины, травяная – хвойные леса, поймы рек, выходы грунтовых вод как в лесах, так и в открытых ландшафтах (Гаранин, 1983).

В южнотаежных и смешанных лесах средней полосы (Калининская, Костромская и Ивановская обл.) травяная лягушка доминирует в лесных, остромордая – в пойменных и болотных стациях (Шапошников и др., 1959; Преображенская, Байкалова, 1984; Okulova, 1995 и др.).

Белоруссия и восточная Польша

В этом регионе соседствуют смешанные (72 %) и широколиственные леса и чередуются различные ландшафтные комплексы: от невысокой (до 345 м) Белорусской гряды до почти сплошь заболоченной Полесской низменности. Оба вида лягушек оказываются эвритопными. Остромордая обильна в лиственных лесах, в пойменных лугах и ольшаниках, она всюду и абсолютно доминирует на верховых болотах. Травяная лягушка, встречаясь в различных биотопах, в значительно большей степени приурочена к лесам в наиболее влажных их вариантах, к поросшим кустарником пойменным лугам, а в заболоченных местностях отсутствует (Пикулик, 1985; Рыжевич, 2001; Jędrzejewska et al., 2003).

Широколиственные и смешанные леса

На севере Среднерусской возвышенности во вторичных мелколиственных лесах с лугами и полянами отмечено пятикратное преобладание травяной лягушки над остромордой по численности (Леонтьева, Перешкольник, 1982).

В начале прошлого века в окрестностях Киева травяная лягушка населяла леса, рощи, кустарниковые заросли, а на лугах в пойме Днепра встречалась редко. Остромордая, напротив, была многочисленна на лугах и гораздо реже встречалась в лесных стациях (Шарлеман, 1917).

На холмистых равнинах юга Польши травяная лягушка встречается во многих местообитаниях, в том числе в лиственных и хвойных лесах, по берегам прудов, реже на лугах. Остромордая предпочитает открытые, заросшие кустарником пространства, лесные поляны, влажные торфяные осоковые луга, отмечена в лесных стациях. При этом вид редко заселял очень сырые заболоченные территории и не встречался у прудов и мелиоративных канав с водой (Juszczuk, 1987).

В широкой долине среднего течения Рейна (около 50° с. ш.) *R. temporaria* заселяет как лесные, так и открытые стации, тогда как *R. arvalis* – только сырые луга, заболоченные леса и поросшие тростником берега (Heimer, 1981).

В Венгерской низменности *R. temporaria* встречается в лиственных лесах в долинах и на склонах. *R. arvalis* населяет сырые луга, обильна и в лесных стациях, расположенных вокруг болот, стариц и в поймах рек (Puky et al., 2005).

На Трансильванском плато (Румыния) в бассейне р. Тырнава Маре располагается холмистая местность с узкими (100–150 м) долинами водотоков. В таких условиях болотные массивы сформироваться не могли. В результате *R. arvalis*, обильная в болотных местностях других частей страны, здесь очень редка, а *R. temporaria* – обычный вид лесных стаций (Hartel et al., 2014).

Побережье Северного моря

Пологохолмистые и равнинные ландшафты Нидерландов практически лишены леса: его остатки покрывают лишь около 8 % территории страны (География Нидерландов, 2014). В условиях избыточного увлажнения и повсеместного хозяйственного освоения летние местообитания бурых лягушек весьма сходны. Это луга, пастбища, кочковатые, с небольшими водоемами и кустарником верещатники и т. п. Расхождение видов в пространстве минимально: *R. temporaria* отмечена в лесополосах и других ландшафтных элементах с лесной растительностью, а *R. arvalis* доминирует на сырых пустошах (moorland), на верховых и низинных болотах (Laan, Verboom, 1990; Vos, Chardon, 1998; Vos et al., 2007; Delft, Creemers, 2008). Примечательно, что в этой части зоны симпатрии оба вида не заселяют как низменное морское побережье, где сосредоточены все озера страны, так и долины крупнейших рек Западной Европы (Рейн, Маас).

Зона лесостепи европейской России

В этой зоне в пределах Среднерусской возвышенности остромордая лягушка обычна в приречных лесах, по днищам логов. Травяная очень редка и встречалась в заливных ольшаниках и островных лесах по террасам, в оврагах, балках и на береговых склонах с выходами грунтовых вод (Птушенко, 1934; Елисеева, 1967; Лада, 1993; Кочетков, Шубина, 2011).

В северной части Приволжской возвышенности остромордая лягушка также населяет различные влажные местообитания, но предпочтение отдает поймам рек, увлажненным смешанным лесам, влажным балкам, заболоченным лугам, болотам. Травяная, как и на Среднерусской возвышенности,

приурочена лишь к сырым местообитаниям с лесом или кустарником вдоль ручьев, рек, прудов. Повсюду здесь она тяготеет к местам выхода грунтовых вод в отрицательных формах рельефа (балки, овраги), которыми богата местность. В отдельных биотопах летом встречались оба вида (Барабаш, 1939; Гаранин, 1983; Лягушка травяная..., 2005; Шляхтин и др., 2005; Ручин, 2015 и др.).

Следует добавить, что в полосе возвышенностей Восточно-Европейской равнины (примерно от 50° с. ш., 7° в. д. до 56° с. ш., 44° в. д.) отмечено заметное участие внепойменных лесных ландшафтных комплексов, включая сухие сосняки, в составе летних местообитаний *R. arvalis* (Красавцев, 1939; Иноземцев, 1978; Juszczuk, 1987; Рыжович, 2001; Glandt, 2014 и др.). Обычны встречи этого вида в лесных стациях на террасах и плакорах Среднерусской и Приволжской возвышенностей (Барабаш, 1939; Глазов, 1975; Леонтьева, Перешкольник, 1982; Рыжов, Ручин, 2007 и др.). Кроме того, остромордая лягушка встречена в смешанных, лиственных и сосновых лесах восточных предгорий Южного Урала (Куранова, Каштанова, 2001). Это несколько искажает создающееся представление о повсеместном предпочтении видом «болотных» местообитаний. К сожалению, в цитированных работах авторы часто не перечисляют всего набора жилых стадий вида в исследованных районах. Возможно, ситуацию проясняет следующая цитата: «В меньшем числе она (остромордая лягушка на севере Приволжской возвышенности. — А. К.) встречается в лесах, расположенных на террасе. Обычно такие места (сосняки, березняки, дубравы) характеризуются пониженной влажностью, что предопределяет низкую численность остромордой лягушки в них. В то же время количество учитываемых лягушек увеличивается при наличии в подобных местах водоема, ручья, влажного оврага и т. п.» (Рыжов, Ручин, 2007, с. 35). Такие болотистые участки встречаются в заселенных этим видом сухих сосняках на песчаных почвах Северо-Германской низменности (Glandt, 2014).

За пределами зоны симпатрии в восточной части ареала *R. arvalis* демонстрирует те же биотопические предпочтения, что и в Европе.

Западно-Сибирская равнина

Повсюду от южных тундр до лесостепи на юге остромордая лягушка достигает максимального обилия в различных вариантах болотных экосистем в поймах и на надпойменных террасах. Это низинные, переходные и комплексные болота, займища, луга, реже приречные смешанные и березовые леса. В сходных условиях на обилии *R. arvalis* отрицательно сказывается степень удаленности от пойм крупных рек, а также увеличение залесенности – доли хвойных пород (Шварц, Ищенко, 1971; Равкин, 1976; Блинова, 1984; Вартапетов, Ануфриев, 1984; Куранова, 2001; Лягушка остромордая..., 2015 и мн. др.).

Алтае-Саянская горная область

В характерных обширных котловинах среднегорья (Турано-Уюкская, Тоджинская) *R. arvalis* обнаружена по заболоченным участкам долин с текущими реками (Коротков, Короткова, 1976; Заповедник Азас, 2014). К востоку, на Лено-Ангарском плато, обитает на заболоченных лугах, на сплавиных по озерам и прудам (Малеев, 2009).

На западе Алтайской части этой горной страны в условиях достаточного увлажнения заметную роль играют высокотравные луга (Катунский хребет), а при избыточном увлажнении (более 2000 мм осадков в год) получают широкое распространение и разнообразные болотные комплексы (Кузнецкий Алатау). В субальпийском поясе остромордая лягушка встречена только на указанных лугах и болотах. На Катунском хребте максимальное обилие этого вида зарегистрировано в березовых горно-долинных лесах. В Кузнецком Алатау, помимо болот, он обитает во влажных смешанных лесах и на пойменных лугах, практически не встречаясь в хвойных лесах. В крупнейшей на Алтае долине р. Чулышман, протянувшейся от засушливых степей до высокогорий с болотистыми кустарниковыми тундрами, изобилуют реки и мелкие и крупные озера, разбросанные по плоским поверхностям нагорий. *R. arvalis* обитает здесь в высокотравных лесах, на увлажненных лугах приозерных террас и пойм, в разреженных лиственных лесах с элементами тундры (Брысова и др., 1961; Яковлев, 1977; Заповедник «Кузнецкий...», 1999, 2014; Вознийчук, Куранова, 2008; Эпова и др., 2013; Катунский..., 2015).

Локомоторные способности остромордой и травяной лягушек существенно различаются. Чтобы убедиться в этом, достаточно даже поверхностного взгляда на их внешний облик (Приложение I). Каплевидная форма тела *R. arvalis*, некрупные размеры (взрослые особи как минимум на треть короче, чем *R. temporaria*) и очевидная прыть (частые короткие прыжки, резкие смены направления движения) позволяют этой юркой лягушке мгновенно скрываться в мелких мочажинах, затаиваться в торфе или переплетениях травы. Напротив, имея массивное тело (взрослые самцы втрое тяжелее) и сильные задние конечности, травяная лягушка обладает мощным аллюром, способна проходить длинные дистанции. Иными словами, остромордая лягушка представляется существом достаточно

«уютно-оседлым», тогда как в случае с травяной мы имеем дело с весьма мобильным животным.

Действительно, протяженные энергичные миграции травяных лягушек на нерестилища, затем к летним местообитаниям, достигающие порой 10 км, в определенной степени упорядоченные широкие перемещения по пространствам нагульных стадий, а также возвратные походы к местам зимовок хорошо известны (Кутенков, 2009). В то же время сколько-нибудь массовые перемещения, совершаемые взрослыми особями местных популяций, не описаны ни для каких периодов годового цикла *R. arvalis*. Известна ситуация, когда эти лягушки держались на истоптанном коровами сыром лугу по одну сторону неширокого канала, но не появлялись на другом его берегу, не испытывавшем пастбищной нагрузки (Delft, Creemens, 2008). Лишь в районах, где условия позволяют или вынуждают *R. arvalis* разбредаться по различным местообитаниям, лягушки к осени могут собираться возле своих репродуктивных стадий, в которых (или поблизости) и проходит зимовка, а весной совершать краткие миграции к нерестилищам (Ищенко, Леденцов, 1987; Glandt, 2014; В. Г. Ищенко, неопubl. данные). Установлено, что в благоприятной обстановке перемещения взрослых особей «оседлых» видов лягушек обычно не превышают радиуса в 700 м от мест репродукции (Rittenhouse, Semlitsch, 2007).

С мобильностью травяной лягушки связана и широта спектра занимаемых ею летних местообитаний в северной части зоны симпатрии. Обычно это разнообразные лесные стадии, заросли кустарника и близлежащие луговые участки. Эта лягушка способна преодолевать малопригодные территории на пути к знакомым местам нагула (Vos et al., 2007). В периферийных частях ареала за пределами лесного биома она вынужденно придерживается тех же «закрытых» стадий. Летние местообитания *R. arvalis* – это прежде всего открытые или полуоткрытые ландшафтные фации, часто заболоченные. Появление вида в «сухих» лесных биотопах связано, по-видимому, с находящимися поблизости болотистыми участками местности.

Обитание в горах

Скандинавские горы

В пределах этого гористого полуострова *R. arvalis* не идет выше 350 м над уровнем моря, единичные находки зафиксированы на 500 м. *R. temporaria* распространена всюду (икрометание отмечено на высоте свыше 1000 м), а до высоты 800 м н. у. м. является обычным видом (Dolmen, 1986, 2008; Elmberg, 1995, 2008).

Среднегорья и низкогорья Центральной Европы представлены полосой, протянувшейся между приатлантическими низменностями (Нидерланды, Северо-Германская и Польская низменности) и горными массивами Альп и Западных Карпат.

В Бескидах травяная лягушка обнаружена на максимальных высотах – до 2000 м н. у. м., тогда как остромордая – не выше 650 м н. у. м. (Berger, 1975).

В одном из давних исследований (Opatrný, 1978) приведены сведения о распространении земноводных в ряде районов бывшей Чехословакии. *R. arvalis* встречалась лишь до высоты 510 м, отсутствуя на невысоких Судетах и Чешско-Моравской возвышенности. При этом только средняя высота находок *R. temporaria* по указанным автором 80 пунктам составляет 520 м н. у. м. (рассчитано мною).

В среднем течении р. Рейн (массив Оденвальд) остромордая лягушка не поднимается из долин выше чем на 180 м н. у. м., тогда как травяная распространена повсеместно до предельных здесь высот около 500 м (Heimer, 1981).

В *Альпах* травяная лягушка оказывается единственным из рассматриваемой пары видов. В долинах северо-западных Альп она существует на высотах более 2000 м (Miaud et al., 1995), а в итальянских Альпах жизнеспособная популяция вида обнаружена почти на 2750 м н. у. м. (Vences et al., 2003).

Восточные Карпаты

Травяная лягушка населяет весь горный массив Карпат. Интерес представляют верхние пределы распространения здесь лягушки остромордой.

Наивысшие точки достоверных находок *R. arvalis* на западном макросклоне Восточных Карпат составляют 742 (центр) и 844 (юг) м н. у. м. В долине верховьев р. Олт, левого притока Дуная, обитают несколько популяций вида. Средняя высота по 18 пунктам встреч, включая указанные выше 844 м, составила 620 м н. у. м. (рассчитано мною по: Sas et al., 2008).

В наиболее высокой части украинских Карпат (Черногора) травяная лягушка встречается повсеместно до 2000 м н. у. м., тогда как остромордая обнаружена лишь однажды на высоте, по-видимому, около 900 м (Гуль, 2001). Есть сведения о нахождении *R. arvalis* в этом регионе на 987 м (Ishchenko, 1997).

В горах Балканского полуострова (массивы Стара Планина, Пирин и Родопы), где остромордая лягушка отсутствует, травяная оказывается обычным видом, но населяет только долины на высотах 1200–2400 м (Petrov, 2007).

В Венгерской низменности (Среднедунайская равнина), лежащей к востоку от Альп и к югу от Западных Карпат, почти все популяции *R. arvalis* обитают на высотах 100–200 м н. у. м. на равнине или на невысоких холмах. Напротив, крупные группировки *R. temporaria* обнаружены только начиная с высот более 600 м (Puku et al., 2005; Puku, Shad, 2008).

Уральский хребет является восточным рубежом зоны симпатрии рассматриваемых видов. На севере этой горной страны остромордая лягушка встречена только на равнине, уже в предгорьях (200–300 м) ее нет. Травяная обычна и в предгорьях, и в горах (Топоркова, Зубарева, 1965; Шварц, Ищенко, 1971; Ануфриев, Бобрецов, 1996). На Среднем Урале (западный макросклон, хребет Басеги) *R. arvalis* многочисленна на равнине, а по заболоченным долинам поднимается на высоты от 200 м и выше, доминируя над *R. temporaria*. На хребтах, наоборот, преобладает или оказывается единственным видом травяная лягушка (Топоркова, Варфоломеев, 1984). В восточных предгорьях Южного Урала травяная лягушка уже редка, а остромордая обнаружена всюду, кроме гольцов и степи, поднимаясь, видимо, до 500 м н. у. м. (Куранова, Каштанова, 2001).

Мы видим, что в горах Европы остромордая лягушка, по сравнению с вездесущей травяной, фактически избегает местностей, расположенных выше 500–600 м н. у. м. Предел для нее составляет здесь, по-видимому, около 900 м н. у. м. (обзор см.: Glandt, 2014), тогда как *R. temporaria* идет на втрое большие высоты. Ситуация меняется, когда мы обращаем внимание на гористую юго-восточную область ареала *R. arvalis*.

В горах Прибайкалья и Забайкалья остромордая лягушка населяет долины и нижние части хребтов, поймы, низовья и дельты рек. В глубине тайги и на высокогорных хребтах ее нет (Швецов, 1977; Байкало-Ленский..., 2014; Витимский..., 2014; Остромордая лягушка..., 2014). В Саянах в двух обширных котловинах: Турано-Уюкской (высота 700–1100 м н. у. м.) и Тоджинской (800–1800 м н. у. м.) вид оказался обычным (Коротков, Короткова, 1976; Заповедник Азас, 2014). В Кузнецком Алатау популяции *R. arvalis* найдены на высотах до 1600 м (Эпова и др., 2013). Наконец, в горах Алтая вид поднимается до 2140 м н. у. м. (Яковлев, 1980) и даже до 2400 м (Возничук, Куранова, 2008). Это близко к зафиксированному максимуму высот для *R. temporaria* в Европе (Альпы).

Основным фактором, лимитирующим высотное распространение лягушек в горных областях, является продолжительность безморозного периода. Так, в Пиренеях не обнаружено устойчивых популяций *R. temporaria* на высотах свыше 2500 м н. у. м., где в конце июля репродуктивные водоемы были еще покрыты льдом, а земля – снегом. Однако в Альпах долинные водоемы с тысячами головастиков этого вида были найдены на высоте почти 2750 м (Vences et al., 2003). Авторы полагают, что горные хребты Пиренеев недостаточно высоки, чтобы обеспечивать в долинах благоприятный температурный режим. Те же проблемы и у остромордой лягушки. На Алтае в высокогорном редколесье с элементами тундры на высотах от 1860 до 2140 м (самая высотная из изученных популяций вида) икрометание *R. arvalis* может начинаться не раньше конца мая – середины июня, когда озера еще покрыты льдом, а уже в конце июля там начинал идти снег (Яковлев, 1980, 1981).

Причины столь резких отличий в высотном распределении двух видов в зоне симпатрии и в то же время наличия свидетельств обитания *R. arvalis* на значительных высотах в горах Сибири заключаются в принципиальном различии свойств рельефа рассматриваемых горных областей Европы и Азии. Сведения о развитии гор, их рельефе и ландшафтах, использованные при написании следующего далее раздела, взяты из монографии Н. А. Гвоздецкого и Ю. Н. Голубчикова «Горы» (1987).

Все европейские горы (Пиренеи, Альпы, Карпаты, Скандинавские и горы Балканского п-ова), включая Урал, имеют преимущественно складчатую структуру, которая возникает в процессе деформации (складки и надвиги) земной коры при ее горизонтальных подвижках. Гораздо меньшую роль играют глыбовые и сводовые поднятия, которые существенно выражены только в рельефе среднегорий и низкогорий Центральной Европы (Рейнские Сланцевые горы, Шварцвальд, Чешский массив и др.), протянувшихся к югу от Среднеевропейской равнины. Эти горные системы линейновытянутые, расчленены слабо разработанными речными долинами, узкими и крутостенными. Среднегорья и низкогорья имеют характер рассеченных эрозией плоскогорий. В известняковых толщах Альп, Карпат и Балканских гор широко распространены карстовые явления (недалеко от своего истока под землей исчезает Дунай).

В европейских горах нет обширных котловин, ширина долин повсюду не превышает первых километров, а их днища почти не бывают плоскими. Тонкие частицы продуктов выветривания

смываются со склонов, выносятся водными потоками и не скапливаются в отрицательных формах рельефа. Из-за сильно расчлененного рельефа и водопроницаемости рыхлых отложений (а то и самих кристаллических пород) болотные образования редки и занимают лишь первые проценты площади, а крупных массивов не существует вовсе (Кац, 1971). Потоки горных рек и ручьев не формируют пойм, долинные леса и луга произрастают на дренированных почвах. Озера имеют ледниковое происхождение, а их берега подвержены заболачиванию в минимальной степени.

Поселения травяной лягушки в горах приурочены к лесистым долинам с текущими по ним речками и ручьями, к берегам озер во всех поясах (Никитенко, 1959; Pascual, Montori, 1981; Heráň, 1982; Serra-Gobo et al., 1998; Vences et al., 1999; Куранова, Каштанова, 2001; Sztatecsny, Hödl, 2009 и мн. др.). В таких условиях остромордая лягушка лишена своего «коренного» ландшафта – плоских заболоченных пространств со стоячей водой. Есть лишь одно известное автору хорошо документированное исключение из этого правила. В румынских Восточных Карпатах на высоте 630–750 м н. у. м. расположена вытянутая долина, не типичная для Альпийского складчатого пояса. Этот водосборный бассейн (Csík Basin) в верховьях р. Олт, шириной около 10 км, имеет пологие склоны, плоское дно и характеризуется выраженной поймой, наносами, надпойменными террасами, ручьями и родниками. В этих условиях сформировались различные болотные экосистемы, сырые луга и временные стоячие водоемы (Demeter et al., 2011). Популяция остромордой лягушки занимала здесь ограниченную территорию площадью 4 км², насчитывая при этом до 2800 половозрелых особей (Demeter, Kelemen, 2011).

В отличие от складчатых горных цепей Европы, в Сибири существуют объединенные в один пояс горные страны (Алтай, Саяны, Забайкалье, Алдан). При формировании этого пояса, протянувшегося почти на 3500 км, ведущее значение имели сводовые и сводово-блоковые поднятия. Обширные участки земной коры испытали воздымание с последующим разбиением на блоки. При этом вознесенные реликтовые поверхности выравнивания образуют участки всхолмленных равнин на плато, нагорьях и плоскогорьях, формируют днища межгорных котловин, выполненных продуктами выветривания. Многочисленные долины и котловины пояса гор Южной Сибири порой столь обширны (десятки километров в ширину и первые сотни в длину), что внутри них выделяют самостоятельные нагорья и хребты.

Такие возвышенные всхолмленные равнины и плоскогорья в силу климатических условий и воднофизических свойств рыхлых отложений обильно обводненные, благоприятны для широкого распространения болотных массивов. Ровные днища речных долин имеют заболоченные поймы, по плоским поверхностям разбросаны многочисленные мелкие и крупные озера. В высокогорьях (Алтай) в пологих долинах и по сглаженным плоскогорьям лежат сырые моховые редколесья и болотисто-кустарниковые тундры, занимающие обширные пространства (Брысова и др., 1961; Кац, 1971).

Жизнеспособные популяции остромордой лягушки населяют все высотные пояса перечисленных горных районов Сибири там, где существуют обширные выположенные поверхности: от заболоченных пойм рек (Витим) до высокогорных тундр (Алтай).

Ландшафтная приуроченность в ареалах и природные особенности их границ

На пространствах зоны симпатрии *R. temporaria* и *R. arvalis* обнаруживаются соседствующие обширные области природных ландшафтов, где один из пары видов успешно существует, а второй практически отсутствует. Остромордая лягушка абсолютно доминирует или оказывается единственным видом в монотонных равнинных болотистых местностях и подверженных половодьям речных бассейнах, а травяная – там, где местность становится возвышенной или гористой и пересеченной. Примеры тому мы находим на северо-востоке Европы (Топоркова, Зубарева, 1965; Лобанов, 1977), в Карело-Кольском регионе (Кутенков, 2009), на Скандинавском п-ове (Gislén, Kauri, 1959; Dolmen, 1986; Elmberg, 1995, 2008), на правом берегу Среднего Поволжья (Ивановская обл.) (Okulova, 1995), в Белоруссии (Пикулик, 1985; Рыжевич, 2001).

Имеется хорошо документированный пример смены крупной популяции травяной лягушки популяцией лягушки остромордой в результате коренного преобразования среды обитания этих земноводных. Оно связано с устройством в 1941–1947 гг. Рыбинского водохранилища на р. Волге.

Междуречье левых притоков Волги – рек Мологи и Шексны – представляло собой незаливаемую древнюю озерную террасу, расчлененную речными долинами. На слабо расчлененной террасе росли хвойные леса, большие пространства занимали верховые болота. Ландшафт долин был разнообразен и включал многочисленные русла речек и ручьев, гривы, мелкие озера, низинные болота и заливные луга, участки смешанного и широколиственного леса. В сырых равнинных местообитаниях террасы была

обычна остромордая лягушка, а в разнообразных стациях пойм травяная оставалась единственным из рассматриваемой пары видов. После заполнения чаши Рыбинского водохранилища большие площади Молого-Шекснинской низины, ставшие побережьем, были подтоплены. Берега начали испытывать значительные (до 5 м) и непостоянные сезонные колебания уровня воды. Со временем подтопленные территории превратились в болота, а пойменные луга, смешанные леса и травяно-кустарничковые заросли погибли. Из этих болотных пространств *R. temporaria* практически исчезла, уступив место значительно увеличившей численность *R. arvalis*, тогда как в сохранившихся по периферии исходных пойменных местообитаниях соотношение видов осталось прямо противоположным (Калецкая, 1953; Дарвинский..., 2014).

Наиболее яркие свидетельства пространственной дивергенции рассматриваемых видов, а именно разобщение на уровне соседствующих крупных природных территориальных комплексов, мы находим в периферийных областях зоны симпатрии.

На севере, в пределах Восточной Фенноскандии, граница распространения остромордой лягушки образует дугу вдоль южного подножия невысоких гор юга Мурманской области (восточная половина Кольского п-ова и, в частности, обширная заболоченная низменность в ее южной части остаются пока неисследованными). Далее граница оконтуривает по равнине северную часть меридионального водораздельного хребта Манселья и, наконец, уходит на юг-юго-запад по восточным отрогам Скандинавских гор. Травяная же лягушка имеет здесь сплошное распространение до пределов материка, населяя как самые высокие горы северных частей Финляндии, Швеции, Норвегии и Мурманской области, так и скалистую тундру Кольского п-ова (Terhivuo, 1981; Elmberg, 1995; Kutenkov, Panarin, 1995; Кутенков, Коросов, 2001).

Крайняя западная часть ареала остромордой лягушки занимает субширотный выступ Восточно-Европейской равнины длиной около 500 км и шириной до 150 км (Glandt, 2014). Этот «угол» ареала с юга ограничен пологими волнистыми, сильно эродированными, подступами к плато Северогерманских гор и массиву Арденны (Бельгия – Горная..., 2015). Рельеф, а также механический и химический состав материнских пород не допускают развития на этих склонах болотных экосистем, а гидросеть представлена лишь небольшими реками и прудами. В таких условиях остромордая лягушка исчезает из состава фауны земноводных (Laan, Verboom, 1990; Delft, Creemers, 2008). Добавлю, что вся западная часть ареала *R. arvalis*, целиком занимающая Среднеевропейскую равнину (Польша, север Германии, Дания и Нидерланды), практически в точности повторяет контур сплошного распространения болотных (торфяных) почв в этой части Европы (Montanarella et al., 2006). Очевидно, что именно отсутствие заболоченных пространств со стоячей водой не пускает остромордую лягушку в Северо-Французскую низменность. Следует подчеркнуть, что в голоцене вид был распространен на запад несколько шире и заселял север Франции, а также юго-восток Великобритании, откуда исчез уже в историческое время (XVIII в.) в результате разрушения болотных местообитаний проведенной мелиорацией (Gleed-Owen, 2000; Roček, Šandera, 2008).

На юге Центральной Европы горные цепи формируют кольцо, образованное отрогами Восточных Альп, дугой Карпат и замкнутое с юга Балканскими горами. Внутри располагается Среднедунайская (Венгерская) равнина, переходящая к востоку в средневысотные (до 1800 м н. у. м.) Западные Румынские горы и сильно расчлененное холмистое Трансильванское плато (рис. 10). Горные цепи, поднимаясь на пути влажных воздушных течений с Атлантики, служат конденсаторами влаги. За год здесь выпадает 1200–2000 мм осадков, и равнина принимает сток с обращенных к ней макросклонов Альп и Карпат. Для рек Венгерской равнины характерны весенние половодья и летние (июнь) паводки. Годовая амплитуда колебаний уровня Дуная достигает 8 м. Расход воды в устье р. Сава в период половодья превышает среднегодовой в 3 раза, в р. Тиса – в 4.7 раза.

В очерченном регионе находят место многие природно-географические комплексы. Это горные массивы с выраженной высотной поясностью, лесистые холмы и расчлененные эрозией среднегорья с широколиственным лесом и зарослями кустарника, плоские равнины со степными участками. В отдельных районах распространены обширные водно-болотные угодья. Если широкие поймы больших рек (Сава, Драва) болотисты, то долины водотоков в восточной среднегорной части узкие, часто крутосклонные и лесистые. При выходе на северо-восточную часть Среднедунайской низменности р. Тиса извилисто течет по широкой пойменной долине в низких берегах, образуя меандры и старицы, разливы. Здесь распространены заболоченные и пойменные луга, болота (География Венгрии, 2014; География Румынии, 2014; География Словении, 2015; География Хорватии, 2015; Дунай, 2015; Украинские..., 2015; Тиса, 2015).

Размещение *R. temporaria* и *R. arvalis* в южно-европейской части зоны симпатрии показано на рис.

10. В этом регионе продвижение остромордой лягушки на юг останавливают сухие степи и агроландшафт. Травяная лягушка не спускается ниже предгорий, где в лесистых низинах обитает совместно с остромордой. Наибольшей численности популяции *R. arvalis* достигают в северо-восточной части этой низменности – по р. Тиса и к востоку от нее (Sas et al., 2006; Puky, Shad, 2008). Вид был обычен и на западе региона у предгорий Альп (выход на равнину рек Сава и Драва), однако в 60–90-е гг. прошлого века в результате интенсивной мелиорации и гидростроительства, которые уничтожили сырые земли и пойменные леса, вид отсюда почти исчез (Vogrin, 1997). В соседнюю Нижнедунайскую низменность оба вида не проникают, однако в охватывающем ее с юга горном массиве Стара Планина *R. temporaria* обычна (Petrov, 2007).

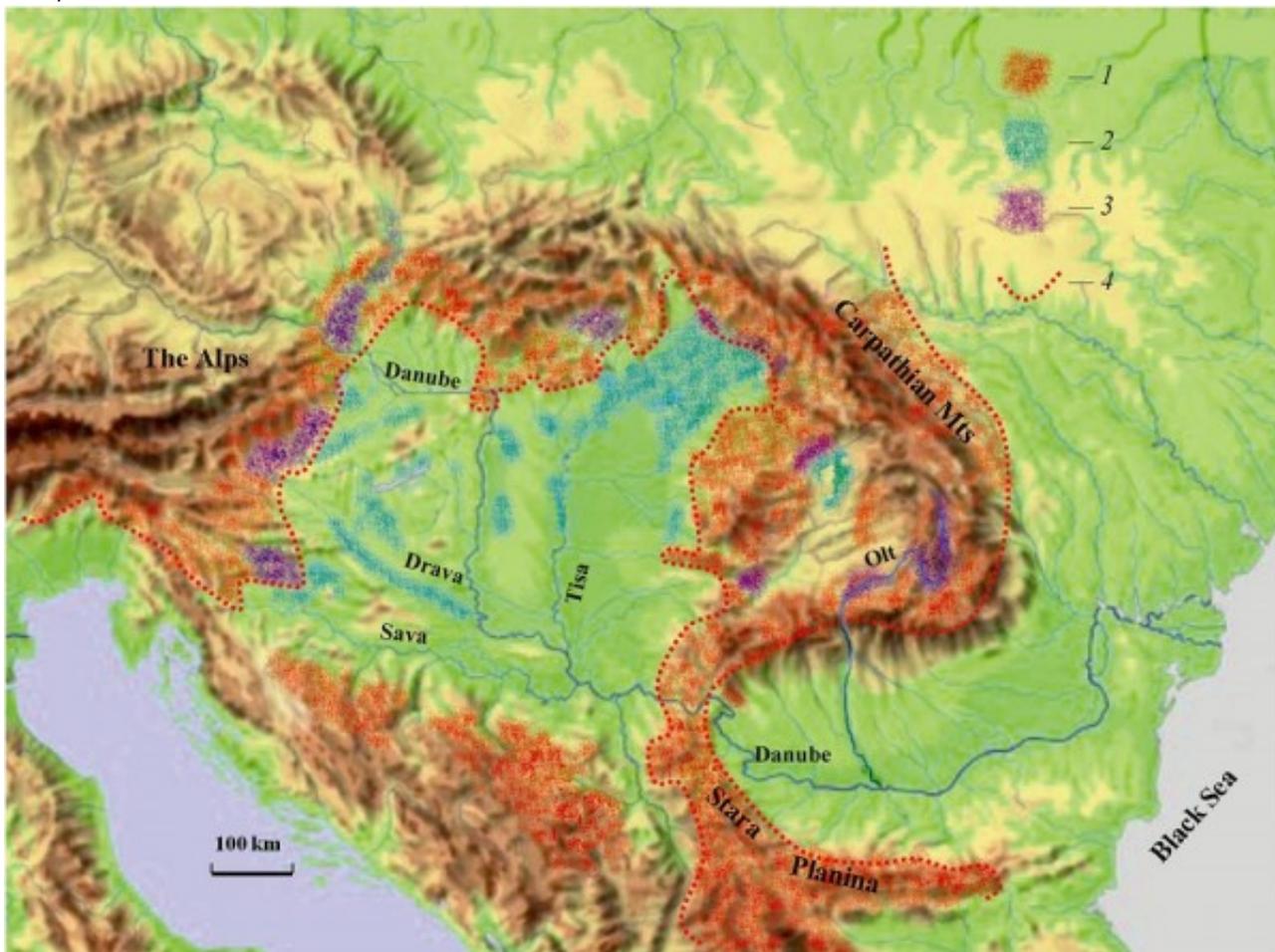


Рис. 10. Распространение травяной и остромордой лягушек на юге зоны симпатрии: 1 – *R. temporaria*, 2 – *R. arvalis*, 3 – районы совместного обитания, 4 – граница сплошного ареала *R. temporaria*. Источники информации: Кушнирук, 1970; Opatrný, 1978; Gasc et al., 1997; Vogrin, 1997; Puky et al., 2005; Petrov, 2007; Covaciu-Marcov et al., 2009a; Glasnović et al., 2009; Jablonski et al., 2012; Cogălniceanu et al., 2013; Vukov et al., 2013. Основа: © László Zentai. 1996: http://lemill.net/content/pieces/uppiece.2008-04-20.3183877257/image_large

Fig. 10. Distribution of the common frog and the moor frog in the south of sympatry zone; 1 – *R. temporaria*, 2 – *R. arvalis*, 3 – joint inhabited ranges, 4 – boundary of the continuous range of *R. temporaria*. Sources: Kushniruk, 1970; Opatrný, 1978; Gasc et al., 1997; Vogrin, 1997; Puky et al., 2005; Petrov, 2007; Covaciu-Marcov et al., 2009 a; Glasnović et al., 2009; Jablonski et al., 2012; Cogălniceanu et al., 2013; Vukov et al., 2013. Basic map: © László Zentai. 1996: http://lemill.net/content/pieces/uppiece.2008-04-20.3183877257/image_large

Другой регион периферии зоны симпатрии травяной и остромордой лягушек, который необходимо рассмотреть, охватывает области юга Русской равнины в секторе с географическими координатами 49°–56° с. ш. и 36°–49° в. д. Район почти полностью занимает лесостепь, он включает также широколиственные леса, а на северо-востоке и элементы южной тайги.

Протянувшиеся параллельно друг другу Среднерусская и Приволжская возвышенности похожи.

Это местности, сильно рассеченные речной и овражно-балочной сетью, глубина эрозионного вреза достигает 100-120 м. Небольшие реки немногочисленны. Более крупные имеют хорошо разработанные русла и развитые поймы. Многочисленные озера имеют разное происхождение, большинство из них пойменные. Отдельные районы обеих возвышенностей обладают значительными запасами подземных вод. Верхние водоносные горизонты иногда вскрыты оврагами и балками, и вода из них поступает в гидросеть, питает родники и образует заторфованные «потные места». Среднерусская возвышенность характеризуется умеренно-континентальным климатом, Приволжская – континентальным. Северная ее часть относится к зоне с недостаточным увлажнением, а южная – засушливая.

На Среднерусской возвышенности вплоть до южных ее склонов в растительном покрове участвуют, а иногда и преобладают по занимаемой площади, лесные экосистемы: нагорные и байрачные дубравы, пойменные ольшаники. Распространены участки лугово-степной и степной растительности. Для севера Приволжской возвышенности свойственно сочетание таежных и широколиственных лесов (лесистые балки) и степных участков, залесенность местами достигает 50 % территории. Однако уже за 53° с. ш. доля лесного компонента в составе лесостепи не превышает 5 %. Из-за глубокого вреза речных долин, густой сети оврагов и балок и дефицита влажности заболоченность охватывает десятки доли процента территории обеих возвышенностей. Основу составляют пойменные болотные массивы. На Среднерусской возвышенности существуют сфагновые болота, имеющие растительность северного, бореального типа (Кац, 1971; Республика..., 2014; Центрально-Черноземный..., 2014; Заповедник «Белогорье», 2016; Ульяновская..., 2016).

Расположенная между этими возвышенностями Окско-Донская низменность представляет собой плоскую равнину. Северная часть Окско-Донской равнины, ограниченная на юге рекой Окой, получила название Мещерской низменности, а ее центральная и южная части именуется Тамбовской равниной.

В плоской Мещерской низине озера имеют в основном ледниковое происхождение и постепенно заболачиваются. Много и пойменных озер, которые являются остатками старых русел рек. Озера связаны с окружающими болотами, от которых и получают питание. Нередки обширные заболоченные бессточные понижения. У всех рек низменности интенсивно развита пойменная терраса, ширина которой колеблется от десятков метров до 20 км. Крупные реки (Ока, Мокша, Цна, Пра) весной поднимаются на 5-8 м (иногда до 10 м) над меженным уровнем. Продолжительность половодья составляет 25-65 дней. Затапливает не только луговые участки пойм и болота, но и значительные площади лесов.

Пространства Тамбовской равнины эродированы достаточно слабо. Оврагами пересечены, за редким исключением, только крутые и высокие участки склонов долин крупных рек. Наряду с небольшой густотой расчленения невелика и глубина врезания эрозионной сети. Междуречья и межбалочные пространства представляют собой плоскую слабо дренированную равнину. Озерность невысока, это почти исключительно пойменные озера в долинах крупных рек (Дон, Хопер, Воронеж).

По всей Окско-Донской равнине произрастают хвойные, хвойно-широколиственные, вторичные березовые леса. Черноольховые болотные леса распространены в Мещерской низине, на Тамбовской равнине они редко встречаются по заболоченным участкам пойм. В Мещерской низине очень высока заболоченность территории, преобладают переходные и низинные массивы. Ныне почти вся Тамбовская равнина – это агрокультурные ландшафты, леса занимают около 8-10 % территории (Окский..., 2014; Республика..., 2014; Воронежский..., 2016; География Воронежской..., 2016; Мещерская низменность, 2016; Окско-Донская..., 2016).

Травяная лягушка обычна в лесных стациях севера Среднерусской возвышенности. Раньше, хоть и была редка, но встречалась почти до южной ее оконечности. Ныне популяция этой лягушки сохранилась, видимо, лишь по Дону и его правым притокам в восточных отрогах возвышенности (до 50°30' с. ш.). На Приволжской возвышенности *R. temporaria* занимает ее северную часть до 52°40' с. ш. На северо-западе (Мордовия) вид спускается в «язык» Окско-Донской равнины, где становится очень редким или считается исчезнувшим к настоящему времени. На всем остальном пространстве равнины теперь сохранились, по-видимому, редкие изолированные поселения на юго-востоке Мещерской низины и на востоке Тамбовской равнины у окраины Приволжской возвышенности. На всем очерченном пространстве юга Русской равнины вид встречается в лесных и кустарниковых стациях по берегам рек, озер. Особенно часто его связывают с выходами на поверхность грунтовых вод в оврагах, балках и прочих эрозионных формах рельефа. Открытых заболоченных долин рек и степных участков травяная лягушка избегает.

Что касается остромордой лягушки, то она здесь самый многочисленный вид *Anura* в наземных

биотопах и встречена повсюду, кроме самых освоенных человеком районов. Пункты с высокой и очень высокой численностью вида приходятся на районы Мещерской низины и на пойменные местообитания в долинах рек. На Среднерусской и Приволжской возвышенностях лягушка встречается и в лесных внепойменных стациях. За пределами Окско-Донской равнины ареал *R. arvalis* спускается к югу до дельты Дона (Аммон, 1928; Птушенко, 1934; Елисеева, 1967; Глазов, 1975; Леонтьева, Перешкольник, 1982; Гаранин, 1983; Перешкольник, Леонтьева, 1989; Травяная лягушка..., 2001; Лягушка травяная..., 2004; Лягушка травяная..., 2005; Рыжов, Ручин, 2007; Белик, 2010; Кочетков, Шубина, 2011; Травяная лягушка..., 2012б; Центрально-Черноземный..., 2014; Заповедник «Белогорье», 2015; Ручин, 2015; Воронежский..., 2016; Травяная лягушка..., 2011).

Далее к востоку, уже на восточных склонах Приволжской возвышенности, травяная лягушка становится редка, а в степное Заволжье не заходит нигде. К середине XX в. вид исчез из среднего течения р. Урал в пределах Оренбургской области и теперь на юг за пределы лесостепи не выходит (Травяная лягушка..., 1998; Лягушка травяная..., 2014).

Восточная и восток-юго-восточная граница ареала травяной лягушки огибает восточные предгорья Полярного и Приполярного Урала, затем прилегающие, приподнятые (50-200 м н. у. м.) эродированные и рассеченные речной сетью Северо-Сосьвинскую возвышенность и Туринскую равнину. Далее граница идет по отрогам Южного Урала (до 52° с. ш.). В этой протяженной полосе периферии ареала лягушка держится, в основном, по берегам и долинам небольших рек (Травяная лягушка..., 2012а; Амфибии..., 2014; Травяная лягушка..., 2014; Лягушка травяная, 2015). Совершенно очевидно, что продвижению *R. temporaria* на восток от обозначенной границы препятствуют гидрологические условия Западно-Сибирской равнины. Многочисленные реки испытывают непостоянные и колоссальные весенние половодья – до 11 м превышения над нулем графика. Они иногда полностью заливают поймы на срок до трех месяцев (Максимов, Мерзлякова, 1981). Низкие междуречья равнины заболочены. К югу от этого «угла» ареала преградой для вида оказываются степные пространства с дефицитом влаги, заливаемыми паводком стоячими водоемами и полным отсутствием лесных стадий.

Распространение *R. arvalis* на восток и юго-восток за пределы зоны симпатрии частично рассмотрено в предыдущих разделах. Восточной преградой оказывается тектонический уступ Среднесибирского плоскогорья вдоль правого берега Енисея и плато Путорана на крайнем северо-востоке ареала (Кузьмин, 2012). К югу от плоскогорья остромордая лягушка заселяет невысокое эродированное и заболоченное плато с Подкаменной Тунгуской. Далее ареал узкой полосой по долине р. Лены протягивается на восток примерно до 124° в. д. (Боркин и др., 1981; Заповедник «Тунгусский», 2014). В Северном Казахстане ареал *R. arvalis* доходит на юг до 50° с. ш. Для этих степных районов характерен засушливый континентальный климат. Гидрографическая сеть представлена небольшими реками, многочисленными мелкими речками и временными водотоками. Имеется масса (тысячи) озер, представляющих собой бессточные мелководные водоемы. Все водотоки разливаются весной, заполняя низкие места долин, сухие старицы, наполняя озера. С началом спада воды реки и озера превращаются в цепочки плесов. Повсюду по берегам здесь распространены тростниковые и осоковые болота, формируются сплавины (Кац, 1971; Природные..., 2014). Основными стациями остромордой лягушки на данном участке периферии ареала оказываются исключительно болотные местообитания в поймах средних и малых рек, по берегам озер, в долинах временных водотоков (Динесман, 1953; Исакова, 1959; Кривко, 1976; Природные..., 2014).

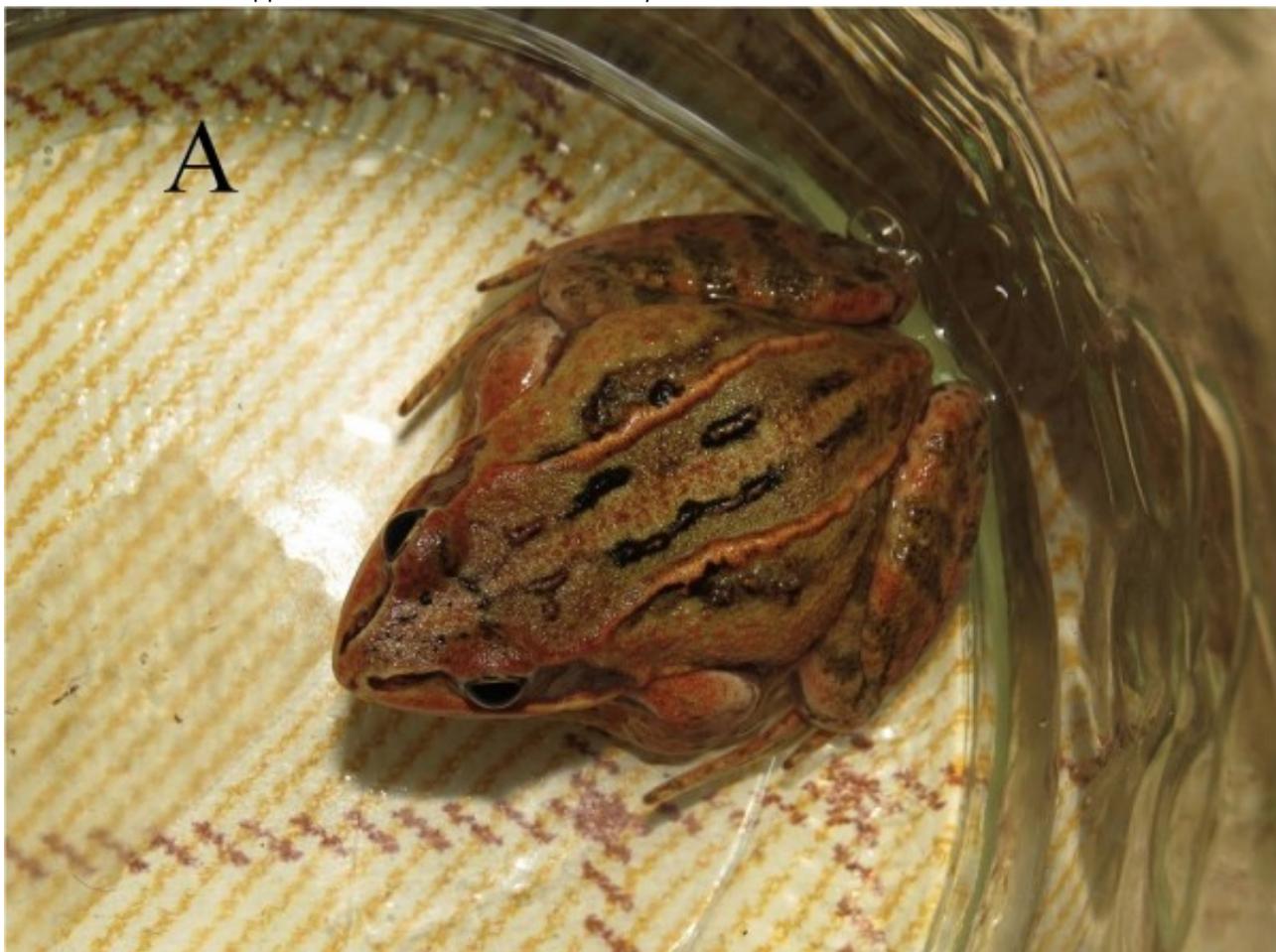
И несколько слов об обитаемых ландшафтах краевых частей ареалов двух видов. На лишенных лесной растительности равнинах Заполярья, в альпийском поясе европейских гор или горных тундрах Урала популяции *R. temporaria* приурочены к берегам озер, к заболоченным ложбинам стока, поросшим кустарником или криволесьем, к болотам, не образующим здесь крупных массивов (Топоркова, Зубарева, 1965; Vences et al., 1999, 2003; Гуль, 2001; Кутенков, 2009; Sztatecsny, Hödl, 2009 и др.). Населенные видом урочища что в скалистых тундрах арктического побережья, что в альпийских долинах Балканских гор имеют заметное внешнее сходство (Приложение II, рис. 1, 2). Места обитания *R. arvalis* на севере (тундра) и на юге (горы Южной Сибири) – это те же обширные заболоченные пространства, что и в других частях ареала (Приложение II, рис. 3, 4). В приведенных примерах ни высота над уровнем моря, ни главные характеристики рельефа, в который вписаны жилые станции лягушек, ни характер растительности не имеют значения для существования видов.

Приложение I

Внешний вид взрослых остромордой и травяной лягушек

Appendix I

The external appearance of *R. arvalis* and *R. temporaria* adults





Остромордая (А) и травяная (В) лягушки, помещенные в одинаковые стеклянные сосуды
R. arvalis (А) and *R. temporaria* (В). Frogs are placed in the similar glass vessels

Приложение II
Места обитания травяной и остромордой лягушек в краевых частях ареалов за пределами
зоны симпатрии

Appendix II
Habitats of the common frog and the moor frog in marginal parts of their geographic ranges outside of
sympatry zone
Rana temporaria



Рис. 1. Скалистая тундра Кольского п-ова. Координаты 69°00' с. ш., 36°00' в. д. Крайний север ареала *R. temporaria* (http://www.chinamobil.ru/travel/kolski2012/IMG_1534.jpg)

Fig. 1. Rocky tundra of the Kola Peninsula. Coordinates: 69°00' N, 36°00' E. Northernmost part of *R. temporaria* geographic range (http://www.chinamobil.ru/travel/kolski2012/IMG_1534.jpg)



Рис. 2. Вид в массиве Пирин, Балканские горы. Координаты: 41°40' с. ш., 23°30' в. д. Высота ок. 1500 м н. у. м. Крайний юг ареала *R. temporaria* (<http://static.bnews.bg/16ce92e4e85c.jpg>)

Fig. 2. A view in the Pirin massif, Balkan Mountains. Coordinates: 41°40' N, 23°30' E. Altitude cca. 1500 m

a. s. l. Southernmost part of *R. temporaria* geographic range (<http://static.bnews.bg/16ce92e4e85c.jpg>)

Rana arvalis



Рис. 3. Большеземельская тундра. Координаты 68° с. ш., 63° в. д. Крайний север европейской части ареала *R. arvalis* (<http://rilmark.ru/catalog/20121108/20121108:571-799-610/20121108:571-799-610-download.jpg>)
Fig. 3. The Bolshezemel'skaya Tundra. Coordinates: 68° N, 63° E. Northernmost part of *R. arvalis* geographic range in Europe (<http://rilmark.ru/catalog/20121108/20121108:571-799-610/20121108:571-799-610-download.jpg>)



Рис. 4. Тоджинская среднегорная котловина в горной системе Саяны, Южная Сибирь. Координаты: 52°40' с. ш., 97°30' в. д. Высота около 1200 м н. у. м. Юго-восточная периферия ареала *R. arvalis* (<http://muzmix.com/images/songs/101868/6.jpg>)

Fig. 4. The mid-mountain Todzhinskaya Hollow in Sayany Mountains, South Siberia. Coordinates: 52°40' N, 97°30' E. Altitude cca. 1200 m a. s. l. The south-east periphery of *R. arvalis* geographic range (<http://muzmix.com/images/songs/101868/6.jpg>)

Заключение

Распространение травяной лягушки повсюду в ареале связано с ландшафтными урочищами, для которых характерен выраженный микро- или мезорельеф. Гидрографическая сеть может быть хорошо развитой или примитивной, но наличие небольших постоянных и временных водотоков и проточных озер обязательно: непромерзающие, насыщенные кислородом зимовальные водоемы определяют сам факт присутствия данного вида в той или иной местности. Обычно представлены и различные малые водоемы. Особенности рельефа не допускают существенных половодий и паводков на реках и в озерно-речных системах, которые сопровождались бы большими разливами. Часто присутствуют небольшие болота евтрофно-мезотрофного ряда, участки заболоченных земель. Распространению вида сопутствует лесная растительность, а в тундре и в альпийском ландшафте – кустарниковые заросли и криволесье. Нерест происходит в прибрежных, пойменных и сходных по гидрологическому режиму замкнутых относительно глубоких временных и постоянных объемах воды, порой далеко удаленных от мест зимовки. Коллективное кучное икротетание препятствует смыву кладок с мелководий. В условиях достаточного увлажнения и благодаря относительно высокой вагильности в период нагула вид может использовать практически любые местообитания указанных ландшафтных урочищ. Более того, при неблагоприятных условиях (засуха) эти амфибии способны, преодолевая значительные расстояния, отыскивать влажные станции и концентрироваться там (Гумилевский, 1941; Сергеев, Ветшева, 1942).

В противоположность травяной, для мест распространения остромордой лягушки характерна принципиально иная морфология ландшафта. Остромордая лягушка оказывается, в терминах ландшафтоведения, видом плоских и вогнутых мезоформ и гидроморфных участков равнинного рельефа с застойными водоемами. В любой местности вид населяет прежде всего обводненные

болотные урочища, заливаемые половодьем участки долин, тростниковые сплавины, сырые вересковые пустоши и прочие «мокрые земли», чем вполне оправдывает свое название «болотная» или «вересковая» лягушка, принятое во многих европейских языках. В разных физико-географических условиях такие урочища то суживаются до оторочки по берегам рек, озер или морских заливов, то занимают господствующее положение в ландшафте, как, например, в Западной Сибири или на равнинных тундрах Севера. «Тундра – это в некотором смысле чудовищно разросшееся таежное моховое болото» (Еськов, 2008, с. 235). В населенных видом урочищах древесная или кустарниковая растительность часто не представлена вообще. Зимовка, нерест (рассеянное размещение кладок икры) и нагул *R. arvalis* осуществляются практически в одном и том же биотопе. Остромордые лягушки в норме оседлы, однако у сеголеток обнаружено весьма интенсивное расселение: расстояние в 700 м они проходят за неделю (Ищенко, 2008; см. также Glandt, 2014).

Только там, где происходит взаимопроникновение «коренных» ландшафтов каждого из видов – в обширных областях северной и западной частей Восточно-Европейской равнины и прилегающей к Уралу части Западно-Сибирской равнины, – удается наблюдать примеры действительной симпатрии *R. arvalis* и *R. temporaria*.

Очевидными форпостами распространения *R. temporaria* являются горы. Из 15 тыс. км границы ареала, если ее очертить по крайним точкам нахождения вида на материке, половина приходится на горные массивы и подобные природные обстановки. На востоке это Урал. Благодаря горам Скандинавии и низким скалистым тундрам Кольского п-ова она достигает рубежей континента в Северной Европе. На юго-западе вид заселяет Пиренеи, на юге – южные отроги Альп, Балканские горы и Карпаты. В горы Балканского п-ова глубоко проникают свойственные умеренным широтам лесные ландшафты (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987), и по этим горам (массив Родопы) ареал вида доходит к югу до 41°20' с. ш. (Petrov et al., 2006), до побережья Эгейского моря здесь остается всего 50 км.

Ареал *R. arvalis* простирается от западных (4° в. д., юго-запад Голландии) до восточных (124° в. д., средняя Лена) пределов на 7800 км, а по меридиану 70° в. д. – на 2400 км. Все горные цепи Европы и Урал, которые способствуют распространению *R. temporaria*, остромордой лягушке, наоборот, препятствуют. Здесь уместно вспомнить давнее заключение Б. Стюгрена о том, что *R. arvalis* неспособна преодолевать горы (Stugren, 1966). Его необходимо дополнить одним существенным обстоятельством: она не поднимается лишь в европейские складчатые горы. Но выровненные эрозией и вознесенные остатки древних равнин в горах Южной Сибири – это те же населенные видом ландшафтные единицы, что и повсюду в ареале. Благодаря им вид не только может существовать в высокогорье Алтая, но и смог проникнуть в северный Китай (см. Glandt, 2014).

Недавно была предпринята попытка с помощью специальных программных средств осуществить количественную оценку отношения к физико-географическим условиям и установить потенциальные ареалы трех видов *Anura* (в том числе *R. arvalis* и *R. temporaria*) на территории бывшего СССР (Пузаченко и др., 2011). За основу взяты все известные географические точки находок лягушек. С использованием баз данных и информации со спутниковых карт в соответствие этим точкам поставлены значения многочисленных (108) климатических переменных, значения дифференцированных вегетационных индексов NDVI (или дифференцированного индекса растительности, или биологической продуктивности). Рельеф был представлен 6 характеристиками. Путем соответствующих процедур все климатические переменные сведены к четырем параметрам: континентальность, в основном зимой; тепло-влагообеспеченность с октября по март; сумма осадков и биологическая продукция за май – сентябрь; средние температуры за май – сентябрь. Переменные характеристики рельефа сведены к четырем компонентам: экспозиция поверхности; уклон поверхности; иерархическая организация – 4 уровня высоты; форма поверхности – выпуклые и вогнутые формы. Точки встреч вида, характеризуемые всеми переменными, будут соответствовать определенной подобласти общего экологического пространства, которую можно определить как видоспецифическую (= многомерная фундаментальная экологическая ниша). «Проекция этого многомерного пространства на территорию даст потенциальный ареал с внутренней структурой, в котором каждой “точке” земной поверхности ставится в соответствие вероятность обнаружения вида» (с. 341). Построенные ареалы интерполируют возможное размещение вида на существенно большую территорию с подобным климатом и рельефом.

Не углубляясь в детали (например, весьма сомнительным критерием видится отношение видов к тепло- и влагообеспеченности зимой; «Очевидно, что *R. temporaria* в сравнении с *R. arvalis* предпочитает более теплую зиму...» (с. 347)), необходимо обратить внимание на два упущения. Во-первых, авторы оценивали отношение видов к переменным, соответствующим географическому пункту находки, а не местообитанию популяций конкретных видов, что они вполне осознают (см. с. 349 цитируемой работы).

И показатели таких существенных, на мой взгляд, условий, как гидрологический режим территории, густота речной сети, заболоченность (процент площади болот и заболоченных земель от всей площади (Киреев, 1984), мозаичность или низменный характер ландшафта и т. п., в анализ не вошли. По-видимому (и к большому сожалению), полных баз данных с этими физико-географическими характеристиками просто не существует.

Во-вторых, в задачи Ю. Г. Пузаченко с коллегами входил анализ частей ареалов, расположенных лишь в границах бывшего СССР. Между тем, как показано выше, наиболее яркие черты пространственной дивергенции *R. arvalis* и *R. temporaria* мы находим именно за западными пределами анализируемого авторами пространства. Причем решающая роль в этом «расхождении» видов принадлежит рельефу при почти полном подобии большинства климатических составляющих. Выводу о том, что «рельеф вносит некоторую дифференциацию в размещение видов, создавая основу для разделения территории *R. arvalis* и *R. temporaria*. Первая тяготеет в целом к возвышенностям, вторая – к долинам» (с. 348), категорически противоречит реальная ситуация в Западной Европе.

В результате получилось, что потенциальный ареал травяной лягушки на востоке (см. рис. 6 цитируемой работы) занимает всю Западно-Сибирскую равнину (что в принципе невозможно ввиду специфики экологии данного вида) и не распространяется на возвышенности и в горы Сибири. Более того, согласно вероятностной модели, на Северном Урале *R. temporaria* вообще не должна бы существовать (рис. 6б) – вопреки имеющимся фактам. Остромордая лягушка, напротив, может, хотя и с небольшой вероятностью, не только обитать почти во всех горных системах азиатской части России, но и встречаться на Малом Кавказе и в Армянском нагорье. А Среднесибирскую низменность (среднее течение Оби) с большим числом точек находок вида, как и сильно заболоченную и испещренную озерами Яно-Индигирскую низменность, модель представляет как пустые области (см. рис. 5).

Библиография

Аврамова О. С., Булахов В. Л., Бобылев Ю. П. Брачное поведение и системы «спаривания» у озерной и остромордой лягушек [Mating behavior and «pairing» systems of the lake frog and the moor frog] // Групповое поведение животных: Доклады участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1976. С. 6-8.

Аммон П. Л. Список амфибий и рептилий Тульской губернии [List of amphibians and reptiles of Tula district] // Журн. Тульский край. Тула, 1928. С. 44-52.

Амфибии Красной книги Башкортостана. Травяная лягушка [Amphibians of Red data book of Bashkortostan. The Common frog] / В. Ф. Хабибуллин. URL: <http://redbook.ru/article80.html> (дата обращения 22.03.2014).

Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. Амфибии и рептилии. Фауна европейского Северо-Востока России [Amphibians and reptiles. Fauna of the European North-East of Russia]. Т. IV. СПб.: Наука, 1996. 131 с.

Байкало-Ленский заповедник [The Baykalo-Lensky Reserve]. URL: http://irkipedia.ru/content/baykalo_lenskiy_zapovednik (дата обращения 12.12.2014).

Банников А. Г. Экологические условия зимовок травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) в Московской области [Ecological conditions of hibernation of the common frog in Moscow region] // Сборник научных студенческих работ МГУ. Зоология. М., 1940. Вып. XVI. С. 41-64.

Банников А. Г., Денисова М. Н. Очерки по биологии земноводных [Studies on amphibians' biology]. М.: Учпедгиз, 1956. 168 с.

Барабаш И. И. Обзор стационарного распределения позвоночных животных в Кададинском опытном лесничестве Пензенской области [Review of a stationary distribution of vertebrates in the Kadadinsky experimental forest district of Penza province] // Бюллетень Воронежского общества естествоиспытателей. Воронеж, 1939. Т. 3. Вып. 2. С. 21-29.

Белик В. П. Материалы к фауне и экологии земноводных степного Придонья [On amphibian fauna and ecology in the steppe part of the Don basin] // Современная герпетология. 2010. Т. 10. Вып. 3/4. С. 89-100.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

Белимов Г. Т., Седалищев В. Т. К биологии остромордой лягушки, обитающей в Якутии [To the biology of *Rana arvalis* in Yakutia] // Экология. 1979. № 5. С. 92-95.

Бельгия — Горная энциклопедия [Belgium — Mining encyclopaedia]. URL: <http://www.mining-enc.ru/b/belgiya> (дата обращения 19.04.2015).

Блинова Т. К. Земноводные северной лесостепи Зауралья [Amphibians of the northern forest-steppe of Zaural'ye] // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 4-го Всесоюзного совещания. Ч. V. Вопросы герпетологии. Свердловск, 1984. С. 5-6.

Боркин Л. Я., Белимов Г. Т., Седалищев В. Т. О распространении лягушек рода *Rana* в Якутии [On distribution of frogs of the genus *Rana* in Yakutia] // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. С. 18-24.

Брысова Л. П., Кожевникова Р. К., Коротков И. А., Криницкий В. В. Физико-географические условия северо-восточного Алтая и задачи изучения его природы [Physico-geographic conditions of the north-east Altai and tasks of its nature investigation] // Труды Алтайского государственного заповедника. Горно-Алтайск, 1961. Вып. 4. С. 3-32.

Вартапетов Л. Г., Ануфриев В. М. Остромордая лягушка в Притазовской северной тайге [Moor frog in the northern taiga of Pritazovie] // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 4-го Всесоюзного совещания. Ч. V. Вопросы герпетологии. Свердловск, 1984. С. 7-8.

Витимский заповедник [Visimsky Reserve]. URL: <http://vitimskiy.ru/index.php/sovremennoe-sostoyanie-ekosistem> (дата обращения 12.12.2014).

Вознийчук О. П., Куранова В. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) [Amphibians and reptiles of Katun nature reserve and adjacent territories (the Central Altai)] // Современная герпетология. 2008. Т. 8. Вып. 2. С. 101-117.

Воронежский заповедник [Voronezhsky Reserve]. URL: <http://zapovednik-vrn.ru/o-zapovednike1/priroda/> (дата обращения 17.02.2016).

Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края [Amphibians and reptiles of Volga-Kama district]. М.: Наука, 1983. 175 с.

Гвоздецкий Н. А., Голубчиков Ю. Н. Горы [Mountains]. М.: Мысль, 1987. 399 с.

География Венгрии [Geography of Hungary]. <http://www.gecont.ru/articles/geo/hungury.htm> (дата обращения 22.03.2014).

География Воронежской области [Geography of Voronezh province]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/География_Воронежской_области (дата обращения 17.02.2016).

География Нидерландов [Geography of the Netherlands]. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/holland.htm> (дата обращения 22.03.2014).

География Румынии [Geography of Romania]. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/romania.htm> (дата обращения 22.03.2014).

География Словении [Geography of Slovenia]. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/slovenia.htm> (дата обращения 19.04.2015).

География Хорватии [Geography of Croatia]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/География_Хорватии (дата обращения 19.04.2015).

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

Глазов М. В. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы [On the role of *Rana terrestris* in controlling the abundance of invertebrates in the biocenoses of oak groves] // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 6. С. 59-66.

Гуль И. Р. Земноводные и пресмыкающиеся хребта Черногора (Украинские Карпаты) [Amphibians and reptiles of the Chernogora ridge, Ukrainian Carpathians] // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино). М., 2001. С. 74-75.

Гумилевский Б. А. О некоторых эколого-фаунистических исследованиях на Валдайской возвышенности [On some ecology-faunistic investigations in Valday Upland] // Известия Всесоюзного Географического общества. 1941. Т. 73. Вып. 1. С. 129-136.

Дарвинский заповедник [Darvinsky Reserve]. URL: <http://www.darvinskiy.ru/ecosistem.php> (дата обращения 21.12.2014).

Динесман Л. Г. Амфибии и рептилии юго-востока Тургайской столовой страны и Северного Приаралья [Amphibians and reptiles of the south-east of Turgay table-country and Northern Priaralje] // Труды ИГ АН СССР. Вып. 54. М., 1953. С. 383-422.

Дунай [Danube]. URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Дунай> (дата обращения 19.04.2015).

Елисеева В. И. Фауна низших наземных позвоночных Центрально-Черноземного заповедника [Fauna of the lower terrestrial vertebrates in Central Black earth Reserve] // Труды Центрально-Черноземного заповедника. Вып. 10. М.: Лесная промышленность, 1967. С. 83-87.

Еськов К. Ю. Удивительная палеонтология [Striking paleontology]. М.: ЭНАС, 2008. 312 с.

Заповедник Азас [Azas Reserve]. URL: <http://green-azas.ru/zapovednik-azas/fiziko-geograficheskaya-kharakteristika.html> (дата обращения 12.12.2014).

Заповедник «Белогорье» [The Belogorie Reserve]. URL: <http://www.zapovednik-belogorye.ru> (дата обращения 09.02.2016).

Заповедник «Кузнецкий Алатау» [The Kuznetsky Alatau Reserve]. Кемерово, 1999. 255 с.

Заповедник «Кузнецкий Алатау». Фауна. URL: <http://www.kuz-alatau.ru/priroda/fauna/#midl> (дата обращения 12.12.2014).

Заповедник «Тунгусский» [The Tungusky Reserve]. URL: <http://www.tunzap.ru> (дата обращения 12.12.2014).

Ивантер Э. В. Материалы по экологии травяной лягушки на Севере [Survey data on ecology of the common frog in the North] // Труды заповедника «Кивач». Петрозаводск, 1969. Вып. 1. С. 136-145.

Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах [Significance of insectivore birds in forest ecosystems]. Л.: ЛГУ, 1978. 264 с.

Искакова К. Земноводные Казахстана [Amphibians of Kazakhstan]. Алма-Ата, 1959. 92 с.

Ищенко В. Г. Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы [Long-term studies of demography of amphibian populations: contemporary problems and methods] // Вопросы герпетологии: Материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 9-13 октября 2006 г.). СПб., 2008. С. 151-169.

Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

остромордой лягушки [Influence of environmental conditions on the age structure dynamics of the moor frog] // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 40-51.

Калецкая М. Л. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища [Fauna of amphibians and reptiles of Darvinsky Reserve and their variations influenced by Rybinskoe reservoir] // Рыбинское водохранилище. Ч. 1. М., 1953. С. 171-186.

Катунский природный биосферный заповедник [The Katun Nature Biosphere reserve]. <http://www.turistka.ru/altai/info.php?ob=1202> (дата обращения 14.10.2015).

Кац Н. Я. Болота земного шара [Mires of the world]. М.: Наука, 1971. 296 с.

Киреев Д. М. Эколого-географические термины в лесоведении [Ecological and geographical terms in forestry]. Новосибирск: Наука, 1984. 182 с.

Кондрашев С. Л., Гнубкин В. Ф., Диментман А. М., Орлов О. Ю. Роль зрительных стимулов в брачном поведении самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*), серой жабы (*Bufo bufo*) и зеленой жабы (*Bufo viridis*) [Role of visual stimuli in the breeding behaviour of *Rana temporaria*, *Bufo bufo* and *Bufo viridis*] // Зоологический журнал. 1976. Т. 55. Вып. 7. С. 1027-1037.

Корнеева Т. М., Быков А. В., Речан С. П. Наземные позвоночные низовьев реки Онеги [Terrestrial vertebrates of the lower part of Onega river]. М.: Наука, 1984. 89 с.

Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) [Ecology of the *Vipera berus* in the North]. Петрозаводск, 2010. 264 с.

Коросов А. В., Фомичев С. Н. Ведущие факторы размещения амфибий на островах Кижского архипелага [Key factors of amphibians distribution on the islands of the Kizhi archipelago] // 10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника «Кижы». Петрозаводск, 2005. С. 120-126.

Коросов А. В., Фомичев С. Н. Территориальное размещение бурых лягушек в период размножения [Spatial distribution of brown frogs during breeding period] // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды КНЦ РАН. Вып. 11. Петрозаводск, 2007. С. 85-92.

Коротков Ю. М., Короткова Е. Б. Некоторые данные об экологии остромордой лягушки *Rana terrestris* в Туве [New data on ecology of *Rana terrestris* in the Tuva] // Экология. 1976. Вып. 3. С. 102-103.

Кочетков С. Н., Шубина Ю. Э. Распространение и экология травяной лягушки в Липецкой области [Distribution and ecology of the common frog in Lipetsk oblast'] // Вопросы герпетологии: Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Казань, 12-17 октября 2009 г.). СПб., 2011. С. 113-118.

Красавцев Б. А. Материалы по экологии остромордой лягушки (*Rana terrestris* Andr.) [Data on ecology of the moor frog] // Вопросы экологии и биоценологии. Л.: ЛГУ, 1939. Вып. 4. С. 253-267.

Кривко А. М. К распространению и экологии амфибий Северного Прикаспия [On the distribution and ecology of amphibians of Northern Prikaspiy] // Биологические науки. Алма-Ата, 1976. Вып. 3. С. 46-48.

Кузьмин С. Л. Земноводные и пресмыкающиеся северо-запада Москвы [Amphibians and reptiles of the north-west of Moscow] // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: МОИП, 1989. С. 48-60.

Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР [Amphibians of the former Soviet Union]. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.

Куранова В. Н. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

[Population dynamics in anuran amphibians in the south-west of Western Siberia] // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино). М., 2001. С. 147-149.

Куранова В. Н., Каштанова М. В. Земноводные и пресмыкающиеся Ильменского заповедника и окрестностей г. Миасс (Челябинская обл.) [Amphibians and reptiles of the Ilmensky Reserve and Miass suburb area (Chelyabinsk province)] // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино). М., 2001. С. 149-152.

Кутенков А. П. Размножение и некоторые черты экологии остромордой лягушки в средней Карелии [Breeding and some ecological patterns of the moor frog in middle Karelia] // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 4-го Всесоюзного совещания. Ч. V. Вопросы герпетологии. Свердловск, 1984. С. 25.

Кутенков А. П. Размножение бесхвостых амфибий южной Карелии и влияние на него некоторых форм хозяйственной деятельности [Breeding of anuran amphibians in southern Karelia and impact of human activity] // Антропогенные воздействия на природу заповедников. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1990. С. 38-50.

Кутенков А. П. Динамика размеров печени, жировых тел и гонад у травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек [Dynamics of liver, fat bodies and gonads dimensions in the common frog and the moor frog] // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1991. С. 14-24.

Кутенков А. П. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-Западе России [Ecology of *Rana temporaria* in the North-West of Russia]. Петрозаводск, 2009. 140 с.

Кутенков А. П., Коросов А. В. Материалы по биогеографии амфибий Карело-Кольского края [Biogeography of amphibians of the Kola-Karelian region] // Биогеография Карелии. Труды КНЦ РАН. Сер. Б. Вып. 2. Петрозаводск, 2001. С. 103-109.

Кутенков А. П., Панарин А. Е., Шкляревич Ф. Н. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова [Breeding ecology of anuran amphibians of Karelia and Kola Peninsula] // Наземные позвоночные животные в заповедниках севера европейской части РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1990. С. 54-70.

Кушнирук В. А. О зимовках некоторых земноводных в условиях западных областей Украины [On the hibernation of some amphibians in the western provinces of Ukraine] // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: ЛГУ, 1964. С. 37-38.

Кушнирук В. А. К изучению биологии остромордой лягушки на западе Украины [On the biology of the moor frog in the west of Ukraine] // Фауна Молдавии и ее охрана: Материалы докладов Первой республиканской конф. Кишинев, 1970. С. 141.

Лада Г. А. Эколого-фаунистический анализ амфибий центрального Черноземья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Ecological and faunistic analysis of amphibians in central Chernosem'ye]. СПб., 1993. 22 с.

Леонтьева О. А. Некоторые вопросы экологии бурых лягушек на северной границе их ареала [Some aspects of ecology of brown frogs in the northern border of their geographical area] // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах: Тез. докл. Всесоюзной совещ. Сыктывкар, 1989. С. 146.

Леонтьева О. А., Перешкольник С. Л. Индикаторная роль герпетофауны в биоценозах с различной антропогенной трансформацией [Indicator role of herpetofauna in ecosystems with different anthropogenic transformation] // Животный мир центра лесной зоны европейской части СССР. Калинин, 1982. С. 49-62.

Лобанов В. А. Распространение остромордой лягушки в Большеземельской тундре [Distribution of the moor frog in Bolshezemelskaya tundra] // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 134-135.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

Лягушка остромордая. Герпетофауна Тюменской области [The moor frog. Herpetofauna of Tyumen province]. URL: http://herptyumen.narod.ru/amphibia/rana_arvalis.html (дата обращения 26.10.2015). Лягушка травяная [The common frog] / В. А. Кривошеев // Красная книга Ульяновской области (грибы, животные). Т. 1. Ульяновск, 2004. URL: <http://geohobby.ru/enc/02-3-1-002.html> (дата обращения 24.09.2014).

Лягушка травяная [The common frog] / О. А. Ермаков // Красная книга Пензенской обл. Т. 2. Пенза, 2005. С. 105.

Лягушка травяная [The common frog] / А. И. Файзулин, А. Г. Бакиев // Красная книга Самарской обл. Т. II. Редкие виды животных. С. 237. URL: https://issuu.com/dd_nn/docs/krasnaq_kniga_samarskoj_oblasti_tom_2 (дата обращения 14.09.2014).

Лягушка травяная. Герпетофауна Тюменской области [The common frog. Herpetofauna of Tyumen province]. URL: http://herptyumen.narod.ru/amphibia/rana_temporaria.html (дата обращения 26.10.2015).

Ляпков С. М. Многолетняя динамика численности популяций бурых лягушек Подмоскovie: естественные флуктуации или результат усиления антропогенных воздействий? [Long-term number dynamics of brown frog populations in Moskowskaya province: natural fluctuations or the response to the increased anthropogenic impact?] // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино). М., 2001. С. 171-173.

Максимов А. А., Мерзлякова Е. П. Характеристика разливов в пойме Оби за 1968-1977 гг. [Characteristic of overflows in the floodplain of the Ob river in 1968-1977] // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск, 1981. С. 165-174.

Малеев В. Г. К распространению амфибий и рептилий на территории Усть-Ордынского Бурятского автономного округа (верхнее Приангарье) [to distribution of amphibians and reptiles in the territory of Ust-Ordinsky autonomous region (upper Priangar'ye)] // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 1. С. 48-49.

Мещерская низменность [The Meshchera lowland]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Мещёрская_низменность (дата обращения 17.02.2016).

Никитенко М. Ф. Земноводные Советской Буковины [Amphibians of the Soviet Bukovina] // Животный мир Советской Буковины. Черновцы, 1959. С. 160-205.

Окский заповедник [Oksky Reserve]. URL: <http://oksky-reserve.ru/index/geography/> (дата обращения 21.12.2014).

Окско-Донская равнина [The rivers Oka and Don Plain]. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Окско-Донская_равнина (дата обращения 17.02.2016).

Остромордая лягушка [The moor frog] // Красная книга Республики Бурятия. URL: http://www.minpriroda-rb.ru/redbook/2004/animals/amphibious_index.php?ELEMENT_ID=2449 (дата обращения 24.09.2014а).

Остромордая лягушка [The moor frog] / О. Н. Чернышова, Л. Н. Ердаков, В. Н. Куранова, М. В. Пестов // Информационные материалы к герпетофауне Сибири. URL: http://www.balatsky.de/NSO/Amphibii/Rana_arvalis.htm (дата обращения 09.09.2014б).

Панченко И. М. Эффективность размножения остромордой лягушки юго-востока Мещеры [Reproduction efficiency of *Rana arvalis* in the south-eastern Meshchera] // Экология. 1980. № 6. С. 95-98.

Перешкольник С. Л., Леонтьева О. А. Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника [Long-term observations on the variation of the herpetofauna in Prioksko-terrasny State Reserve] // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

М.: МОИП, 1989. С. 84-96.

Пикулик М. М. Земноводные Белоруссии [The amphibians of Belarus]. Минск, 1985. 192 с.

Преображенская Е. С., Байкалова А. С. Численность и биотопическое распределение земноводных вне водоемов [Abundance and habitat distribution of amphibians beyond the ponds] // Животный мир южной тайги. Проблемы и методы исследования. М.: Наука, 1984. С. 83-90.

Природные объекты Актюбинской области [Nature objects of Aktiubinsk province]. URL: <http://kzgov.docdat.com/docs/76/index-3326806.html> (дата обращения 05.09.2014).

Птушенко Е. С. Наземные позвоночные Курского края. 1. Амфибии и рептилии [Terrestrial vertebrates of the Kursk region. Amphibians and reptiles] // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1934. Т. 33. Вып. 1. С. 35-51.

Пузаченко Ю. Г., Кузьмин С. Л., Сандлерский Р. Б. Количественная оценка ареалов (на примере представителей рода *Rana*) [Quantitative estimation of area parameters (on the example of genus *Rana*)] // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 5. С. 339-354.

Равкин Ю. С. Численность и распределение земноводных в лесной зоне Западной и Средней Сибири [Abundance and distribution of the amphibian in the forest zone of the Western and Middle Siberia] // Экология. 1976. № 5. С. 53-61.

Республика Мордовия. Географический обзор [Mordovia Republic. Geographic review]. URL: www.geografia.ru/mordovia.html (дата обращения 04.09.2014).

Ручин А. Б. Экология земноводных и пресмыкающихся Мордовии. Сообщение 2. Травяная лягушка, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 [Ecology of amphibians and reptiles of Mordovia. The common frog *Rana temporaria*] // Труды Мордовского государственного природного заповедника. Саранск, 2015. Вып. 14. С. 344-358.

Рыжевич К. К. Ландшафтно-типологическая и ландшафтно-географическая изменчивость соотношения обилия травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в Беларуси [Landscape and geographical variation in the proportion of *Rana temporaria* and *Rana arvalis* numbers in Belarus] // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино). М., 2001. С. 254-255.

Рыжов М. К., Ручин А. Б. Биология остромордой лягушки *Rana arvalis* в Мордовии. Сообщение 1. Распространение, численность и биотопы [Biology of *Rana arvalis* in Mordovia. Distribution, abundance and habitats] // Биологические науки Казахстана. 2007. № 3. С. 33-39.

Северцов А. С., Ляпков С. М., Сурова Г. С. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек (Anura, Amphibia) [Comparative analysis of ecological niches of common frog and moor frog] // Журнал общей биологии. 1998. Т. 59. № 3. С. 279-301.

Седалищев В. Т., Белимов Г. Т., Бекенева Г. Н. Некоторые морфофизиологические адаптации остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в южной Якутии [Some morphophysiological adaptations of *Rana arvalis* in southern Yakutia] // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1981. С. 122-123.

Сергеев А. М., Ветшева А. Г. К вопросу о влиянии засухи на динамику численности травяной лягушки в европейской части СССР [On the drought impact on the number dynamics of the common frog in European part of USSR] // Зоологический журнал. 1942. Т. 21. Вып. 5. С. 202-206.

Стариков В. П., Матковский А. В. Распространение и некоторые стороны экологии травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) севера Западной Сибири [Spread and some aspects of the common frog ecology in the north of Western Siberia] // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 12. С. 125-128.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

Тиса [Tisa]. URL: http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_geo/4887/%D0%A2%D0%B8%D1%81%D0%B0 (дата обращения 19.04.2015).

Топоркова Л. Я., Варфоломеев В. В. К распределению амфибий и рептилий на хребте Басеги [On distribution of amphibians and reptiles on Basegi mountain ridge] // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 4-го Всесоюз. совещ. Ч. V. Вопросы герпетологии. Свердловск, 1984. С. 44-45.

Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале [On the ecology of the common frog in the Polar Ural] // Труды Института биологии УФ АН СССР. 1965. Вып. 38. С. 189-193.

Травяная лягушка [The common frog] / А. В. Давыгора // Красная книга Оренбургской обл. Животные и растения. Оренбург, 1998. URL: <http://oort.aari.ru/rbdata/1100/bio/8480> (дата обращения 24.09.2014).

Травяная лягушка [The common frog] / М. В. Дидорчук // Красная книга Рязанской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Рязань, 2001. С. 138.

Травяная лягушка [The common frog] / С. В. Репитунов, А. И. Масалькин // Красная книга Воронежской обл. Т. 2. Животные. Воронеж, 2011. С. 258.

Травяная лягушка [The common frog] / В. Г. Ищенко // Красная книга Курганской области. Земноводные. Курган, 2012а. С. 94.

Травяная лягушка [The common frog] / Г. А. Лада, А. С. Соколов // Красная книга Тамбовской области: Животные. Тамбов, 2012б. С. 208.

Травяная лягушка [The common frog] / В. Л. Вершинин, М. В. Чибиряк // Уральская экологическая энциклопедия. URL: <http://ecoinf.uran.ru/00003437.html> (дата обращения 31.03.2014).

Украинские Карпаты — география [Ukrainian Carpathians — the geography]. URL: http://uchebnikonline.com/geografia/geografiya_-_oliynik_yab/ukrayinski_karpati.htm (дата обращения 17.10.2015).

Ульяновская область. Географический обзор [Ulyanovsc province. Geographic review]. URL: <http://www.geografia.ru/ulyan.html> (дата обращения 17.02.2016).

Фомичев С. Н. Экология островных популяций бурых лягушек в Карелии: Дис. ... канд. биол. наук [Ecology of island populations of brown frogs in Karelia]. Петрозаводск, 2004. 188 с.

Центрально-Черноземный биосферный заповедник [Central Black earth Reserve]. URL: <http://zaroved-kursk.ru> (дата обращения 05.09.2014).

Шапошников Л. В., Головин О., Сорокин М., Тараканов А. Животный мир Калининской области [Fauna of the Kalinin province]. Калинин, 1959. 460 с.

Шарлеман Э. В. Заметка о фауне пресмыкающихся и земноводных окрестностей Киева [Note about fauna of amphibians and reptiles in the Kiev surroundings] // Материалы к познанию фауны юго-западной России. Киев, 1917. С. 1-17.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные [Ways of adaptations of terrestrial vertebrates to the Subarctic living conditions]. Свердловск, 1971. 60 с.

Швецов Ю. Г. Земноводные и пресмыкающиеся северного Прибайкалья [Amphibians and reptiles of northern Priбайkalie] // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 232-235.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4–51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии [Fauna of the Saratov province. Vol. 4. Amphibians and reptiles]. Саратов, 2005. 116 с.

Эпова Л. А., Куранова В. Н., Бабина С. Г. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) [Species diversity, spatial distribution, and abundance of amphibians and reptiles in Kuznetsk Alatau natural reserve in altitude gradient (south-east of Western Siberia)] // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 77–97.

Яковлев В. А. Распространение и биотопическое размещение амфибий и рептилий в Алтайском заповеднике [Distribution and habitat allocation of amphibians and reptiles in Altai Reserve] // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 241–242.

Яковлев В. А. О размножении и развитии остромордой лягушки, *Rana arvalis* в Алтайском заповеднике [On reproduction and development of the moor frog, *Rana arvalis*, in Altai nature reserve] // Экология и систематика амфибий и рептилий. Труды ЗИН АН СССР. 1979. Т. 89. С. 109–117.

Яковлев В. А. К вертикальному распространению и размножению остромордой лягушки в Алтайском заповеднике [On vertical distribution and reproduction of *Rana terrestris* in Altai Reserve] // Экология. 1980. № 4. С. 89–90.

Яковлев В. А. Материалы по размножению остромордой лягушки в условиях высокогорий [Data on reproduction of *Rana arvalis* under conditions of highmountains] // Экология. 1981. № 1. С. 97–101.

Andrén C., Nilson G. Effects of acidification on Swedish brown frogs // Memoranda soc. fauna et flora fennica. 1988. Vol. 64. № 3. P. 139–141.

Bea A., Rodriguez-Tejedor J. D., Jover L. L. Relations between meteorological variables and the initiation of the spawning period in populations of *Rana temporaria* L. in the Atlantic region of the Basque Country (northern Spain) // Amphibia – Reptilia. 1986. Vol. 7. № 1. P. 23–31.

Berger L. Gady I p̄azy (Amphibia et Reptilia) // Fauna s̄odkowodna Polski. № 4. Warszawa; Poznań, 1975. 109 s.

Cogălniceanu D., Szekely P., Samoilă C., Iosif R., Tudor M., Plăiașu R., Stănescu F., Rozyłowicz L. Diversity and distribution of amphibians in Romania // ZooKeys. 2013. № 296. P. 35–57. DOI: 10.3897/zookeys.296.4872.

Costanzo J., de Amaral C., Rosendale A., Lee R. Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog. // Journ. of exp. boil. 2013. Vol. 216. P. 3461–3473.

Covaciu-Marcov S.-D., Cicort-Lucaciu A., Gaceu O., Sas I., Ferenti S., Bogdan H. The herpetofauna of the south-western part of Mehedinți County, Romania // North-western journ. of zool. (Romania). 2009a. Vol. 5. № 1. P. 142–164. URL: http://www.lacerta.de/AS/Bibliografie/BIB_4967.pdf (дата обращения 23.08. 2015).

Covaciu-Marcov S.-D., Dincă I., Dimancea N. The herpetofauna of the hydrographical basin of the Moca stream from Valea lui Mihai town, Bihor County, Romania // Bihorean biologist. 2009b. Vol. 3. № 2. P. 125–131. URL: <http://biozoojournals.ro/bihbiol/cont/v3n2/bb.031118.Covaciu.pdf> (дата обращения 30.04. 2015).

Delft J. van, Creemers R. Distribution, status and conservation of the moor frog (*Rana arvalis*) in the Netherlands // Zeitschrift für feldherpetologie. 2008. Suppl. 13. P. 255–268. URL: <http://www.ravon.nl/Portals/0/Pdf/21-van%20Delft%20%20Creemers%20DEF%20DEF.pdf> (дата обращения 15.01.2013).

Demeter L., Csergő A.-M., Sándor A. D., Imets I., Vizauer C. T. Natural treasures of the Csík Basin (Depresiunea Cicului) and Csík Mountains (Munții Ciucului) // Mountain hay meadows: hotspots of biodiversity and traditional culture. 2011. URL: http://www.mountainhaymeadows.eu/online_publication/03-natural-treasures-of-the-csik-bas

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

in-and-csik-mountains.html (дата обращения 30.04. 2015).

Demeter L., Kelemen A. Data on the distribution and population size of amphibians in the Csík Mountains (Munții Ciucului), Eastern Carpathians, Romania // Mountain hay meadows: hotspots of biodiversity and traditional culture. 2011. URL: http://www.mountainhaymeadows.eu/online_publication/06-data-on-the-distribution-and-population-size-of-amphibians-in-the-csik-mountains.html (дата обращения 30.04. 2015).

Dolmen D. Norwegian amphibians and reptiles; current situation 1985 // Studies in Herpetology (Roček Z. ed.). Prague, 1986. P. 743-746.

Dolmen D. Distribution, habitat, ecology and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Norway // Zeitschrift für feldherpetologie. 2008. Suppl. 13. P. 167-178.

Elmberg J. Åkergrodan. En artöversikt samt nya rön om dess utbredning i Nord-och Mellansverige // Fauna och flora. 1978. Vol. 73. № 2. P. 69-78.

Elmberg J. Apparent lack of territoriality during the breeding season in a boreal population of common frogs *Rana temporaria* // Herpetol. Journ. 1986. Vol. 1. № 2. P. 81-85.

Elmberg J. Factors affecting male yearly mating success in the common frogs *Rana temporaria* // Behav. ecol. sociobiol. 1991. Vol. 28. P. 125-131.

Elmberg J. Grod- och kräldjurens utbredning i Norrland // Natur i Norr (Umeå). 1995. Årgång 14, h. 2. P. 57-82.

Elmberg J. Ecology and life history of the moor frog (*Rana arvalis*) in boreal Sweden // Zeitschrift für feldherpetologie. 2008. Suppl. 13. P. 179-194.

Elmberg J., Lundberg P. Intraspecific variation in calling, time allocation and energy reserves in breeding male common frogs *Rana temporaria* // Annales zool. fennici. 1991. Vol. 28. № 1. P. 23-29.

Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martinez R., Maurin H., Oliviera M., Sofianidou T., Veith M., Zuiderwijk A. (eds). Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Paris, 1997. 516 p.

Gislén T., Kauri H. Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles, with notes on their growth and ecology // Acta vertebrat. 1959. Vol. 1. № 3. P. 191-397.

Glandt D. *Rana arvalis* Nilsson, 1842 — Moorfrosch // Handbuch der reptilian und amphibien Europas/ Band 5/III A: froschlurche (Anura) III A (Ranidae I). AULA-Verlag, 2014. S. 12-113.

Glasnovič P., Krystufek B., Sovinc A., Bojović M., Porej D. Protected area gap analysis (final report). 2009. 327 p. URL: <http://www.discoverdinarides.com/files/file/gap-analysis-final-report-1363265933.pdf>

Gleed-Owen C. P. Subfossil records of *Rana cf. lessonae*, *Rana arvalis* and *Rana cf. dalmatina* from Middle Saxon (c. 600-950 AD) deposits in eastern England: evidence for native status // Amphibia – Reptilia. 2000. Vol. 21. P. 57-65.

Haapanen A. Site tenacity of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*R. arvalis* Nilss.) // Annales zool. fennici. 1970. Vol. 7. № 1. P. 61-66.

Hangartner S., Laurila A., Räsänen K. Adaptive divergence of the moor frog (*Rana arvalis*) along an acidification gradient // BMC Evolutionary Biology. 2011. Vol. 11. P. 336. URL: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/366> (дата обращения 13.03.2015).

Hartel T., Öllerer K., Demeter L., Nemes Sz., Moga C., Cogălniceanu D. Using a habitat based approach in mapping amphibian distribution in Romania: study case of the Saxon cultural landscape in the Târnava Mare

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

basin. URL: www.mihaieminescutrust.org/files/studies/Hartel.amphibian.distribution.pdf (дата обращения 23.09.2014).

Heimer W. Amphibienvorkommen im Ostteil des landkreises Darmstadt-Dieburg // Hess. faun. briefe. 1981. Vol. 1. № 2. S. 20-23.

Heráň I. Výsledky výzkumu prostorové aktivity skokana hnédého, *Rana temporaria* L., 1758, v Krknosském národním parku // Sborník národného muzea v Praze. 1982. T. 38 B. № 4. S. 239-263.

Ishchenko V. *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Atlas of amphibians and reptiles in Europe (Gasc J.-P. ed.). Paris, 1997. P. 128-129.

Jablonski D., Jandzik D., Gvoždik V. New records and zoogeographic classification of amphibians and reptiles from Bosnia and Herzegovina // North-western journ. of zool. (Romania). 2012. Vol. 8. № 2. P. 324-337. URL: <http://biozoojournals.3x.ro/nwjz/index.html>

Jędrzejewska B., Brzeziński M., Jędrzejewski W. Seasonal dynamics and breeding of amphibians in pristine forests (Białowieża National Park, E Poland) in dry years // Folia zool. 2003. Vol. 52. № 1. P. 77-86.

Juszczak W. Płazy i gady krajowe. Warszawa, Cześć 2, 1987. 384 s.

Koskela P., Pasanen S. The wintering of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Aquilo, ser. zool. 1974. Vol. 15. P. 1-17.

Kutenkov A. P., Panarin A. E. Ecology and status of populations of the common frog (*Rana temporaria*) and the moor frog (*Rana arvalis*) in northwestern Russia with notes on their distribution in Fennoscandia // Amphibian populations in the Commonwealth of Independence States: current status and declines. Moscow: Pensoft, 1995. P. 64-70.

Laan R., Verboom B. Effects of pool size and isolation on amphibian communities // Biol. conserv. 1990. Vol. 54. P. 251-262.

Loman J. Macro- and microhabitat distribution in *Rana arvalis* and *R. temporaria* (Amphibia, Anura, Ranidae) during summer // Journ. of herpetol. 1978. Vol. 12. № 1. P. 29-33.

Loman J. Annual and daily locomotor activity of the frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* // Brit. journ. of herpetol. 1980. Vol. 6. № 3. P. 83-85.

Loman J. Density and survival of *Rana arvalis* and *Rana temporaria* // Alytes. 1984. Vol. 3. № 4. P. 125-134.

Loman J., Andersson G. Monitoring brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in 120 south Swedish ponds 1989-2005. Mixed trends in different habitats // Biological conserv. 2007. Vol. 135. P. 46-56.

Loman J., Lardner B. Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment // Journ. of applied ecol. 2006. P. 690-700.

Miaud C., Guyétant R., Humbert A. Age structure in montane population of common frog (*Rana temporaria*) // 8th Ordinary general meeting Societas Eur. Herpetol. Bonn, 1995. P. 85-86.

Montanarella L., Jones R. J. A., Hiederer R. The distribution of peatland in Europe // Mires and Peat. 2006. Vol. 1. Article 01, 10 pp. URL: <http://www.mires-and-peat.net>.

Okulova N. M. Amphibians in northern European Russia // Amphibian populations in the Commonwealth of Independent States: current status and declines. Moscow: Pensoft, 1995. P. 59-63.

Opatrný E. Beitrag zur erkenntnis der verbreitung der amphibienfauna in der Tschechoslowakei // Acta univer.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

palack. olom. 1978. Т. 59. S. 205-220.

Pasanen S., Karhaää M. Can boreal common frog (*Rana temporaria* L.) survive in frost? // Annales zool. fennici. 1997. Vol. 34. № 4. P. 247-250.

Pasanen S., Sorjonen J. Partial terrestrial wintering in a northern common frog population (*Rana temporaria* L.) // Annales zool. fennici. 1994. Vol. 31. № 2. P. 275-278.

Pascual X., Montori A. Contribucion al estudio de *Rana temporaria* L. (Amphibia, Ranidae) en Santa Fe del Monsteny (Barcelona). I. Descripcion de la zona y estima de la poblacion // Miscel. zool. 1981. № 7. P. 109-115.

Petrov B. 4. Amphibians and reptiles of Bulgaria: fauna, vertical distribution, zoogeography, and conservation // Biogeography and ecology of Bulgaria (V. Fet and A. Popov eds.). Springer, 2007. P. 85-107. URL: <http://www.nmnh.com/downloads/pdfs/petrov-boyan/biogeograpy-ecology-bulgaria-2007-85-107.pdf>.

Petrov B., Tzankov N., Strijbosch H., Popgeorgiev G., Beshkov V. The herpetofauna (Amphibia and Reptilia) of the Western Rhodopes mountain (Bulgaria and Greece) // Beron P. (ed.). Biodiversity of Bulgaria. 3. Biodiversity of Western Rhodopes (Bulgaria and Greece). Sofia, 2006. P. 863-912. URL: http://www.lacerta.de/AS/Bibliografie/BIB_1439.pdf

Puky M., Shád P. Distribution and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Hungary // Zeitschrift für feldherpetologie. 2008. Suppl. 13. P. 309-316.

Puky M., Shád P., Szövényi G. Magyarország herpetológiai atlasza. Herpetological atlas of Hungary. Budapest, 2005. 207 p.

Räsänen K., Laurila A., Merilä J. Carry-over effects of embryonic acid conditions on development and growth of *Rana temporaria* tadpoles // Freshwater biol. 2002. Vol. 47. P. 19-30.

Rittenhouse T., Semlitsch R. Distribution of amphibians in terrestrial habitat surrounding wetlands // Wetlands, 2007. Vol. 27. № 1. P. 153-161. URL: http://www.researchgate.net/publication/226216986_Distribution_of_amphibians_in_terrestrial_habitat_surrounding_wetlands.

Roček Z., Šandera M. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective // Zeitschrift für feldherpetologie. 2008. Suppl. 13. P. 135-150.

Sas I., Covaciu-Marcov S.-D., Demeter L., Cicort-Lucaciu A.-S., Strugariu A. Distribution and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Romania // Zeitschrift für feldherpetologie. 2008. Suppl. 13. P. 337-354.

Sas I., Covaciu-Marcov S.-D., Kovács E.-H., Radu N.-R., Tóth A., Popa A. The populations of *Rana arvalis* Nills. 1842 from the Ier Valley (The Western Plain, Romania): present and future // North-western journ. of zool. (Romania). 2006. Vol. 2. № 1. P. 1-16. <http://01.nwjz.2.1.Sas.pdf>

Savage R. M. The breeding behaviour of the common frog *Rana temporaria* Linn., and *Bufo bufo* Linn. // Proc. zool. soc. London, 1934. Vol. 6. P. 55-70.

Serra-Cobo J., Lacroix G., White S. Comparison between the ecology of the new europaean frog *Rana pyrenaica* and that of four pyrenean amphibians // Journ. of zool. 1998. Vol. 246. № 2. P. 147-154.

Schmid W. D. Survival of frogs in low temperature // Science. 1982. Vol. 215. № 4533. P. 697-698.

Schweiger M. *Rana arvalis* near Vienna (видео). URL: <http://www.youtube.com/watch?v=bXJMK3ocgFY> (дата обращения 19.11.2014).

Strijbosch H. Habitat selection of amphibians during their aquatic phase // Oikos. 1979. Vol. 33. № 3. P. 363-372.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065

Storey K. B. Persistence of freeze tolerance in terrestrially hibernating frogs after spring emergence // Copeia. 1987. № 3. P. 720-726.

Stugren B. Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nills. // Annales zool. fennici. 1966. Vol. 3. № 1. P. 29-39.

Sztatecsny M., Hödl W. Can protected mountain areas serve as refuges for declining amphibians? Potential threats of climate change and amphibian chytridiomycosis in alpine amphibian population // Ecology of mountains. 2009. Vol. 1. № 2. P. 19-24.

Sztatecsny M., Preininger D., Freudmann A., Matthias-Claudio L., Maier F., Hödl W. Don't get the blues: conspicuous nuptial coloration of male moor frogs (*Rana arvalis*) support visual mate recognition during scramble competition in large breeding aggregations // Behav. ecol. sociobiol. 2012. Vol. 66. P. 1587-1593. DOI: 10.1007/s00265-012-1412-6.

Terhivuo J. Provisional atlas and population status of the Finnish amphibian and reptile species with reference to their ranges in northern Europe // Annales zool. fennici. 1981. Vol. 18. № 3. P. 139-164.

Thiesmeier B. Untersuchungen zur Jahresaktivität der erdkrote (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) und des grasfrosches (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) im Niederbergischen land // Decheniana. 1992. Vol. 145. S. 146-164.

Vences M., Grossenbacher K., Puente M., Palanca A., Vieites D. The Cambales fairy tale: elevational limits of *Rana temporaria* (Amphibia, Ranidae) and other European amphibians revisited // Folia zool. Vol. 2003. 52. № 3. P. 189-202. URL: <http://www.ivb.cz/fovia/52/2/189-202.pdf>.

Vences M., Pique N., Lopez A., Puente M., Miramontes C., Vieites D. R. Summer habitat population estimate and body size variation in a high altitude population of *Rana temporaria* // Amphibia - Reptilia. 1999. Vol. 20. № 4. P. 426-435.

Vogrin N. The status of Amphibians in Slovenia // Froglog. The newsletter of IUCN DAPTF. 1997. № 20. P. 1-2.

Vos C. C., Chardon J. P. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis* // Journ. of applied ecol. 1998. Vol. 35. P. 44-56.

Vos C. C., Goedhart P., Lammertsma D., Spitzen-Van der Sluijs A. Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*) // Herpetol. j. 2007. Vol. 17. P. 174-182.

Vukov T., Kalezić M., Tomović L., Krizmanić I., Jović D., Džukić G. Amphibians in Serbia — distribution and diversity patterns // Bull. of the Natural Museum (Serbia). 2013. № 6. P. 90-112. DOI: 10.5937/bnhmb1306090V

Wind-Larsen H., Jørgensen C. B. Hormonal control of seasonal growth in a temperate zone toad *Bufo bufo* // Acta zool. 1987. Vol. 68. № 1. P. 49-56.

Благодарности

Я искренне благодарен коллегам В. Г. Ищенко, С. М. Ляпкову, D. Dolmen, J. Elmberg, I. Sas, M. Puku за предоставление собственных, а также некоторых малодоступных публикаций по экологии рассматриваемых видов лягушек. Я также весьма признателен рецензентам за замечания и критику в адрес представленной на их суд работы. Их помощь способствовала существенному улучшению текста обзора.

Spatial-ecological divergence of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) within their geographic ranges

KUTENKOV
Anatoly

Reservation "Kivatch", stapesy@mail.ru

Keywords:

Rana temporaria
Rana arvalis
winter shelters
breeding habitats
summer habitats
vertical distribution
habitable landscapes

Summary:

R. temporaria and *R. arvalis* are widespread species, and their sympatry zone extends for some 4000 kilometers from west to east and in the widest part along meridian 33° east longitude about 2000 kilometers.

The distinction in the physiology of hibernation and the nature of their winter shelters between *R. temporaria* and *R. arvalis* is principal. The common frog, as a kind of a potential water-hibernator, can remain in the terrestrial shelters where a local climate permits. Moor frog which is capable to cope with body freezing is a potential land hibernator, but certain situations make it spend winter under water. Both species can use bogs as wintering shelters.

Strategy of *R. temporaria* spawning was formed in the conditions of small river basins not exposed to vast floods, with the accompanying streams-tributaries, inlets, flow-through lakes, oxbows, potholes, etc. Breeding behavior of frogs consists in forming a «mat» or «cushion» of the spawn clumps, which prevent their drifting towards deep water. In contrast, the «core» breeding habitat of *R. arvalis* is flat lowland areas with a non-static level of shallow water. Scattered oviposition of this frog significantly increases the chances of larvae to complete their development in isolated pools and ponds remaining after drying shallow water areas. The congestion of clutches can occur only at a high density of breeding specimens of the moor frog in some circumstances. In fact, this is only a reduction to the minimum the distance between males, but not a desire of animals to aggregate. In favorable conditions and living side by side, *R. temporaria* and *R. arvalis* have always some extent overlap of spawning habitats, and they can spawn close to each other.

Common frog is a mobile and terrestrial species. Therefore it occupies the wide range of summer foraging habitats in the area having a certain landscape. Usually, this is a variety of forest habitats, scrubs and nearby meadow areas, rocky tundra, and marshy runoff beds covered with shrubbery or uneven scrub mires. Summer habitats of *R. arvalis* are primarily open or semi-open landscape faces, often soggy.

In European mountains, *R. temporaria* is known to occur up to 2750 m above sea level, and in the south it does not come down to the lowlands. *R. arvalis* usually avoids areas located above 500–600 m, and they are rarely found at the height exceeding 900 m a. s. l. However, in the mountains of Southern Siberia populations of this species are common at altitudes up to 1800 m a. s. l., and the documented upper limit is 2400 m a. s. l. The causes of such differences in vertical distribution of the species are fundamental differences in the geomorphological properties of the landscape of mountainous regions of Europe and Asia.

All european mountains (Pyrenees, Alps, Carpathians, Scandinavia and the mountains of the Balkan Peninsula), including the Urals, are mostly folded structures that arose in the process of deformation (folds and thrust faults) of the Earth

crust in its horizontal motions. A less important role play blocky and arched uplifts, which are expressed only in the relief of midlands and lowlands of Central Europe (Slate Mountains, Schwarzwald, Bohemian Massif, etc.), stretching between the Central European plain and the systems of the Alps and Western Carpathians. Mountain systems are linearly elongated, dissected by weakly developed river valleys, which are narrow and steep-sided. These mountains do not have any large horizontal troughs, and the width of sloping valleys is less than a few kilometers everywhere. The bottoms of the valleys are seldom flat over large areas. Midlands and lowlands have the character of erosion dissected plateaus with narrow canyons. In contrast to the mountain areas in Europe, in Siberia we have to deal with the compound such as single mountain zone countries (Altai, Sayany, Baikal, Aldan). In the formation of the belt which stretches almost 3.500 kilometers arched and arched-block lifting plays the main role. In this case, the vast areas of the Earth crust experienced bending, followed by block division. Raised relict surfaces of alignment occupy areas on the flat hilly plains, uplands and tablelands, and form the bottom of the intermountain basins. Numerous valleys and hollows of South Siberian mountain belt sometimes so extensive, that separated highlands, ridges, river valleys with alluvium exist within them.

Populations of *R. temporaria* in the European mountains are confined to the wooded valleys with rivers and streams running through them, to the shores of lakes in all altitudinal belts. In such circumstances, *R. arvalis* is deprived of its «core» landscape — flat marshy areas with stagnant water that impedes the penetration of this species to a mountainous terrain. In the mountains of Southern Siberia, uplifted hilly plains and plateaus are abundantly watered due to climatic conditions and water-physical properties of crumbly sediments. They are favorable for wide distribution of diverse bogs. Viable populations of *R. arvalis* inhabit all the altitudinal belts of mountain areas in Siberia where there are spacious and level surfaces: from waterlogged floodplains (Vitim river) to alpine tundra (Altai Mts.)

The distribution of *R. temporaria*, the European species, everywhere in the area is associated with the landscapes, which are characterized by a pronounced micro- or mesorelief. The presence of small permanent and temporary streams and lakes with renewed water is necessary. Various small ponds usually present as well. General features of the relief does not permit significant overflows and floods of rivers and lake-river systems (areas affected by extensive flooding are avoided by the species categorically). Small marshes of eutrophic-mesotrophic series and the areas of wetlands are often present (in vast marshy terrains this frog does not occur). Spawning takes place in different riparian ponds, as well as in closed, relatively deep, temporary and permanent water bodies with similar hydrological regime, sometimes at a large distance from their hibernation sites. Obvious «outposts» of *R. temporaria* distribution are mountains. Of geographic range for some 15 thousand kilometers, if it is outlined on the extreme points of findings this species on the mainland, one half falls on the mountain massifs.

As for the habitats of *R. arvalis*, the Europaean and Siberian species, a fundamentally different morphology of the landscape is inherent. This is a kind of flat and concave mesoforms and hydromorphic areas of the smooth relief with stagnant ponds. In any terrain, species demonstrates stronger preference for marshy landscape tracts, flooded areas of river valleys, reed

quaking bogs, raw moorlands, and other wetlands. In different geographical conditions, such tract may be narrowed to the rim along the shores of lakes and rivers drying up in the steppe zone and in coastal meadows in northern Europe, or it dominates in the landscape either in Western Siberia or on the flat tundra in the North. In the landscape tracts inhabited by this species, tree or shrub vegetation rarely presents. The appearance of moor frogs in some «dry» forested habitats is probably caused by the presence of marshy areas nearby. Wintering, spawning and fattening of *R. arvalis* often occur in the same biotope and the year around.

It is only where there is the interpenetration of «core» landscapes of each species (large areas of the northern and western parts of the East European Plain, and a part of the West Siberian Plain contiguous to the Urals), one can observe the examples of real sympatry of *R. arvalis* and *R. temporaria*.

References

- Avramova O. S. Bulahov V. L. Bobylev Yu. P. Mating behavior and «pairing» systems of the lake frog and the moor frog, Gruppovoe povedenie zhivotnyh: Doklady uchastnikov II Vsesoyuzn. konf. po povedeniyu zhivotnyh. M.: Nauka, 1976. P. 6–8.
- Ammon P. L. List of amphibians and reptiles of Tula district, Zhurn. Tul'skiy kray. Tula, 1928. P. 44–52.
- Amphibians of Red data book of Bashkortostan. The Common frog, V. F. Habibullin. URL: <http://redbook.ru/article80.html> (data obrascheniya 22.03.2014).
- Anufriev V. M. Bobrecov A. V. Amphibians and reptiles. Fauna of the European North-East of Russia. T. IV. SPb.: Nauka, 1996. 131 p.
- The Baykalo-Lensky Reserve. URL: http://irkipedia.ru/content/baykalo_lenskiy_zapovednik (data obrascheniya 12.12.2014).
- Bannikov A. G. Ecological conditions of hibernation of the common frog in Moscow region, Sbornik nauchnyh studencheskiy rabot MGU. Zoologiya. M., 1940. Vyp. XVI. P. 41–64.
- Bannikov A. G. Denisova M. N. Studies on amphibians' biology. M.: Uchpedgiz, 1956. 168 p.
- Barabash I. I. Review of a stationary distribution of vertebrates in the Kadadinsky experimental forest district of Penza province, Byulleten' Voronezhskogo obschestva estestvoispytateley. Voronezh, 1939. T. 3. Vyp. 2. P. 21–29.
- Belik V. P. On amphibian fauna and ecology in the steppe part of the Don basin, Sovremennaya gerpetologiya. 2010. T. 10. Vyp. 3/4. P. 89–100.
- Belimov G. T. Sedalichev V. T. To the biology of *Rana arvalis* in Yakutia, Ekologiya. 1979. No. 5. P. 92–95.
- Belgium — Mining encyclopaedia. URL: <http://www.mining-enc.ru/b/belgiya> (data obrascheniya 19.04.2015).
- Blinova T. K. Amphibians of the northern forest-steppe of Zaural'ye, Vid i ego produktivnost' v areale: Materialy 4-go Vsesoyuznogo soveshaniya. Ch. V. Voprosy gerpetologii. Sverdlovsk, 1984. P. 5–6.
- Borkin L. Ya. Belimov G. T. Sedalichev V. T. On distribution of frogs of the genus *Rana* in Yakutia, Gerpetologicheskie issledovaniya v Sibiri i na Dal'nem Vostoke. L.: ZIN AN SSSR, 1981. P. 18–24.
- Brysova L. P. Kozhevnikova R. K. Korotkov I. A. Krinickiy V. V. Physico-geographic conditions of the north-east Altai and tasks of its nature investigation, Trudy Altayskogo gosudarstvennogo zapovednika. Gorno-Altaysk,

1961. Vyp. 4. P. 3–32.

Vartapetov L. G. Anufriev V. M. Moor frog in the northern taiga of Pritazovie, Vid i ego produktivnost' v areale: Materialy 4-go Vsesoyuznogo soveschaniya. Ch. V. Voprosy gerpetologii. Sverdlovsk, 1984. P. 7–8.

Visimsky Reserve. URL: <http://vitimskiy.ru/index.php/sovremennoe-sostoyanie-ekosistem> (data obrascheniya 12.12.2014).

Vozniychuk O. P. Kuranova V. N. Amphibians and reptiles of Katun nature reserve and adjacent territories (the Central Altai), *Sovremennaya gerpetologiya*. 2008. T. 8. Vyp. 2. P. 101–117.

Voronezhsky Reserve. URL: <http://zapovednik-vrn.ru/o-zapovednike1/priroda/> (data obrascheniya 17.02.2016).

Garanin V. I. Amphibians and reptiles of Volga-Kama district. M.: Nauka, 1983. 175 p.

Gvozdeckiy N. A. Golubchikov Yu. N. Mountains. M.: Mysl', 1987. 399 p.

Geography of Hungary. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/hungury.htm> (data obrascheniya 22.03.2014).

Geography of Voronezh province. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Geografiya_Voronezhskoy_oblasti (data obrascheniya 17.02.2016).

Geography of the Netherlands. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/holland.htm> (data obrascheniya 22.03.2014).

Geography of Romania. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/romania.htm> (data obrascheniya 22.03.2014).

Geography of Slovenia. URL: <http://www.gecont.ru/articles/geo/slovenia.htm> (data obrascheniya 19.04.2015).

Geography of Croatia. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Geografiya_Horvatii (data obrascheniya 19.04.2015).

Glazov M. V. On the role of *Rana terrestris* in controlling the abundance of invertebrates in the biocenoses of oak groves, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1975. T. 80. No. 6. P. 59–66.

Gul' I. R. Amphibians and reptiles of the Chernogora ridge, Ukrainian Carpathians, *Voprosy gerpetologii: Materialy I s'ezda Gerpetologicheskogo obschestva im. A. M. Nikol'skogo (Puschino)*. M., 2001. P. 74–75.

Gumilevskiy B. A. On some ecology-faunistical investigations in Valday Upland, *Izvestiya Vsesoyuznogo Geograficheskogo obschestva*. 1941. T. 73. Vyp. 1. P. 129–136.

Darvinsky Reserve. URL: <http://www.darvinskiy.ru/ecosistem.php> (data obrascheniya 21.12.2014).

Dinesman L. G. Amphibians and reptiles of the south-east of Turgay table-country and Northern Priaralje, *Trudy IG AN SSSR*. Vyp. 54. M., 1953. P. 383–422.

Danube. URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Dunay> (data obrascheniya 19.04.2015).

Eliseeva V. I. Fauna of the lower terrestrial vertebrates in Central Black earth Reserve, *Trudy Central'no-Chernozemnogo zapovednika*. Vyp. 10. M.: Lesnaya promyshlennost', 1967. P. 83–87.

Es'kov K. Yu. Striking paleontology. M.: ENAS, 2008. 312 p.

Azas Reserve. URL: <http://green-azas.ru/zapovednik-azas/fiziko-geograficheskaya-kharakteristika.html> (data obrascheniya 12.12.2014).

The Belogorie Reserve. URL: <http://www.zapovednik-belogorye.ru> (data obrascheniya 09.02.2016).

The Kuznetsky Alatau Reserve. Kemerovo, 1999. 255 p.

Zapovednik «Kuzneckiy Alatau». Fauna. URL: <http://www.kuz-alatau.ru/priroda/fauna/#midl> (data obrascheniya 12.12.2014).

The Tungusky Reserve. URL: <http://www.tunzap.ru> (data obrascheniya 12.12.2014).

Ivanter E. V. Survey data on ecology of the common frog in the North, *Trudy zapovednika «Kivach»*. Petrozavodsk, 1969. Vyp. 1. P. 136–145.

Inozemcev A. A. Significance of insectivore birds in forest ecosystems. L.: LGU, 1978. 264 p.

Iskakova K. Amphibians of Kazakhstan. Alma-Ata, 1959. 92 p.

Ischenko V. G. Long-term studies of demography of amphibian populations: contemporary problems and methods, *Voprosy gerpetologii: Materialy III s'ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo (Puschino-na-Oke, 9–13 oktyabrya 2006 g.)*. SPb., 2008. P. 151–169.

Ischenko V. G. Ledencov A. V. Influence of environmental conditions on the age structure dynamics of the moor frog, *Vliyanie usloviy sredy na dinamiku struktury i chislennosti populyaciy zhivotnyh*. Sverdlovsk: UNC AN SSSR, 1987. P. 40–51.

Kaleckaya M. L. Fauna of amphibians and reptiles of Darvinsky Reserve and their variations influenced by Rybinskoe reservoir, *Rybinskoe vodohranilische. Ch. 1. M.*, 1953. P. 171–186.

The Katun Nature Biosphere reserve. <http://www.turistka.ru/altai/info.php?ob=1202> (data obrascheniya 14.10.2015).

Kac N. Ya. Mires of the world. M.: Nauka, 1971. 296 p.

Kireev D. M. Ecological and geographical terms in forestry. Novosibirsk: Nauka, 1984. 182 p.

Kondrashev S. L. Gnyubkin V. F. Dimentman A. M. Orlov O. Yu. Role of visual stimuli in the breeding behaviour of *Rana temporaria*, *Bufo bufo* and *Bufo viridis*, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1976. T. 55. Vyp. 7. P. 1027–1037.

Korneeva T. M. Bykov A. V. Rechan S. P. Terrestrial vertebrates of the lower part of Onega river. M.: Nauka, 1984. 89 p.

Korosov A. V. Ecology of the *Vipera berus* in the North. Petrozavodsk, 2010. 264 p.

Korosov A. V. Fomichev S. N. Key factors of amphibians distribution on the islands of the Kizhi archipelago, 10 let ekologicheskomu monitoringu muzeya-zapovednika «Kizhi». Petrozavodsk, 2005. P. 120–126.

Korosov A. V. Fomichev S. N. Spatial distribution of brown frogs during breeding period, *Ekologiya. Eksperimental'naya genetika i fiziologiya. Trudy KNC RAN*. Vyp. 11. Petrozavodsk, 2007. P. 85–92.

Korotkov Yu. M. Korotkova E. B. New data on ecology of *Rana terrestris* in the Tuva, *Ekologiya*. 1976. Vyp. 3. P. 102–103.

Kochetkov S. N. Shubina Yu. E. Distribution and ecology of the common frog in Lipetsk oblast', *Voprosy gerpetologii: Materialy IV s'ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo (Kazan', 12–17 oktyabrya 2009 g.)*. SPb., 2011. P. 113–118.

Krasavcev B. A. Data on ecology of the moor frog, *Voprosy ekologii i biocenologii*. L.: LGU, 1939. Vyp. 4. P. 253–267.

- Krivko A. M. On the distribution and ecology of amphibians of Northern Prikaspiy, *Biologicheskie nauki*. Alma-Ata, 1976. Vyp. 3. P. 46–48.
- Kuz'min S. L. Amphibians and reptiles of the north-west of Moscow, *Zemnovodnye i presmykayushiesya Moskovskoy oblasti*. M.: MOIP, 1989. P. 48–60.
- Kuz'min S. L. Amphibians of the former Soviet Union. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2012. 370 p.
- Kuranova V. N. Population dynamics in anuran amphibians in the south-west of Western Siberia, *Voprosy gerpetologii: Materialy I s'ezda Gerpetologicheskogo obschestva im. A. M. Nikol'skogo (Puschino)*. M., 2001. P. 147–149.
- Kuranova V. N. Kashtanova M. V. Amphibians and reptiles of the Ilmensky Reserve and Miass suburb area (Chelyabinsk province), *Voprosy gerpetologii: Materialy I s'ezda Gerpetologicheskogo obschestva im. A. M. Nikol'skogo (Puschino)*. M., 2001. P. 149–152.
- Kutenkov A. P. Breeding and some ecological patterns of the moor frog in middle Karelia, *Vid i ego produktivnost' v areale: Materialy 4-go Vsesoyuznogo soveshaniya. Ch. V. Voprosy gerpetologii*. Sverdlovsk, 1984. P. 25.
- Kutenkov A. P. Breeding of anuran amphibians in southern Karelia and impact of human activity, *Antropogennyye vozdeystviya na prirodu zapovednikov*. M.: CNIL Glavohoty RSFSR, 1990. P. 38–50.
- Kutenkov A. P. Dynamics of liver, fat bodies and gonads dimensions in the common frog and the moor frog, *Ekologiya nazemnyh pozvonochnyh*. Petrozavodsk, 1991. P. 14–24.
- Kutenkov A. P. Ecology of *Rana temporaria* in the North-West of Russia. Petrozavodsk, 2009. 140 p.
- Kutenkov A. P. Korosov A. V. Biogeography of amphibians of the Kola-Karelian region, *Biogeografiya Karelii*. Trudy KNC RAN. Ser. B. Vyp. 2. Petrozavodsk, 2001. P. 103–109.
- Kutenkov A. P. Panarin A. E. Shklyarevich F. N. Breeding ecology of anuran amphibians of Karelia and Kola Peninsula, *Nazemnye pozvonochnye zhivotnye v zapovednikah severa evropeyskoy chasti RSFSR*. M.: CNIL Glavohoty RSFSR, 1990. P. 54–70.
- Kushniruk V. A. On the hibernation of some amphibians in the western provinces of Ukraine, *Voprosy gerpetologii: Avtoref. dokl. 3 Vsesoyuznoy gerpetol. konf. L.: LGU, 1964*. P. 37–38.
- Kushniruk V. A. On the biology of the moor frog in the west of Ukraine, *Fauna Moldavii i ee ohrana: Materialy dokladov Pervoy respublikanskoj konf. Kishinev, 1970*. P. 141.
- Lada G. A. Ecological and faunistic analysis of amphibians in central Chernosem'ye. SPb., 1993. 22 p.
- Leont'eva O. A. Some aspects of ecology of brown frogs in the northern border of their geographical area, *Vzaimodeystvie organizmov v tundrovyyh ekosistemah: Tez. dokl. Vsesoyuznoy sovesch. Syktyvkar, 1989*. P. 146.
- Leont'eva O. A. Pereshkol'nik S. L. Indicator role of herpetofauna in ecosystems with different anthropogenic transformation, *Zhivotnyy mir centra lesnoy zony evropeyskoy chasti SSSR. Kalinin, 1982*. P. 49–62.
- Lobanov V. A. Distribution of the moor frog in Bolshezemelskaya tundra, *Voprosy gerpetologii: Avtoref. dokl. 4 Vsesoyuznoy gerpetol. konf. L.: Nauka, 1977*. P. 134–135.
- The moor frog. Herpetofauna of Tyumen province. URL: http://herptyumen.narod.ru/amphibia/rana_arvalis.html (data obrascheniya 26.10.2015). Lyagushka travyanaya [The common frog], V. A. Krivosheev, *Krasnaya kniga Ul'yanovskoy oblasti (griby, zhivotnye)*. T. 1. Ul'yanovsk, 2004. URL: <http://geohobby.ru/enc/02-3-1-002.html>

(data obrascheniya 24.09.2014).

The common frog, O. A. Ermakov, *Krasnaya kniga Penzenskoy obl.* T. 2. Penza, 2005. P. 105.

The common frog, A. I. Fayzulin, A. G. Bakiev, *Krasnaya kniga Samarskoy obl.* T. II. *Redkie vidy zhitovnyh*. P. 237. URL: https://issuu.com/dd_nn/docs/krasnaq_kniga_samarskoj_oblasti_tom_2 (data obrascheniya 14.09.2014).

The common frog. Herpetofauna of Tyumen province. URL: http://herptyumen.narod.ru/amphibia/rana_temporaria.html (data obrascheniya 26.10.2015).

Lyapkov S. M. Long-term number dynamics of brown frog populations in Moskowskaya province: natural fluctuations or the response to the increased anthropogenic impact?, *Voprosy gerpetologii: Materialy I s'ezda Gerpetologicheskogo obschestva im. A. M. Nikol'skogo (Puschino)*. M., 2001. P. 171–173.

Maksimov A. A. Merzlyakova E. P. Characteristic of overflows in the floodplain of the Ob river in 1968–1977, *Sukcessii zhitovnogo naseleniya v biocenozah poymy reki Obi*. Novosibirsk, 1981. P. 165–174.

Maleev V. G. to distribution of amphibians and reptiles in the territory of Ust-Ordinsky autonomous region (upper Priangar'ye), *Baykal'skiy zoologicheskij zhurnal*. 2009. No. 1. P. 48–49.

The Meshchera lowland. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Mescherskaya_nizmennost' (data obrascheniya 17.02.2016).

Nikitenko M. F. Amphibians of the Soviet Bukovina, *Zhitovnyy mir Sovetskoy Bukoviny*. Chernovcy, 1959. P. 160–205.

Oksky Reserve. URL: <http://oksky-reserve.ru/index/geography/> (data obrascheniya 21.12.2014).

The rivers Oka and Don Plain. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Oksko-Donskaya_ravnina (data obrascheniya 17.02.2016).

The moor frog, *Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya*. URL: http://www.minpriroda-rb.ru/redbook/2004/animals/amphibious_index.php?ELEMENT_ID=2449 (data obrascheniya 24.09.2014a).

The moor frog, O. N. Chernyshova, L. N. Erdakov, V. N. Kuranova, M. V. Pestov), *Informacionnye materialy k gerpetofaune Sibiri*. URL: http://www.balatsky.de/NSO/Amphibii/Rana_arvalis.htm (data obrascheniya 09.09.2014b).

Panchenko I. M. Reproduction efficiency of *Rana arvalis* in the south-eastern Meshchera, *Ekologiya*. 1980. No. 6. P. 95–98.

Pereshkol'nik S. L. Leont'eva O. A. Long-term observations on the variation of the herpetofauna in Prioksko-terrasny State Reserve, *Zemnovodnye i presmykayuschiesya Moskovskoy oblasti*. M.: MOIP, 1989. P. 84–96.

Pikulik M. M. *The amphibians of Belarus*. Minsk, 1985. 192 p.

Preobrazhenskaya E. S. Baykalova A. S. Abundance and habitat distribution of amphibians beyond the ponds, *Zhitovnyy mir yuzhnoy taygi. Problemy i metody issledovaniya*. M.: Nauka, 1984. P. 83–90.

Nature objects of Aktiubinsk province. URL: <http://kzgov.docdat.com/docs/76/index-3326806.html> (data obrascheniya 05.09.2014).

Ptushenko E. S. Terrestrial vertebrates of the Kursk region. Amphibians and reptiles, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.*

1934. T. 33. Vyp. 1. P. 35–51.

Puzachenko Yu. G. Kuz'min S. L. Sandler'skiy R. B. Quantitative estimation of area parameters (on the example of genus *Rana*), *Zhurnal obschey biologii*. 2011. T. 72. No. 5. P. 339–354.

Ravkin Yu. S. Abundance and distribution of the amphibian in the forest zone of the Western and Middle Siberia, *Ekologiya*. 1976. No. 5. P. 53–61.

Mordovia Republic. Geographic review. URL: www.geografia.ru/mordovia.html (data obrascheniya 04.09.2014).

Ruchin A. B. Ecology of amphibians and reptiles of Mordovia. The common frog *Rana temporaria*, *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika*. Saransk, 2015. Vyp. 14. P. 344–358.

Ryzhevich K. K. Landscape and geographical variation in the proportion of *Rana temporaria* and *Rana arvalis* numbers in Belarus, *Voprosy gerpetologii: Materialy I s'ezda Gerpetologicheskogo obschestva im. A. M. Nikol'skogo* (Puschino). M., 2001. P. 254–255.

Ryzhov M. K. Ruchin A. B. Biology of *Rana arvalis* in Mordovia. Distribution, abundance and habitats, *Biologicheskie nauki Kazahstana*. 2007. No. 3. P. 33–39.

Severcov A. S. Lyapkov S. M. Surova G. S. Comparative analysis of ecological niches of common frog and moor frog, *Zhurnal obschey biologii*. 1998. T. 59. No. 3. P. 279–301.

Sedalischev V. T. Belimov G. T. Bekeneva G. N. Some morphophysiological adaptations of *Rana arvalis* in southern Yakutia, *Voprosy gerpetologii: Avtoref. dokl. 5 Vsesoyuznoy gerpetol. konf.* L.: Nauka, 1981. P. 122–123.

Sergeev A. M. Vetsheva A. G. On the drought impact on the number dynamics of the common frog in European part of USSR, *Zoologicheskii zhurnal*. 1942. T. 21. Vyp. 5. P. 202–206.

Starikov V. P. Matkovskiy A. V. Spread and some aspects of the common frog ecology in the north of Western Siberia, *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2011. No. 12. P. 125–128.

Tisa. URL: http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_geo/4887/%D0%A2%D0%B8%D1%81%D0%B0 (data obrascheniya 19.04.2015).

Toporkova L. Ya. Varfolomeev V. V. On distribution of amphibians and reptiles on Basegi mountain ridge, *Vid i ego produktivnost' v areale: Materialy 4-go Vsesoyuz. sovesch. Ch. V. Voprosy gerpetologii*. Sverdlovsk, 1984. P. 44–45.

Toporkova L. Ya. Zubareva E. L. On the ecology of the common frog in the Polar Ural, *Trudy Instituta biologii UF AN SSSR*. 1965. Vyp. 38. P. 189–193.

The common frog, A. V. Davygora, *Krasnaya kniga Orenburgskoy obl. Zhivotnye i rasteniya*. Orenburg, 1998. URL: <http://oopt.aari.ru/rbdata/1100/bio/8480> (data obrascheniya 24.09.2014).

The common frog, M. V. Didorchuk, *Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti. Redkie i nahodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh. Ryazan'*, 2001. P. 138.

The common frog, P. V. Repitunov, A. I. Masalykin, *Krasnaya kniga Voronezhskoy obl. T. 2. Zhivotnye. Voronezh*, 2011. P. 258.

The common frog, V. G. Ischenko, *Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti. Zemnovodnye. Kurgan*, 2012a. P. 94.

The common frog, G. A. Lada, A. P. Sokolov, *Krasnaya kniga Tambovskoy oblasti: Zhivotnye. Tambov*, 2012b. P. 208.

Kutenkov A. Spatial-ecological divergence of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) within their geographic ranges // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 4–51.

The common frog, V. L. Vershinin, M. V. Chibiryak, Ural'skaya ekologicheskaya enciklopediya. URL: <http://ecoinf.uran.ru/00003437.html> (data obrascheniya 31.03.2014).

Ukrainian Carpathians — the geography. URL: http://uchebnikonline.com/geografia/geografiya_-_oliynik_yab/ukrayynski_karpati.htm (data obrascheniya 17.10.2015).

Ulyanovsc province. Geographic review. URL: <http://www.geografia.ru/ulyan.html> (data obrascheniya 17.02.2016).

Fomichev S. N. Ecology of island populations of brown frogs in Karelia. Petrozavodsk, 2004. 188 p.

Central Black earth Reserve. URL: <http://zapoved-kursk.ru> (data obrascheniya 05.09.2014).

Shaposhnikov L. V. Golovin O. Sorokin M. Tarakanov A. Fauna of the Kalinin province. Kalinin, 1959. 460 p.

Sharleman E. V. Note about fauna of amphibians and reptiles in the Kiev surroundings, Materialy k poznaniyu fauny yugo-zapadnoy Rossii. Kiev, 1917. P. 1–17.

Shvarc S. S. Ischenko V. G. Ways of adaptations of terrestrial vertebrates to the Subarctic living conditions. Sverdlovsk, 1971. 60 p.

Shvecov Yu. G. Amphibians and reptiles of northern Pribaykalie, Voprosy gerpetologii: Avtoref. dokl. 4 Vsesoyuznoy gerpetol. konf. L.: Nauka, 1977. P. 232–235.

Shlyahin G. V. Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Tabachishina I. E. Fauna of the Saratov province. Vol. 4. Amphibians and reptiles. Saratov, 2005. 116 p.

Epova L. A. Kuranova V. N. Babina S. G. Species diversity, spatial distribution, and abundance of amphibians and reptiles in Kuznetsk Alatau natural reserve in altitude gradient (south-east of Western Siberia), Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2013. No. 4 (24). P. 77–97.

Yakovlev V. A. Distribution and habitat allocation of amphibians and reptiles in Altai Reserve, Voprosy gerpetologii: Avtoref. dokl. 4 Vsesoyuznoy gerpetol. konf. L.: Nauka, 1977. P. 241–242.

Yakovlev V. A. On reproduction and development of the moor frog, *Rana arvalis*, in Altai nature reserve, Ekologiya i sistematika amfibiyy i reptilyy. Trudy ZIN AN SSSR. 1979. T. 89. P. 109–117.

Yakovlev V. A. On vertical distribution and reproduction of *Rana terrestris* in Altai Reserve, Ekologiya. 1980. No. 4. P. 89–90.

Yakovlev V. A. Data on reproduction of *Rana arvalis* under conditions of highmountains, Ekologiya. 1981. No. 1. P. 97–101.

Andrén C., Nilson G. Effects of acidification on Swedish brown frogs, Memoranda soc. fauna et flora fennica. 1988. Vol. 64. No. 3. P. 139–141.

Bea A., Rodriguez-Tejedor J. D., Jover L. L. Relations between meteorological variables and the initiation of the spawning period in populations of *Rana temporaria* L. in the Atlantic region of the Basque Country (northern Spain), Amphibia – Reptilia. 1986. Vol. 7. No. 1. P. 23–31.

Berger L. Gady I płazy (Amphibia et Reptilia), Fauna słodkowodna Polski. No. 4. Warszawa; Poznań, 1975. 109 s.

Cogălniceanu D., Szekely P., Samoilă C., Iosif R., Tudor M., Plăiașu R., Stănescu F., Rozyłowicz L. Diversity and distribution of amphibians in Romania, ZooKeys. 2013. No. 296. P. 35–57. DOI: 10.3897/zookeys.296.4872.

Costanzo J., de Amaral C., Rosendale A., Lee R. Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog., *Journ. of exp. boil.* 2013. Vol. 216. P. 3461–3473.

Covaciu-Marcov S, D., Cicort-Lucaciu A., Gaceu O., Sas I., Ferenți S., Bogdan H. The herpetofauna of the south-western part of Mehedinți County, Romania, *North-western journ. of zool. (Romania)*. 2009a. Vol. 5. No. 1. P. 142–164. URL: http://www.lacerta.de/AS/Bibliografie/BIB_4967.pdf (data obrascheniya 23.08. 2015).

Covaciu-Marcov S, D., Dincă I., Dimancea N. The herpetofauna of the hydrographical basin of the Moca stream from Valea lui Mihai town, Bihor County, Romania, *Bihorean biologist*. 2009b. Vol. 3. No. 2. P. 125–131. URL: <http://biozoojournals.ro/binbiol/cont/v3n2/bb.031118.Covaciu.pdf> (data obrascheniya 30.04. 2015).

Delft J. van, Creemers R. Distribution, status and conservation of the moor frog (*Rana arvalis*) in the Netherlands, *Zeitschrift für feldherpetologie*. 2008. Suppl. 13. P. 255–268. URL: <http://www.ravon.nl/Portals/0/Pdf/21-van%20Delft%20%20Creemers%20DEF%20DEF.pdf> (data obrascheniya 15.01.2013).

Demeter L., Csergő A-M., Sándor A. D., Imets I., Vizauer C. T. Natural treasures of the Csík Basin (Depresiunea Cicului) and Csík Mountains (Munții Ciucului), Mountain hay meadows: hotspots of biodiversity and traditional culture.2011.URL:http://www.mountainhaymeadows.eu/online_publication/03-natural-treasures-of-the-csik-bas-in-and-csik-mountains.html (data obrascheniya 30.04. 2015).

Demeter L., Kelemen A. Data on the distribution and population size of amphibians in the Csík Mountains (Munții Ciucului), Eastern Carpathians, Romania, Mountain hay meadows: hotspots of biodiversity and traditional culture.2011.URL:http://www.mountainhaymeadows.eu/online_publication/06-data-on-the-distribution-and-population-size-of-amphibians-in-the-csik-mountains.html (data obrascheniya 30.04. 2015).

Dolmen D. Norwegian amphibians and reptiles; current situation 1985, *Studies in Herpetology* (Roček Z. ed.). Prague, 1986. P. 743–746.

Dolmen D. Distribution, habitat, ecology and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Norway, *Zeitschrift für feldherpetologie*. 2008. Suppl. 13. P. 167–178.

Elmberg J. Åkergrodan. En artöversikt samt nya rön om dess utbredning i Nord-och Mellansverige, *Fauna och flora*. 1978. Vol. 73. No. 2. R. 69–78.

Elmberg J. Apparent lack of territoriality during the breeding season in a boreal population of common frogs *Rana temporaria*, *Herpetol. journ.* 1986. Vol. 1. No. 2. P. 81–85.

Elmberg J. Factors affecting male yearly mating success in the common frogs *Rana temporaria*, *Behav. ecol. sociobiol.* 1991. Vol. 28. P. 125–131.

Elmberg J. Grod- och kräldjurens utbredning i Norrland, *Natur i Norr (Umeå)*. 1995. Årgång 14, h. 2. P. 57–82.

Elmberg J. Ecology and life history of the moor frog (*Rana arvalis*) in boreal Sweeden, *Zeitschrift für feldherpetologie*. 2008. Suppl. 13. P. 179–194.

Elmberg J., Lundberg P. Intraspecific variation in calling, time allocation and energy reserves in breeding male common frogs *Rana temporaria*, *Annales zool. fennici*. 1991. Vol. 28. No. 1. P. 23–29.

Gasc J, P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martinez R., Maurin H., Oliviera M., Sofianidou T., Veith M., Zuiderwijk A. (eds). *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Paris, 1997. 516 p.

Gislén T., Kauri H. Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles, with notes on their growth and ecology, *Acta vertebrat.* 1959. Vol. 1. No. 3. P. 191–397.

Kutenkov A. Spatial-ecological divergence of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) within their geographic ranges // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 4–51.

Glandt D. *Rana arvalis* Nilsson, 1842 — Moorfrosch, Handbuch der reptilian und amphibien Europas/ Band 5/III A: froschlurche (Anura) III A (Ranidae I). AULA-Verlag, 2014. S. 12–113.

Glasnovič P., Krystufek B., Sovinc A., Bojović M., Porej D. Protected area gap analysis (final report). 2009. 327 p. URL: <http://www.discoverdinarides.com/files/file/gap-analysis-final-report-1363265933.pdf>

Gleed-Owen C. P. Subfossil records of *Rana* cf. *lessonae*, *Rana arvalis* and *Rana* cf. *dalmatina* from Middle Saxon (c. 600-950 AD) deposits in eastern England: evidence for native status, *Amphibia – Reptilia*. 2000. Vol. 21. P. 57–65.

Haapanen A. Site tenacity of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*R. arvalis* Nilss.), *Annales zool. fennici*. 1970. Vol. 7. No. 1. P. 61–66.

Hangartner S., Laurila A., Räsänen K. Adaptive divergence of the moor frog (*Rana arvalis*) along an acidification gradient, *BMC Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 11. P. 336. URL: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/366> (data obrascheniya 13.03.2015).

Hartel T., Öllerer K., Demeter L., Nemes Sz., Moga C., Cogălniceanu D. Using a habitat based approach in mapping amphibian distribution in Romania: study case of the Saxon cultural landscape in the Târnava Mare basin. URL: www.mihaieminescutrust.org/files/studies/Hartel.amphibian.distribution.pdf (data obrascheniya 23.09.2014).

Heimer W. Amphibienvorkommen im Ostteil des landkreises Darmstadt-Dieburg, Hess. faun. briefe. 1981. Vol. 1. No. 2. S. 20–23.

Heráň I. Výsledky výzkumu prostorové aktivity skokana hnédého, *Rana temporaria* L., 1758, v Krknosském národním parku, Sbornik národního muzea v Praze. 1982. T. 38 B. No. 4. S. 239–263.

Ishchenko V. *Rana arvalis* Nilsson, 1842, Atlas of amphibians and reptiles in Europe (Gasc J, P. ed.). Paris, 1997. P. 128–129.

Jablonski D., Jandzik D., Gvoždik V. New records and zoogeographic classification of amphibians and reptiles from Bosnia and Herzegovina, North-western journ. of zool. (Romania). 2012. Vol. 8. No. 2. P. 324–337. URL: <http://biozoojournals.3x.ro/nwjz/index.html>

Jędrzejewska B., Brzeziński M., Jędrzejewski W. Seasonal dynamics and breeding of amphibians in pristine forests (Białowieża National Park, E Poland) in dry years, *Folia zool.* 2003. Vol. 52. No. 1. P. 77–86.

Juszczuk W. *Płazy i gady krajowe*. Warszawa, Cześć 2, 1987. 384 s.

Koskela P., Pasanen S. The wintering of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland, *Aquilo, ser. zool.* 1974. Vol. 15. P. 1–17.

Kutenkov A. P., Panarin A. E. Ecology and status of populations of the common frog (*Rana temporaria*) and the moor frog (*Rana arvalis*) in northwestern Russia with notes on their distribution in Fennoscandia, Amphibian populations in the Commonwealth of Independence States: current status and declines. Moscow: Pensoft, 1995. P. 64–70.

Laan R., Verboom B. Effects of pool size and isolation on amphibian communities, *Biol. conserv.* 1990. Vol. 54. P. 251–262.

Loman J. Macro- and microhabitat distribution in *Rana arvalis* and *R. temporaria* (Amphibia, Anura, Ranidae) during summer, *Journ. of herpetol.* 1978. Vol. 12. No. 1. P. 29–33.

Loman J. Annual and daily locomotor activity of the frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria*, *Brit. journ. of herpetol.* 1980. Vol. 6. No. 3. P. 83–85.

Loman J. Density and survival of *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, *Alytes*. 1984. Vol. 3. No. 4. P. 125–134.

Loman J., Andersson G. Monitoring brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in 120 south Swedish ponds 1989–2005. Mixed trends in different habitats, *Biological conserv.* 2007. Vol. 135. P. 46–56.

Loman J., Lardner B. Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment, *Journ. of applied ecol.* 2006. P. 690–700.

Miaud C., Guyétant R., Humbert A. Age structure in montane population of common frog (*Rana temporaria*), 8th Ordinary general meeting *Societas Eur. Herpetol. Bonn*, 1995. P. 85–86.

Montanarella L., Jones R. J. A., Hiederer R. The distribution of peatland in Europe, *Mires and Peat*. 2006. Vol. 1. Article 01, 10 pp. URL: <http://www.mires-and-peat.net>.

Okulova N. M. Amphibians in northern European Russia, *Amphibian populations in the Commonwealth of Independent States: current status and declines*. Moscow: Pensoft, 1995. P. 59–63.

Opatrný E. Beitrag zur erkenntnis der verbreitung der amphibienfauna in der Tschechoslowakei, *Acta univer. palack. olom.* 1978. T. 59. S. 205–220.

Pasanen S., Karhaää M. Can boreal common frog (*Rana temporaria* L.) survive in frost?, *Annales zool. fennici*. 1997. Vol. 34. No. 4. P. 247–250.

Pasanen S., Sorjonen J. Partial terrestrial wintering in a northern common frog population (*Rana temporaria* L.), *Annales zool. fennici*. 1994. Vol. 31. No. 2. P. 275–278.

Pascual X., Montori A. Contribucion al estudio de *Rana temporaria* L. (Amphibia, Ranidae) en Santa Fe del Monsteny (Barcelona). I. Descripcion de la zona y estima de la poblacion, *Miscel. zool.* 1981. No. 7. P. 109–115.

Petrov B. 4. Amphibians and reptiles of Bulgaria: fauna, vertical distribution, zoogeography, and conservation, *Biogeography and ecology of Bulgaria* (V. Fet and A. Popov eds.). Springer, 2007. P. 85–107. URL: <http://www.nmnh.com/downloads/pdfs/petrov-boyan/biogeograpy-ecology-bulgaria-2007-85-107.pdf>.

Petrov B., Tzankov N., Strijbosch H., Popgeorgiev G., Beshkov V. The herpetofauna (Amphibia and Reptilia) of the Western Rhodopes mountain (Bulgaria and Greece), *Beron P. (ed.). Biodiversity of Bulgaria. 3. Biodiversity of Western Rhodopes (Bulgaria and Greece)*. Sofia, 2006. P. 863–912. URL: http://www.lacerta.de/AS/Bibliografie/BIB_1439.pdf

Puky M., Shád P. Distribution and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Hungary, *Zeitschrift für feldherpetologie*. 2008. Suppl. 13. P. 309–316.

Puky M., Shád P., Szövéniyi G. Magyarország herpetológiai atlasza. *Herpetological atlas of Hungary*. Budapest, 2005. 207 p.

Räsänen K., Laurila A., Merilä J. Carry-over effects of embryonic acid conditions on development and growth of *Rana temporaria* tadpoles, *Freshwater biol.* 2002. Vol. 47. P. 19–30.

Rittenhouse T., Semlitsch R. Distribution of amphibians in terrestrial habitat surrounding wetlands, *Wetlands*, 2007. Vol. 27. No. 1. P. 153–161. URL: http://www.researchgate.net/publication/226216986_Distribution_of_amphibians_in_terrestrial_habitat_surrounding_wetlands.

Roček Z., Šandera M. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective, *Zeitschrift für feldherpetologie*. 2008. Suppl. 13. P. 135–150.

Sas I., Covaciu-Marcov S, D., Demeter L., Cicort-Lucaciu A, S., Strugariu A. Distribution and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Romania, *Zeitschrift für feldherpetologie*. 2008. Suppl. 13. P. 337–354.

- Sas I., Covaciu-Marcov S. D., Kovács E. H., Radu N. R., Tóth A., Popa A. The populations of *Rana arvalis* Nilss. 1842 from the Ier Valley (The Western Plain, Romania): present and future, *North-western journal of zool. (Romania)*. 2006. Vol. 2. No. 1. P. 1–16. <http://01.nwjz.2.1.Sas.pdf>
- Savage R. M. The breeding behaviour of the common frog *Rana temporaria* Linn., and *Bufo bufo* Linn., *Proc. zool. soc. London*, 1934. Vol. 6. P. 55–70.
- Serra-Cobo J., Lacroix G., White S. Comparison between the ecology of the new European frog *Rana pyrenaica* and that of four Pyrenean amphibians, *Journ. of zool.* 1998. Vol. 246. No. 2. P. 147–154.
- Schmid W. D. Survival of frogs in low temperature, *Science*. 1982. Vol. 215. No. 4533. P. 697–698.
- Schweiger M. *Rana arvalis* near Vienna (video). URL: <http://www.youtube.com/watch?v=bXJMK3ocgFY> (data obrascheniya 19.11.2014).
- Strijbosch H. Habitat selection of amphibians during their aquatic phase, *Oikos*. 1979. Vol. 33. No. 3. P. 363–372.
- Storey K. B. Persistence of freeze tolerance in terrestrially hibernating frogs after spring emergence, *Copeia*. 1987. No. 3. P. 720–726.
- Stugren B. Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss., *Annales zool. fennici*. 1966. Vol. 3. No. 1. P. 29–39.
- Sztatecsny M., Hödl W. Can protected mountain areas serve as refuges for declining amphibians? Potential threats of climate change and amphibian chytridiomycosis in alpine amphibian population, *Ecology of mountains*. 2009. Vol. 1. No. 2. P. 19–24.
- Sztatecsny M., Preininger D., Freudmann A., Matthias-Claudio L., Maier F., Hödl W. Don't get the blues: conspicuous nuptial coloration of male moor frogs (*Rana arvalis*) support visual mate recognition during scramble competition in large breeding aggregations, *Behav. ecol. sociobiol.* 2012. Vol. 66. P. 1587–1593. DOI: 10.1007/s00265-012-1412-6.
- Terhivuo J. Provisional atlas and population status of the Finnish amphibian and reptile species with reference to their ranges in northern Europe, *Annales zool. fennici*. 1981. Vol. 18. No. 3. P. 139–164.
- Thiesmeier B. Untersuchungen zur Jahresaktivität der Erdkröte (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) und des Grasfrosches (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) im Niederbergischen Land, *Decheniana*. 1992. Vol. 145. S. 146–164.
- Vences M., Grossenbacher K., Puente M., Palanca A., Vieites D. The Cambales fairy tale: elevational limits of *Rana temporaria* (Amphibia, Ranidae) and other European amphibians revisited, *Folia zool.* Vol. 2003. 52. No. 3. P. 189–202. URL: <http://www.ivb.cz/folia/52/2/189-202.pdf>.
- Vences M., Pique N., Lopez A., Puente M., Miramontes C., Vieites D. R. Summer habitat population estimate and body size variation in a high altitude population of *Rana temporaria*, *Amphibia – Reptilia*. 1999. Vol. 20. No. 4. P. 426–435.
- Vogrin N. The status of Amphibians in Slovenia, *Froglog. The newsletter of IUCN DAPTF*. 1997. No. 20. P. 1–2.
- Vos C. C., Chardon J. P. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*, *Journ. of applied ecol.* 1998. Vol. 35. P. 44–56.
- Vos C. C., Goedhart P., Lammertsma D., Spitzen-Van der Sluijs A. Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*), *Herpetol. j.* 2007. Vol. 17. P. 174–182.
- Vukov T., Kalezić M., Tomović L., Krizmanić I., Jović D., Džukić G. Amphibians in Serbia — distribution and diversity patterns, *Bull. of the Natural Museum (Serbia)*. 2013. No. 6. P. 90–112. DOI: 10.5937/bnhmb1306090V

Kutenkov A. Spatial-ecological divergence of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) within their geographic ranges // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 4–51.

Wind-Larsen H., Jørgensen C. B. Hormonal control of seasonal growth in a temperate zone toad *Bufo bufo*, *Acta zool.* 1987. Vol. 68. No. 1. P. 49–56.



УДК 502.747:502.4

Многолетняя динамика численности тетерева *Lyrurus tetrix* в степной зоне Оренбуржья под влиянием пожаров (на примере Буртинской степи заповедника «Оренбургский»)

БАРБАЗЮК

Институт степи УрО РАН, argentatus99@yandex.ru

Евгений Владимирович

Ключевые слова:

динамика численности
тетерев *Lyrurus tetrix*
степные пожары
пирогенный фактор
степной заповедник
Оренбургская область

Аннотация:

Обнаружена достоверная отрицательная связь между площадью гарей и численностью тетерева *Lyrurus tetrix* в Государственном степном заповеднике «Оренбургский» за многолетний период. Предполагается, что циклы снижения численности после обширных пожаров – реакция тетерева на временное ухудшение кормовых условий и уничтожение гнездовых биотопов под воздействием пирогенного фактора.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Зиновьев

Получена: 04 августа 2016 года

Опубликована: 27 марта 2017 года

Введение

В сообщении приводятся данные по многолетней динамике численности тетерева *Lyrurus tetrix* в Буртинской степи заповедника «Оренбургский» в условиях возрастания числа пожаров и площади гарей на этом участке за последние десятилетия (рис. 1). Появившиеся недавние исследования по оценке ситуации с пожарами в Буртинской степи за многолетний период (Павлейчик, 2015) позволили проследить воздействие пирогенного фактора на численность тетерева краеареального подвида *Lyrurus tetrix viridanus* Lorenz, 1891 (Потапов, 1987) на данной ООПТ за многолетний период. Актуальность работы обусловлена резким увеличением площади распространения и частоты пожаров в Оренбургской области в целом, начиная с середины 1990-х годов (Павлейчик, 2016), на фоне неизученности тенденций изменения численности тетерева на краю ареала в регионе. По некоторым данным, в сопредельной лесостепной зоне башкирского Предуралья, где тетерев более обычен, его численность с каждым годом падает, несмотря на то, что целые поля с необраным подсолнухом – кормовой базой птиц в зимнее время – остаются под снегом (Валуев, 2002).

Целью данной работы является оценка воздействия пожаров на динамику численности тетерева в условиях степной зоны, на границе гнездового ареала, и установление зависимости между ежегодной численностью особей и площадью гарей на рассматриваемом участке заповедника.

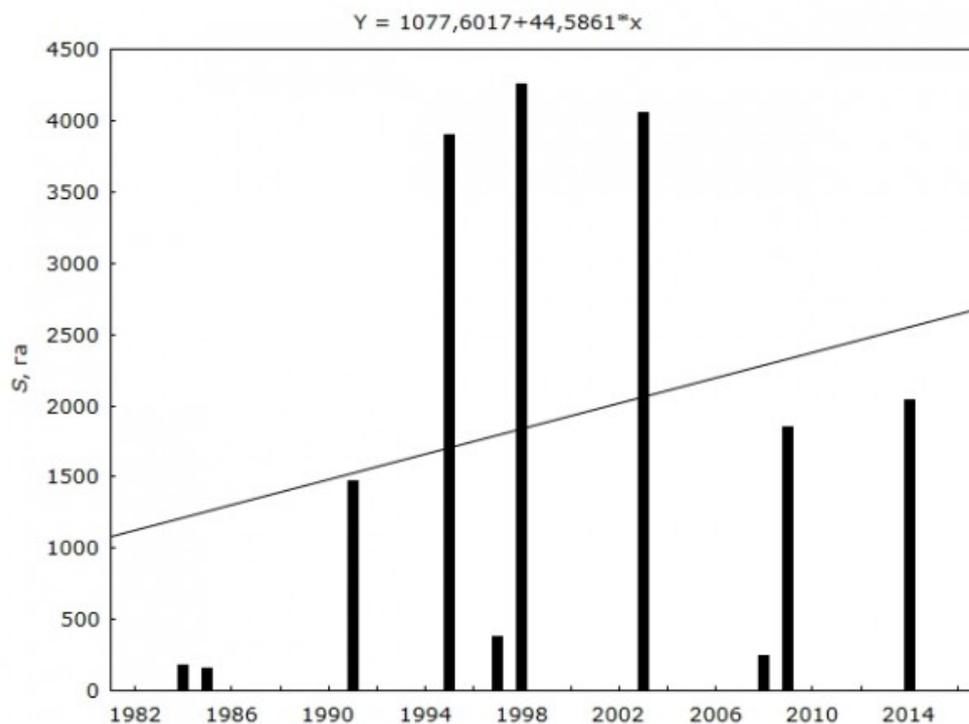


Рис. 1. Площадь гарей (S) в Буртинской степи за период 1984–2015 гг. (по неопубл. данным В. М. Павлейчика)

Fig. 1. The burned area (S) in Burtinskaya Steppe in 1984–2015 (from unpublished data by V. M. Pavleichik)

Материалы

Буртинская степь площадью 4500 га расположена в Оренбургской области (N 51°13.727' E 056°39.990') и входит в состав Государственного природного заповедника «Оренбургский», основанного в 1989 г. Участок лежит в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей на южных черноземах с наибольшим распространением ковыля Залесского (*Stipa zalēsskii*) (Калмыкова, 2008). Центральную часть участка с абсолютными отметками 230–420.9 м занимает водораздельное плато Муылды протяженностью до 5 км и шириной до 1.2 км, с него берут начало балки Кулинсай, Таволгасай, Кызылсай и Белоглинка. По балкам и в складках холмов встречаются осиновые и березово-осиновые колки, а по ручьям распространены черноольшаники – излюбленные и постоянные местообитания тетерева в данной местности на протяжении всего года. Устойчивый снежный покров держится примерно с декабря по конец марта. Участок окружают безлесные равнинные пастбища и зарастающие брошенные поля сельскохозяйственного назначения. Таким образом, основная масса горных колков в районе сосредоточена исключительно на территории Буртинской степи, что делает участок репрезентативным для проведения анализа численности тетерева и оценки ситуации.

Данные по численности тетерева в Буртинской степи за период 1992–2015 гг. (1993 г. пропущен в анализе) взяты из архива заповедника «Оренбургский». Учеты крупных млекопитающих и птиц, попутно с патрулированием, осмотром территории на транспортном средстве и пешком, во время проведения биотехнических мероприятий, проводились на регулярной основе бесшумным коллективом инспекторов за все время существования данной территории. Учетные маршруты представляли собой несколько основных полевых дорог с пунктами остановок в балках и на возвышенностях, а также пешие тропы по пересеченной местности, которые проходили через все основные балки, биотопы, где встречаются тетерева на участке, включая известные токовища. В безморозный период частота учетов составляла 2–5 в неделю по несколько часов каждый. В зимнее время и ранней весной количество продолжительных учетов сокращалось из-за погодных условий и труднодоступности балок. Во время каждого учета учетчик регистрировал птиц в подавляющем большинстве случаев однократно (редко двукратно). Зимой иногда фиксировали следы, а во время токования – голоса тетеревов. Маршруты чередовались, поэтому в целом вся территория обследована относительно равномерно. За период 1992–2015 гг. зарегистрировано в общей сложности 756 встреч тетерева в Буртинской степи,

при этом 38 % встреч приходилось на верховья балок Белоглинка и Таволгасай, в центральной части участка.

Важно отметить, что колки в Буртинской степи сильно изолированы между собой, не соединяются в обширные лесные массивы, как, например, в сопредельном лесостепном регионе Башкортостан, и хорошо просматриваются с дорог и смотровых площадок. Максимальная площадь отдельно взятого колка не превышает 11.5 га (черноольшаник), площадь второго по размеру колка (в верховьях балки Белоглинка) составляет примерно 10 га. Площадь других колков, разбросанных по балкам, на порядок меньше. Это обстоятельство облегчало работу по учету тетеревиных стай, снижая их недооценку.

Буртинская степь является образцово-показательным участком Оренбургского заповедника, и его персонал (потомки оренбургских немцев) скрупулезно ведет летопись с 1990-х годов по настоящее время, в связи с чем какие-либо искажения информации или пропуски в учетах исключены. Все наблюдения персонала неоднократно подтверждались исследованиями научных сотрудников, выезжающих на работу в Буртинскую степь, в том числе автором данной статьи.

Средняя численность особей за год (*Naverage*) высчитывалась суммированием всех особей за календарный год и делением на количество встреч за этот год. Под максимальным размером стаи за год (*Nmax*) понимается рекордное зарегистрированное количество птиц в стае за одну встречу в пределах календарного года.

Данные по пожарам взяты из научных отчетов В. М. Павлейчика, которые легли в основу серии научных статей (Павлейчик, 2015, 2016). Границы гарей визуализировались по космическим изображениям на основе данных со спутников Landsat (Павлейчик, 2015), затем их площадь (*S*) в Буртинской степи выражалась в гектарах и процентах (начиная с 1984 года).

Методы

Для изучения связей между площадью гарей и рядом показателей по тетереву проводился анализ линейных и полиномиальных трендов этих показателей (корреляционно-регрессионный анализ) в программе Statistica 10. Оценивалась значимость уравнений полиномиальных регрессий, подбирался наилучший полином для каждого из показателей.

Фактически с помощью полиномов было выполнено сглаживание временных рядов показателей обилия тетерева и площади гарей, при котором в качестве аргументов использовали года наблюдений.

Для построения полиномов были введены дополнительные переменные: степени полинома от 2 до 6 для переменной *t*-время. Переменная *t*-время эквивалентна годам 1991–2015. В результате, например, полином 6-й степени для оцениваемых показателей имел следующий вид: $a_0 + a_1t + a_2t^2 + a_3t^3 + a_4t^4 + a_5t^5 + a_6t^6$, где a_0 – a_6 – коэффициенты полинома, t – t^6 – степени времени.

Далее строились серии уравнений полиномиальной регрессии для зависимости каждого из показателей (зависимая переменная) от времени *t* (независимая переменная, год) со степенями полиномов от 1 до 6 для поиска наиболее адекватного уравнения. При этом исключались члены со статистически незначимыми коэффициентами. Так, для показателя «Площадь гарей» был подобран полином 5-й степени, из которого были исключены его статистически незначимые 2-я и 3-я степени (наибольшие *p*-значения), в результате чего полином приобрел вид: $a_0 + a_1t + a_2t^4 + a_3t^5$.

Затем находили расчетные значения регрессии для статистически значимых полиномов сравниваемых показателей и корреляцию между ними.

Результаты

Начиная с 1984 г., наблюдается тенденция увеличения площади гарей в Буртинской степи (рис. 1). Тем не менее последний обширный степной пожар, охвативший более 80 % площади участка и который не удалось вовремя локализовать, имел место в 2003 г. (рис. 1). В итоге при рассмотрении временного отрезка с данными за 1991–2015 гг. тренд по площади гари меняется на противоположный: после ряда лет роста идет спад (см. графики далее).

Поскольку уравнение линейной регрессии для показателя «Площадь гарей» оказалось незначимым ($y = 60.7974 - 0.865 * x$, $r = -0.1910$; $p = 0.6505$; $R^2 = 0.0365$), проведение дальнейшего корреляционного анализа линейных трендов численности тетерева и площади пожарищ нецелесообразно, и лучше оперировать полиномами.

Для оценки воздействия пирогенного фактора на состояние локальной популяции тетерева была предпринята попытка оценить характер связи между площадью гарей в Буртинской степи и следующими показателями "Средняя численность особей за год" и "Максимальный размер стаи за год". Рассмотрим их по порядку.

Средняя численность особей за год

Средняя численность изменялась от 1.71 особи в 1996 г. до 8.47 особи в 2009 г. Всплеск численности наблюдался с 2006 по 2009 г. на фоне отсутствия крупных пожаров с 2003 г. Для показателя «Площадь гарей» ни одна из степеней полинома ($t-t^6$) не оказалась статистически значимой. Оптимальным и статистически значимым вариантом стал полином 5-й степени с исключенными 2-й и 3-й степенями ($t, t^4, t^5; N = 8; R^2 = 0.7652; F = 5.4315; p = 0.0496$) (рис. 2). Иными словами, показатель «Площадь гарей» (всего 8 наблюдений) значимо зависит от 1-й, 4-й и 5-й степеней времени.

Итоги регрессии для зависимой переменной: Площадь гарей (Таблица)						
R= ,87475518 R2= ,76519663 Скоррект. R2= ,62431460						
F(3,5)=5,4315 p<,04963 Станд. ошибка оценки: 37,199						
N=8	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(5)	p-знач.
t	2,53702	0,736644	10,99469	3,192390	3,44403	0,018355
t_4	-9,51326	4,210392	-0,00438	0,001939	-2,25947	0,073400
t_5	7,73616	3,690489	0,00016	0,000074	2,09624	0,090182

Рис. 2. Итоги полиномиальной регрессии для показателя «Площадь гарей»
Fig. 2. The results of the polynomial regression for the parameter Burned Area

Для показателя «Средняя численность за год» был подобран статистически значимый полином 4-й степени ($t, t^2, t^3, t^4; N = 23; R^2 = 0.4418; F = 3.5622; p = 0.0262$) (рис. 3).

Итоги регрессии для зависимой переменной: Сред числен. за год (Таблица)						
R= ,66471083 R2= ,44184049 Скоррект. R2= ,31780505						
F(4,18)=3,5622 p<,02617 Станд. ошибка оценки: 1,4590						
N=23	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(18)	p-знач.
Св.член			8,02095	3,280319	2,44517	0,024991
t	-7,1452	5,49043	1,84019	1,414022	1,30139	0,209538
t_2	19,8023	21,49755	0,17996	0,195370	0,92114	0,369157
t_3	14,3389	28,88067	-0,00524	0,010554	0,49649	0,625559
t_4	1,7067	12,87270	0,00003	0,000194	0,13258	0,895996

Рис. 3. Итоги полиномиальной регрессии для показателя «Средняя численность за год»
Fig. 3. The results of the polynomial regression for the parameter Average Numbers per Year

Между расчетными регрессионными значениями показателей «Площадь гарей» и «Средняя численность за год» обнаружилась высокая отрицательная и значимая корреляция ($r = -0.7264, p = 0.002$), что говорит о сильной обратной зависимости между площадью пожарищ и средней численностью птиц за год (рис. 4).

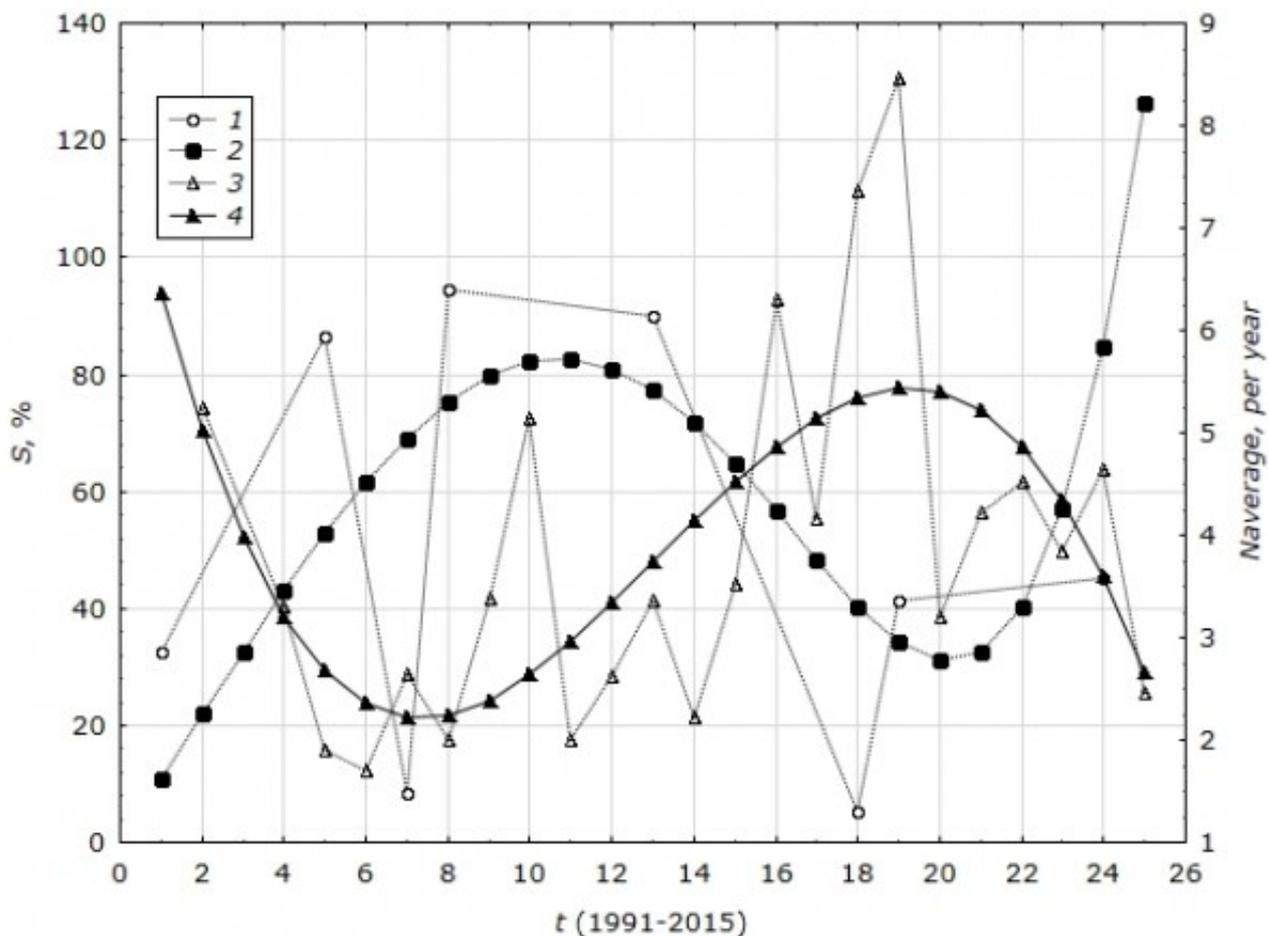


Рис. 4. Средняя численность особей тетеревов за год (*Naverage*) и площадь гарей (*S*) в Буртинской степи за 1991–2015 гг. Исходные значения и полиномиальные регрессии: 1 – площадь гарей, 2 – предсказанная площадь гарей, 3 – средняя численность за год, 4 – предсказанная средняя численность за год

Fig. 4. Average numbers of the Black Grouse per year (*Naverage*) and burnt area (*S*) in Burtinskaya Steppe, 1991–2015. Initial values and polynomial regressions: 1 – Burnt Area, 2 – Burnt Area Predicted, 3 – Average Number per Year, 4 – Average Predicted Number per Year

Максимальный размер стаи за год

Максимальное количество особей в стае наблюдалось в осенне-зимний период с колебанием от 7 особей в 1996 г. до 64 в 2009 г. Данный показатель был выбран для анализа, исходя из предположения, что чем выше успех гнездования у тетерева в летний период, тем крупнее формируемые стаи в осенне-зимний период, состоящие в том числе из местных молодых птиц, взрослых самцов и самок. Наиболее крупные стаи на участке наблюдали в 2009, 2011 и 2012 гг. на фоне отсутствия крупных пожаров с 2003 г.

Статистически значимая полиномиальная регрессия для площади гарей уже построена (рис. 2). Далее находим наилучшее описание полинома для показателя «Максимальный размер стаи за год». Им оказался статистически значимый полином 6-й степени ($t, t^2, t^3, t^4, t^5, t^6; N = 23; R^2 = 0.6553; F = 5.0695; p = 0.0043$) (рис. 5).

Итоги регрессии для зависимой переменной: Макс. размер стай (Таблица) R= ,80950595 R2= ,65529989 Скоррект. R2= ,52603734 F(6,16)=5,0695 p<,00433 Станд. ошибка оценки: 10,482						
N=23	БЕТА	Ст.Ош. БЕТА	В	Ст.Ош. В	t(16)	p-знач.
Св.член			96,4439	63,15864	1,52701	0,146283
t	-29,822	22,2451	-66,2007	49,38075	-1,34062	0,198770
t_2	232,317	171,6861	18,1980	13,44861	1,35315	0,194818
t_3	-748,235	540,9899	-2,3567	1,70398	-1,38308	0,185637
t_4	1187,248	842,3504	0,1541	0,10936	1,40945	0,177844
t_5	-906,542	541,4418	-0,0049	0,00345	-1,41329	0,176731
t_6	265,273	190,6280	0,0001	0,00004	1,39157	0,183097

Рис. 5. Итоги полиномиальной регрессии для показателя «Максимальный размер стай за год»
Fig. 5. The results of the polynomial regression for the parameter Maximum Size of Flock per Year

Коэффициент корреляции, найденный между построенными значениями регрессий, равен -0.589 ($r = -0.5899$, $p = 0.002$), что говорит о средней обратной зависимости между площадью гарей и максимальным размером стай (рис. 6).

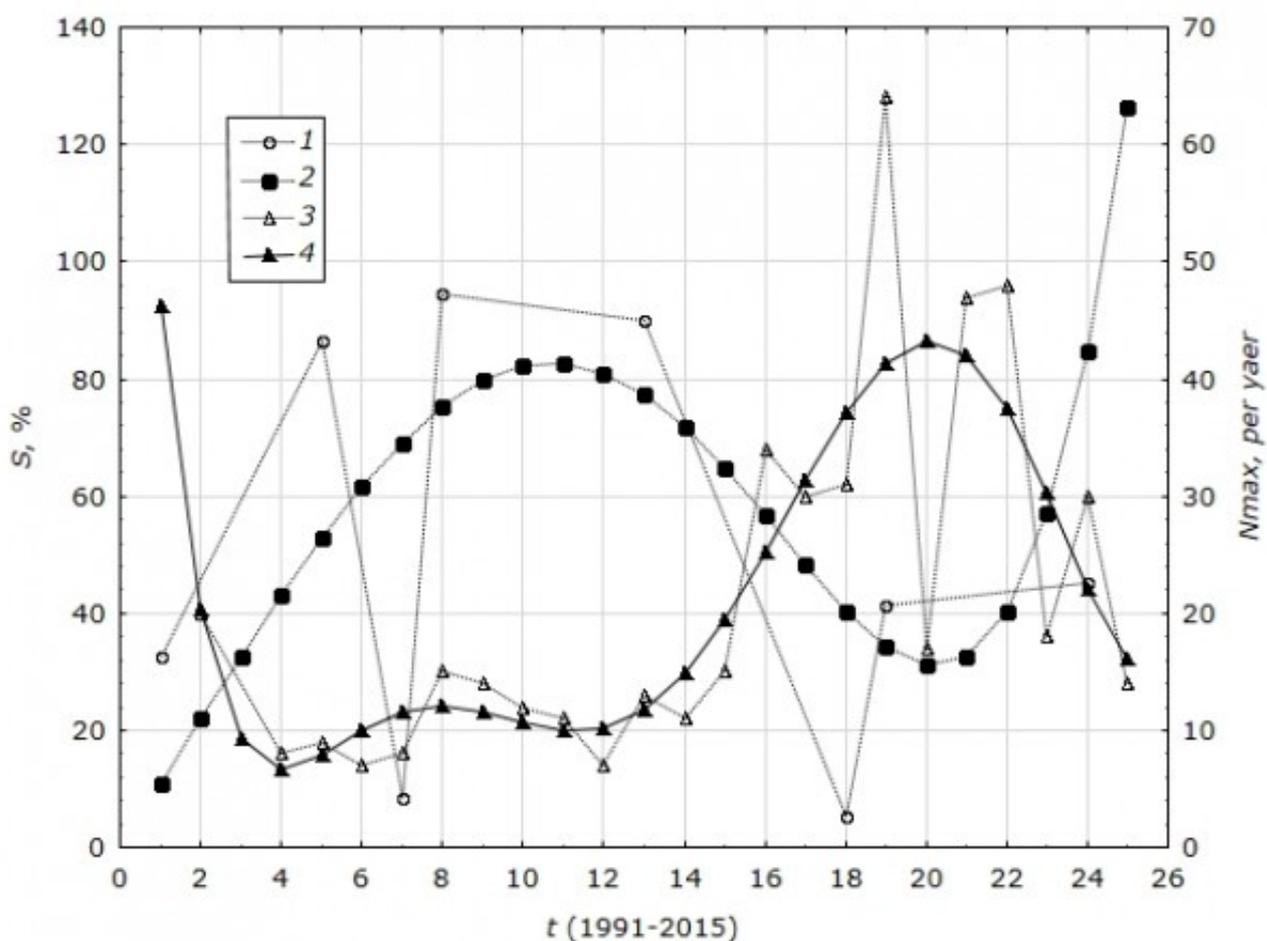


Рис. 6. Максимальный размер стай тетеревов за год (N_{max}) и площадь гарей (S) в Буртинской степи за 1991–2015 гг. Исходные значения и полиномиальные регрессии: 1 – площадь гарей, 2 – предсказанная площадь гарей, 3 – макс. размер стай, 4 – предсказанный макс. размер стай
Fig. 6. Maximum size (N_{max}) of the Black Grouse flock per year and burnt area (S) in Burtinskaya Steppe , 1991-2015. Initial values and polynomial regressions: 1 – Burnt Area, 2 – Predicted Burnt Area, 3 –

Обсуждение

Пожары в Буртинской степи происходили в разное время года. Воздействие пирогенного фактора на численность популяции тетерева могло проявляться как в прямом уничтожении кладок, птенцов и местообитаний, так и, по-видимому, опосредованно, через ухудшение кормовой базы – насекомых, побегов, древесных почек, ягодных полей по опушкам леса. Поскольку в кормовой рацион тетерева входят элементы, страдающие от огня в первую очередь: концевые побеги, почки и сережки березы, осины, ольхи, различные семена и созревающие ягоды, плоды шиповника, почки, побеги ивы, животные корма (Потапов, 1987). Восстановление численности наблюдается через несколько лет после каждого обширного пожара.

В настоящее время огнем уничтожена практически вся островная древесная растительность по периферии Буртинской степи. На месте некогда спелых старовозрастных березово-осиновых колков наблюдается восстановление поросли. В центральной части участка древесные массивы в том или ином поврежденном состоянии пока сохраняются. В их числе колки в верховьях балок Белоглинка и Таволгасай. Это связано с тем, что в центре участка рельеф повышается, колки по склонам плато Муюлды становятся крупнее, доступ огня к ним в большей степени затруднен из-за складчатости местности, как правило, в каждом колке увлажнение выше из-за выхода на поверхность грунтовых вод, и в большинстве случаев при распространении огня вглубь территории персонал успевает предпринять меры по его локализации. В результате в центральных балках пожар повреждает зачастую только края колка на ту или иную глубину, ядро же колка остается нетронутым. Этим можно объяснить, почему после масштабных пожаров, когда сгорает более 80 % территории, тетерев в ограниченном числе остается на участке. Сохраняющиеся ядра колков, по-видимому, позволяют тетереву переживать несколько неблагоприятных лет и в последующем восстанавливать численность по мере улучшения кормовой базы и восстановления местообитаний.

К сожалению, достоверные данные по численности тетерева за пределами Буртинской степи в Оренбуржье отсутствуют, поэтому сравнение полученной картины с другими паттернами на уровне региона не представляется возможным.

Заключение

Зависимость показателей численности от площади гарей хорошо описывается криволинейной регрессией. Выявлена достоверная связь между расчетными значениями средней численности птиц, максимальным размером стай и расчетными значениями размера пожаров на участке заповедника. Предполагается, что снижение численности тетерева после обширных пожаров в заповеднике связано с ухудшением условий питания и прямым уничтожением гнездовых биотопов.

Библиография

Валуев В. А. Зимняя орнитофауна лесостепной зоны Предуралья Башкирии [Winter avifauna of the forest-steppe zone in Cis-Ural region of Bashkortostan] // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 63–69.

Калмыкова О. Г. Закономерности распределения степной растительности «Буртинской степи» (Госзаповедник «Оренбургский»): Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Distribution regulations of steppe vegetation in Burtinskaya Steppe Site (Orenburg State Nature Reserve): published summary of a PhD thesis in biology]. СПб., 2008. 24 с.

Павлейчик В. М. Пространственно-временная структура пожаров на заповедном участке «Буртинская степь» [Spatial and temporal structure of the fires in reserved Burtinskaya Steppe Site] // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. 2015. Вып. 4. С 1–11.

Павлейчик В. М. Многолетняя динамика природных пожаров в степных регионах (на примере Оренбургской области) [Long-term dynamics of natural fires in the steppe regions (by the example of the Orenburg Region)] // Вестник ОГУ. 2016 (194). С. 74–80.

Потапов Р. Л. Тетерев. Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные [The Black Grouse. Birds of the USSR.

Galliformes, Gruiformes]. Л.: Наука, 1987. 528 с.

Благодарности

Автор выражает благодарность В. М. Павлейчику за любезно предоставленные данные.

Работа выполнена в рамках плановой бюджетной темы института «Степи России: ландшафтно-экологические основы устойчивого развития, обоснование природоподобных технологий в условиях природных и антропогенных изменений окружающей среды» (№ 0421-2016-0001).

Long-term population dynamics of the Black Grouse *Lyrurus tetrrix* in the steppe zone of Orenburg region under the influence of fires (on the example of Burtinskaya Steppe , Orenburg Reserve)

**BARBAZYUK
Evgeny**

Steppe Institute, UB RAS, argentatus99@yandex.ru

Keywords:

population dynamics
the Black Grouse *Lyrurus tetrrix*
steppe fires
pyrogenic factor
steppe reserve
Orenburg region

Summary:

A significant negative correlation between the size of the burnt area and the number of the Black Grouse *Lyrurus tetrrix* was found in Orenburg State Nature Reserve on the basis of a long-term observation. The paper provides the data on the long-term population dynamics of the *Lyrurus tetrrix* in Burtinskaya Steppe, a part of Orenburg Nature Reserve. It was shown that the population of the Black Grouse is affected by both the increasing number of grassland fires and the enlarged burnt area size over the past decades. According to a recent study (Pavleichik 2015) the impact of the pyrogenic factor on the abundance of grouse subspecies *Lyrurus tetrrix viridanus* Lorenz was assessed. This subspecies, 1891 (Potapov, 1987) has occurred in this specially protected territory for a long time. Burtinskaya Steppe (4500 hectares) is located in the Orenburg region (N51 ° 13.727 'E056 ° 39.990') in the southeast of the European Russia and is a part of Orenburg State Natural Reserve, founded in 1989. It lies in the subzone of herb-fescue-feather grass steppe dominated by Zaleski feather grass (*Stipa zaleskii*). This steppe area has a complex structure: u-shaped valleys and small, isolated woodlands with the maximum size of 11.5 ha. During the analyzed period 1991-2015, 8 fires breached the perimeter of this territory from outside resulting in decreasing the annual average and maximum numbers of the Black Grouse. The negative correlation between the predicted values of the regression for the parameters Burned Area and Average Number per Year was found high ($r = -0.7264$, $P = 0.002$). The correlation coefficient found between the predicted values of the regression for the parameters Burned Area and Maximum Flock Size per Year was -0.589 ($r = -0.5899$, $P = 0.002$), indicating moderate inverse relationship. It is assumed that cycles of reduced numbers followed by the extensive fires was a grouse response to a temporary deterioration of feeding conditions and destruction of nesting habitats under the impact of pyrogenic factor.

References

- Valuev V. A. Winter avifauna of the forest-steppe zone in Cis-Ural region of Bashkortostan, Materialy k rasprostraneniyu ptic na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri. Ekaterinburg: Akademkniga, 2002. P. 63–69.
- Kalmykova O. G. Distribution regulations of steppe vegetation in Burtinskaya Steppe Site (Orenburg State Nature Reserve): published summary of a PhD thesis in biology. SPb., 2008. 24 p.
- Pavleychik V. M. Spatial and temporal structure of the fires in reserved Burtinskaya Steppe Site, Byulleten' Orenburgskogo nauchnogo centra UrO RAN. 2015. Vyp. 4. S 1–11.
- Pavleychik V. M. Long-term dynamics of natural fires in the steppe regions (by the example of the Orenburg Region), Vestnik OGU. 2016 (194). P. 74–80.

Barbazyuk E. Long-term population dynamics of the Black Grouse *Lyrurus tetrix* in the steppe zone of Orenburg region under the influence of fires (on the example of Burtinskaya Steppe , Orenburg Reserve) // Principy èkologii. 2017. Vol. 6. № 1. P. 52–60.

Potapov R. L. SR. The Black Grouse. Birds of the USSR. Galliformes, Gruiformes. L.: Nauka, 1987. 528 p.



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

УДК 595.768.11

Избирательность дополнительного питания черного пихтового усача *Monochamus urussovi* Fisch. (Coleoptera: Cerambycidae)

ГРОДНИЦКИЙ
Дмитрий Львович

Красноярский институт повышения квалификации
работников образования, dmi.grod@gmail.com

ГУРОВ
Андрей Вячеславович

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН,
dmi.grod@gmail.com

Ключевые слова:

Черный пихтовый усач
малый черный усач
пихта сибирская
дополнительное питание
массовое размножение

Аннотация:

Изучено пищевое предпочтение двух видов усачей: черного пихтового *Monochamus urussovi* и малого черного *M. sutor* (Coleoptera, Cerambycidae), обитающих на хвойных деревьях в Сибири. *M. urussovi* регулярно наносит существенный ущерб пихтовым древостоям. Однако, несмотря на то, что куколки и молодые имаго, использованные в опыте, были извлечены из пихты, жуки при дополнительном питании отказывались кормиться побегами пихты, предпочитая сосну. Полученные данные говорят, что массовое размножение черного пихтового усача на пихте сибирской не обусловлено особым предпочтением жука к питанию на пихте. Приведено гипотетическое объяснение приуроченности очагов *M. urussovi* к пихтарникам.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Е. Б. Яковлев

Получена: 27 октября 2016 года

Опубликована: 27 марта 2017 года

Введение

Некоторые стволовые насекомые способны размножаться в массе и вызывать изменение состава верхнего яруса таежных экосистем. Допустимо предполагать, что жуки при дополнительном питании выбирают виды деревьев, в которых развивались их личинки. Ниже следует описание результатов трехлетних наблюдений за пищевыми предпочтениями черного пихтового усача *Monochamus urussovi* Fisch. – многочисленного вида на пихте сибирской *Abies sibirica* Ledeb. Для сравнения был выбран малый черный усач *M. sutor* L. – обычный таежный вид, который не образует очагов массового размножения и никогда не был обнаружен на пихте (рис. 1).

Оба вида давно привлекают внимание энтомологов, и их названия на русском языке в разных трудах различны. *M. urussovi* называли большим черным хвойным, большим черным еловым, большим еловым усачом (или дровосеком) (Коломиец, 1960; Земкова, 1965; Криволицкая, 1965; Петренко, 1965; Богданова, 1976; Кондаков и др., 1979; Гусев, 1984; Никитский, Ижевский, 2005). *M. sutor* также упоминали как малого черного елового, черного елового, малого черного усача (или дровосека) (Коломиец, 1960; Земкова, 1965; Петренко, 1965; Агафонова, Антонов, 2014).



Рис. 1. Черный пихтовый и малый черный усачи
Fig. 1. Black fir and small black sawyers

M. urussovi размножается в массе только на пихте и только в Сибири (Прозоров, 1958; Исаев, 1971; Исаев и др., 1982; Ветрова, 1986, 1987; Исаев и др., 1988; Ветрова и др., 1998), хотя встречается повсюду от восточных до западных границ бывшего Советского Союза: в коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге хранятся лишь единичные находки этого вида из Финляндии и Польши, а в Карелии вид заслуживает внесения в Красную книгу (Е. Б. Яковлев, личное сообщение).



Рис. 2. Личинка черного пихтового усача
Fig. 2. A larva of black fir sawyer

Из-за своих крупных размеров личинки жука (рис. 2) не могут развиваться на подросте, а только на деревьях диаметром не менее чем 10–12 см, хотя молодые пихты в очагах страдают от объедания молодыми имаго при дополнительном питании. Поэтому *M. urussovi* может считаться вредоносным насекомым по отношению к лесосырьевой базе, но не к пихтарнику как лесной экосистеме. Пищевые предпочтения имаго прежде не изучали.

Целью работы было определение избирательности дополнительного питания жуков черного пихтового и малого черного усачей в отношении разных видов деревьев.

Материалы

Работа проведена на северном макросклоне Западного Саяна. Куколки и молодые жуки *M. urussovi* были извлечены из стволов пихты сибирской, жуки *M. sutor* отловлены в природе, поэтому было невозможно определить, в каких деревьях развивались личинки второго вида; однако в месте вылова имаго *M. sutor* нет других хвойных деревьев, кроме сосны. В опытах использованы 132 особи *M. urussovi* и 40 особей *M. sutor*.

Методы

Жукам (в т. ч. выведенным из куколок) предлагали на выбор побеги семи видов деревьев: пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb., ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., сосны кедровой сибирской *Pinus*

seabra Du Tour, сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb., березы бородавчатой *Betula pendula* Roth, ивы козьей *Salix caprea* L. Все побеги были одинаковой длины и диаметра.

Каждого жука по одному помещали в отдельный пластмассовый садок стандартного размера 30 x 20 см, где были разложены побеги, и накрывали стеклом; хвоя и листья с побегов были предварительно удалены. В течение суток жуки питались корой побегов, после чего измерялась площадь коры, съеденной насекомыми: когда жук грызет кору, он пятится назад, так что повреждение имеет форму почти правильного прямоугольника (незначительно закруглены края): длину и ширину погрыза измеряли под биноклем с микрометрической линейкой, площадь погрыза вычисляли умножением длины на ширину. Повторно жуки в опыте не использовались.

Результаты

Опыт показал, что черный пихтовый усач явно предпочитает питаться корой сосны, отдавая предпочтение по сравнению с пихтой даже березе (табл. 1); в обследованных районах обнаружены упавшие березовые стволы с круглыми выходными отверстиями черного пихтового усача, диаметр которых достигает 11 мм, поэтому их нельзя перепутать с выходными отверстиями другихксилофагов, а на стоящих березах найдены типичные насечки, которые самки выгрызают в коре для откладывания яиц (Андреева и др., 1999) (рис. 3); при этом вспышки численности усача в березовых древостоях не отмечены.

Таблица 1. Средняя площадь погрызов *M. urussovi* на предложенных породах (мм²) с учетом доверительного интервала 90 %; число подопытных жуков – 132 особи

Пихта	Ель	Кедр	Сосна	Лиственница	Береза	Ива
13.03 ± 1.40	51.11 ± 2.55	4.00 ± 0.22	107.08 ± 4.33	6.04 ± 0.21	22.76 ± 1.77	6.86 ± 0.36

Похожий результат был получен в отношении короеда *Dendroctonus ponderosae*, потомство которого, перечисленное на число отложенных яиц, много меньше именно на том виде сосны, из стволов которого вышли самки, чем на других американских видах сосен, как нативных, так и интродуцированных (Amman, 1982).



Рис. 3. Насечки черного пихтового усача на пихте и березе, выходные отверстия, сделанные молодыми жуками при выходе из пихтового ствола. Разница в форме насечек обусловлена толщиной и жесткостью коры: у пихты она тоньше и мягче, поэтому в бересте, чтобы отложить яйцо в луб, самке приходится выгрызть более длинные и глубокие щели

Fig. 3. Black fir sawyer egg-laying slots in fir and birch bark, holes made by young beetles emerging from fir trunk. The difference between shape of the slots depends on thickness and hardness of the bark, which is considerably thinner and softer in fir, than in birch. Hence, to lay eggs under birch bark, females have to make longer and deeper slots

Пищевые предпочтения малого черного хвойного усача отличаются от таковых черного пихтового усача (табл. 2). Этот вид полностью избегает пихту, однако также предпочитает кору и луб сосны.

Таблица 2. Средняя площадь погрызов *M. sutor* на предложенных породах (мм²) с учетом доверительного интервала 90 %; число подопытных жуков – 40 особей

Пихта	Ель	Кедр	Сосна	Лиственница	Береза	Ива
0	16.85 ± 1.37	15.85 ± 2.10	121.85 ± 2.05	8.12 ± 0.91	4.02 ± 0.31	7.12 ± 1.01

Обсуждение

Ксилофаги при дополнительном питании переносят офиостомовые грибы (Ветрова и др., 1992) (рис. 4), возбуждающие синеву древесины – микоз, который вызывает порыжение (такие побеги в научном обиходе именуется «рыжиками»), покраснение и усыхание хвои на дистальных частях побегов выше погрыза, тем самым помогая жукам ослабить дерево, прежде чем отложить под кору яйца (Исаев и др., 1982, 1988); в ослабленном дереве прекращается синтез защитных смолистых веществ, и личинки жуков могут благополучно расти. Мутуалистические взаимоотношения, сложившиеся между ксилофагом и грибом, определяют характер дополнительного питания молодых имаго: для устойчивого существования популяции насекомого необходимо, чтобы часть деревьев в лесном насаждении была заражена синевой древесины.

Выбор корма для дополнительного питания жуками *M. sutor* не удивителен: жуки предпочитают питаться на том же виде дерева, в котором развились их личинки.

Черный пихтовый усач ведет себя иначе. Этот вид распространен по всей лесной территории умеренных широт от Финляндии, Польши и Белоруссии до Монголии, Магаданской области и Камчатки. Южная граница его ареала проходит по пойменным соснякам Приднепровья, казахскому мелкосопочнику и Северному Китаю – везде, где растет сосна. Естественно предположить, что исторически вид *M. uralensis*, как и другие виды р. *Monochamus*, сформировался в тесной связи с сосной, с чем можно предположительно связать пищевые предпочтения, проявленные жуками в условиях эксперимента.



Рис. 4. Синевая древесины и плодовые тела офиостомового гриба, окружающие куколку усача в колыбельке

Fig. 4. Log bluing and fruit bodies of *Ceratocystis* sp., surrounding a pupa of black fir sawyer in its pupal chamber

Тем не менее в сосняках вспышки численности *M. uralensis* никогда не были отмечены. Отчего массовое размножение происходит только в пихтарниках – разновидности леса, характерной исключительно для сибирской южной тайги, хотя жуки, личинки которых развивались в пихтовых стволах, при дополнительном питании редко избирают пихту, но размножаются в массе именно на ней, а не на сосне?

Возможный ответ: на сосне у усача есть эффективные конкуренты – быстро размножающиеся короеды, которые вытесняют усача на не предпочитаемую им пихту. На пихте у усача в Сибири конкурентов мало. Можно упомянуть в числе жуков ребристого рагия *Rhagium inquisitor* L., пальцеходного лубоеда *Xylechinus pilosus* Ratz., полосатого древесинника *Trypodendron lineatum* Oliv., темную хвойную златку *Buprestis haemorrhoidalis* Hbst., хвойное сверлило *Hylecoetus flabellicornis* Schn.; среди перепончатокрылых – большого хвойного рогахвоста *Uroceros gigas* L. (Андреева и др., 1999). Перечисленные виды не образуют очагов массового размножения в пихтовых древостоях, хотя некоторые отмирающие деревья бывают плотно заселены пальцеходным лубоедом *Xylechinus pilosus* Ratz. Однако для крупных личинок *M. uralensis* мелкие личинки других видов могут послужить калорийным кормом.

В значимости конкурентов для вытеснения *M. urussovi* с сосны допустимо сомневаться, поскольку в европейской части России черный пихтовый усач успешно развивается на ели, где конкурентов у него гораздо больше, чем на сосне. Несмотря на возможность питания личинок тканями елового ствола, массовое размножение усача в ельниках не происходит, а в Сибири ельники, свободные от других видов деревьев, встречаются редко – только в поймах рек.

У усача, помимо конкурентов, есть только один природный враг – черный дятел, желна *Dryocopus martius* L (рис. 5). Однако черный дятел – оседлый вид, который питается личинками усача только зимой, а в теплые сезоны предпочитает легкую добычу: открыто живущих насекомых, прежде всего – муравьев.



Рис. 5. Усыхающая пихта в очаге усача и пихтовый ствол, расклеваный желной в поисках личинок (на заднем плане видны «рыжики»)

Fig. 5. Dead fir tree in the area of black fir sawyer mass outbreak and a fir trunk treated by black woodpecker (red fir shoots can be seen in the background)

Чем объяснить массовое размножение черного пихтового усача в пихтарниках? Возможно, приуроченность очагов этогоксилофага исключительно к пихтовым лесам связана с неспособностью его симбионтов – офиостомовых грибов – развиваться на других хвойных деревьях кроме пихты (речь идет только о тех видах грибов, которые связаны с *M. urussovi*, но не с другимиксилофагами), однако результаты исследований специфичности возбудителей синевы древесины в отношении разных видов хвойных деревьев авторам неизвестны, по крайней мере, покраснение концевых частей побегов на других хвойных не отмечено.

Другое гипотетическое объяснение может быть основано на данных по истории лесов. Опубликованы результаты исследований, говорящие о важности эколого-географического фактора в формировании трофических связей насекомых с растениями (Nylín, Janz, 1996), соответственно, важен и исторический возраст растительных сообществ. Нельзя сказать, что темнохвойная тайга – молодой тип растительных формаций; более точно говорить о молодости лесных экосистем, находящихся севернее Алтае-Саянской горной страны.

Равнинные пихтовые древостои сформировались менее чем 10 тыс. л. н., после того, как отступило последнее в Сибири Зырянское оледенение, относящееся к позднему плейстоцену (Большая..., 1972; Геологический..., 1973). Спорово-пыльцевой и радиоуглеродный анализы почв показывают, что последний пик распространения темнохвойной тайги на юге Сибири датируется менее чем 1 000 л. н., а в оптимальную фазу голоцена (ок. 5 000 л. н.) здесь были развиты лесостепные ландшафты с березовыми и сосновыми лесами (Савина, 1976, 1986). Сделан вывод, что в настоящее время и в ближайшем будущем в горных лесах темнохвойные формации распространяются и будут распространяться от горной черневой тайги вниз на подтайгу; расширение площади, занятой темнохвойными породами на равнинах, может происходить при ведущей роли ели (но не пихты и кедра) на склонах водоразделов (Савина, 1976). О том же говорит и исключительная активность массовых насекомых – вредителей пихты сибирской: сибирского коконопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetw. и черного пихтового усача в равнинной тайге (Гродницкий и др., 2002; Шабалина и др., 2002; Гродницкий, 2004).

Отсюда может следовать, что у пихты не было исторического времени, достаточного для развития приспособлений к эффективной защите от заселения усачом, отчего возникают вспышки

численности *M. urussovi*.

Заключение

При дополнительном питании черный пихтовый усач достоверно предпочитает сосновые побеги пихтовым. Вместе с тем массовое размножение этого усача отмечено только в древостоях с преобладанием пихты сибирской. Проведенное исследование не позволяет утверждать, что вспышки численности определяются особым предпочтением жука к питанию на пихте. Возможно, жесткая приуроченность очагов к пихтарникам связана со сравнительной молодостью экосистем, где пихта является породой-эдификатором. По всей видимости, пихтовая тайга юга Сибири является переходной, исторически недолговечной формацией.

Библиография

Агафонова Т. А., Антонов И. А. Каталог насекомых-ксилофагов хвойных пород Байкальской Сибири и Северного Приамурья [Catalogue of wood-boring insects feeding on conifers at Baykal Siberia and northern part of Amur basin]. Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2014. 215 с.

Андреева Т. П. и др. Насекомые сибирских лесов. Первый атлас цветных фотографий для специалистов лесного хозяйства [Siberian forest insects. The first colored atlas for forestry specialists]. Красноярск: Центр защиты леса, 1999. 96 с.

Богданова Д. А. Стволовые вредители и динамика численности их на вырубках [Trunk injuring insects and their population dynamics at glades] // Проблема динамики численности насекомых-вредителей таежных лесов. Красноярск: Изд-во Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1976. С. 12–29.

Большая советская энциклопедия [Comprehensive Soviet encyclopedia]. М.: Советская энциклопедия, 1972. Т. 9. 624 с.

Ветрова В. П. Воздействие на пихтовые древостои разреженных и повышенно плотных популяций большого черного хвойного усача [Impact scared and dense populations of the black fir sawyer on fir stands] // Лесоведение. 1986. № 1. С. 43–50.

Ветрова В. П. Консортивные связи большого черного хвойного усача с пихтой сибирской в таежных биогеоценозах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Ecological relations between black fir sawyer and Siberian fir in taiga ecosystems]. Красноярск, 1987. 22 с.

Ветрова В. П., Исаев А. С., Пашенова Н. В., Константинов М. Ю. Оценка угрозы массового размножения черного пихтового усача в темнохвойных насаждениях Нижнего Приангарья после повреждения сибирским шелкопрядом [Assessment of damage to Lower Angara taiga conifer stands from black fir sawyer mass outbreaks after outbreaks of Siberian lappet moth] // Лесоведение. 1998. № 3. С. 58–67.

Ветрова В. П., Пашенова Н. В., Гродницкий Д. Л. Реакция пихты сибирской на заражение грибами – симбионтами черного пихтового усача [A response of Siberian fir to inoculation with symbiotic fungi of black fir sawyer] // Лесоведение. 1992. № 3. С. 24–32.

Геологический словарь [Dictionary of geology]. М.: Недра, 1973. Т. 2. 456 с.

Гродницкий Д. Л. Сибирский шелкопряд и судьба пихтовой тайги [Siberian lappet moth and the destiny of fir-dominated forest] // Природа. 2004. № 11. С. 49–56.

Гродницкий Д. Л., Разнобарский В. Г., Солдатов В. В., Ремарчук Н. П. Деградация древостоев в таежных шелкопрядниках [Collapse of forest stands in taiga ecosystems damaged by the Siberian lappet moth] // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9. № 1. Приложение. С. 3–12.

Гусев В. И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников [Guide to damage symptoms found in forest and fruit trees and bushes]. М.: Лесная промышленность, 1984. 472 с.

Гродницкий Д. Л., Гуров А. В. Избирательность дополнительного питания черного пихтового усача *Monochamus urussovi* Fisch. (Coleoptera: Cerambycidae) // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 61–69. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5882

Земкова Р. И. Стволовые вредители темнохвойных лесов Западного Саяна [Wood-boring insects of the Western Sayan dark-conifer forests]. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1965. 123 с.

Исаев А. С. Динамика численности большого черного усача и меры борьбы с ним в пихтовых лесах Красноярского края [Black fir sawyer population dynamics and forest protection measures in Central Siberia fir stands] // Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск, 1971. С. 61–64.

Исаев А. С., Киселев В. В., Ветрова В. П. Роль дополнительного питания большого черного хвойного усача при его взаимодействии с кормовым растением [Imago feeding of black fir sawyer and its influence on host plant] // Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых. Новосибирск: Наука, 1982. С. 19–27.

Исаев А. С., Рожков А. С., Киселев В. В. Черный пихтовый усач *Monochamus urussovi* (Fisch.) [Black fir sawyer *Monochamus urussovi* (Fisch.)]. Новосибирск: Наука, 1988. 396 с.

Кондаков Ю. П., Кнор И. Б., Петренко Е. С. Эколого-хозяйственные группировки лесных насекомых байкальского бассейна [Ecologically and industrially important groups of insects of the Baykal basin] // Фауна лесов бассейна озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1979. С. 44–77.

Коломиец Н. Г. Итоги изучения вредителей кедра и задачи борьбы с ними [Resumed results of study of insects damaging Siberian pine and probable measures of their suppression] // Проблемы кедра / Тр. по лесному хозяйству Сибири. Вып. 6. 1960. С. 175–183.

Кривоуцкая Г. О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири [Wood-boring insects of dark-conifer forest ecosystems in the West Siberia]. М.; Л.: Наука, 1965. 129 с.

Никитский Н. Б., Ижевский С. С. Жуки-ксилофаги – вредители древесных растений России [Wood-boring beetles damaging trees in Russia]. М.: Лесная промышленность, 2005. 120 с.

Прозоров С. С. Большой черный усач *Monochamus urussovi* Fisch. на пихте сибирской [Black fir sawyer *Monochamus urussovi* Fisch. and Siberian fir] // Труды Сибирского лесотехнического института. 1958. Сб. 21. Вып. 2. С. 15–121.

Петренко Е. С. Насекомые-вредители лесов Якутии [Injurious insects in Yakutia forest ecosystems]. М.: Наука, 1965. 167 с.

Савина Л. Н. Новейшая история лесов Западного Саяна (по данным спорово-пыльцевого анализа почв) [The newest history of forest ecosystems in the Western Sayan mountains (based on spore and pollen soil analyses)]. Новосибирск: Наука, 1976. 158 с.

Савина Л. Н. Таежные леса Северной Азии в голоцене [North Asia taiga within Holocene]. Новосибирск: Наука, 1986. 191 с.

Шабалина О. М., Разнобарский В. Г., Гродницкий Д. Л. Живой напочвенный покров и подрост в таежных шелкопрядниках [Grass cover and young trees in ecosystems damaged by Siberian lappet moth] // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9. № 1. Приложение. С. 23–32.

Amman G. Characteristics of mountain pine beetles reared in four pine hosts // Environmental Entomology. 1982. Vol. 11. № 3. P. 590–593.

Nylin S., Janz N. Host plant preferences in the comma butterfly (*Polygonia c-album*): Do parents and offspring agree? // Ecoscience. 1996. Vol. 3. № 3. P. 285–289.

Благодарности

Авторы искренне признательны В. П. Ветровой (ИЛ СО РАН, Красноярск) за всестороннюю поддержку работы.

Imago feeding preference of the black fir sawyer *Monochamus urussovi* Fisch. (Coleoptera: Cerambycidae)

GRODNITSKY
Dmitry

*Krasnoyarsk institute for teachers' postgraduate
education, dmi.grod@gmail.com*

GUROV
Andrey

*V.N.Sukachev Institute of Forest Research, Russian
Academy of Sciences, dmi.grod@gmail.com*

Keywords:

Black fir sawyer
minor black sawyer
Siberian fir
imago feeding preference
mass outbreaks

Summary:

Mass outbreaks of the black fir sawyer *M. urussovi* regularly occur in forest stands dominated by Siberian fir *Abies sibirica*; outbreaks have been observed only on fir and exclusively in Siberia, although the beetle is also found in the vast territory including Finland, Poland, Ukraine, Kazakhstan, China, Russian Far East and Japan. A closely related common species *M. sutor* has never produced outbreaks; its larvae have been registered only in Scots pine. Feeding preferences of the two species were compared under experimental conditions; total numbers of tested specimens were 132 (*M. urussovi*) and 40 (*M. sutor*). *M. sutor* beetles were caught in nature, *M. urussovi* pupas and young adults were collected from fir trunks; pupas were reared to beetles. Each beetle was placed into a covered plastic enclosure for 24 hours and offered cut shoots of fir, spruce, Siberian pine, Scots pine, larch, birch and willow; all cuts were of the same length and diameter, needles and leaves had been previously removed. Beetles of the two species showed different feeding preference. *M. sutor* imagoes completely ignored fir shoots, definitely preferring Scots pine. *M. urussovi* feeding behavior was different: beetles did consume bark, bast and cambium of fir. However, they were mainly fed on Scots pine shoots. Feeding preference given to Scots pine by beetles grown in fir trunks can be explained by the hypothesis that this species originated on pine. Mass outbreaks of *M. urussovi* in Siberian fir-dominated forest ecosystems occur, because these plant communities are historically young (evidently much less than 10 000 years) and yet unbalanced, transitional sort of ecosystems, so fir did not have enough evolutionary time to get adapted to injure by the sawyer and *Ophiostoma* fungi carried by beetles.

References

- Agafonova T. A. Antonov I. A. Catalogue of wood-boring insects feeding on conifers at Baykal Siberia and northern part of Amur basin. Irkutsk: Izd-vo In-ta geografii im. V. B. Sochavy SO RAN, 2014. 215 p.
- Andreeva T. P. Siberian forest insects. The first colored atlas for forestry specialists. Krasnoyarsk: Centr zaschity lesa, 1999. 96 p.
- Bogdanova D. A. Problems of injurious insects population dynamics in taiga stands. Krasnoyarsk: Izd-vo Instituta lesa i drevesiny im. V. N. Sukacheva SO AN SSSR, 1976. P. 12–29.
- Comprehensive Soviet encyclopedia. M.: Sovetskaya enciklopediya, 1972. T. 9. 624 p.
- Vetrova V. P. Impact scared and dense populations of the black fir sawyer on fir stands, Lesovedenie. 1986. No. 1. P. 43–50.

- Vetrova V. P. Ecological relations between black fir sawyer and Siberian fir in taiga ecosystems. Krasnoyarsk, 1987. 22 p.
- Vetrova V. P. Isaev A. S. Pashenova N. V. Konstantinov M. Yu. Assessment of damage to Lower Angara taiga conifer stands from black fir sawyer mass outbreaks after outbreaks of Siberian lappet moth, *Lesovedenie*. 1998. No. 3. P. 58–67.
- Vetrova V. P. Pashenova N. V. Grodnitskiy D. L. A response of Siberian fir to inoculation with symbiotic fungi of black fir sawyer, *Lesovedenie*. 1992. No. 3. P. 24–32.
- Dictionary of geology. M.: Nedra, 1973. T. 2. 456 p.
- Grodnitskiy D. L. Siberian lappet moth and the destiny of fir-dominated forest, *Priroda*. 2004. No. 11. P. 49–56.
- Grodnitskiy D. L. Raznobarskiy V. G. Soldatov V. V. Remarchuk N. P. Collapse of forest stands in taiga ecosystems damaged by the Siberian lappet moth, *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002. T. 9. No. 1. Prilozhenie. P. 3–12.
- Gusev V. I. Guide to damage symptoms found in forest and fruit trees and bushes. M.: Lesnaya promyshlennost', 1984. 472 p.
- Zemkova R. I. Wood-boring insects of the Western Sayan dark-conifer forests. Krasnoyarsk: ILiD SO AN SSSR, 1965. 123 p.
- Isaev A. S. Black fir sawyer population dynamics and forest protection measures in Central Siberia fir stands, *Problemy zaschity taezhnyh lesov*. Krasnoyarsk, 1971. P. 61–64.
- Isaev A. S. Kiselev V. V. Vetrova V. P. Imago feeding of black fir sawyer and its influence on host plant, *Konsortivnye svyazi dereva i dendrofil'nyh nasekomyh*. Novosibirsk: Nauka, 1982. P. 19–27.
- Isaev A. S. Rozhkov A. S. Kiselev V. V. Black fir sawyer *Monochamus urussovi* (Fisch.). Novosibirsk: Nauka, 1988. 396 p.
- Kondakov Yu. P. Knor I. B. Petrenko E. S. Ecologically and industrially important groups of insects of the Baykal basin, *Fauna lesov basseyna ozera Baykal*. Novosibirsk: Nauka, 1979. P. 44–77.
- Kolomiec N. G. Resumed results of study of insects damaging Siberian pine and probable measures of their suppression, *Problemy kedra, Tr. po lesnomu hozyaystvu Sibiri*. Vyp. 6. 1960. P. 175–183.
- Krivoluckaya G. O. Wood-boring insects of dark-conifer forest ecosystems in the West Siberia. M.; L.: Nauka, 1965. 129 p.
- Nikitskiy N. B. Izhevskiy S. S. Wood-boring beetles damaging trees in Russia. M.: Lesnaya promyshlennost', 2005. 120 p.
- Prozorov S. S. Black fir sawyer *Monochamus urussovi* Fisch. and Siberian fir, *Trudy Sibirskogo lesotekhnicheskogo instituta*. 1958. Sb. 21. Vyp. 2. P. 15–121.
- Petrenko E. S. Injurious insects in Yakutia forest ecosystems. M.: Nauka, 1965. 167 p.
- Savina L. N. The newest history of forest ecosystems in the Western Sayan mountains (based on spore and pollen soil analyses). Novosibirsk: Nauka, 1976. 158 p.
- Savina L. N. North Asia taiga within Holocene. Novosibirsk: Nauka, 1986. 191 p.
- Shabalina O. M. Raznobarskiy V. G. Grodnitskiy D. L. Grass cover and young trees in ecosystems damaged by Siberian lappet moth, *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002. T. 9. No. 1. Prilozhenie. P. 23–32.

Grodnitsky D., Gurov A. Imago feeding preference of the black fir sawyer *Monochamus urussovi* Fisch. (Coleoptera: Cerambycidae) // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 61–69.

Amman G. Characteristics of mountain pine beetles reared in four pine hosts, *Environmental Entomology*. 1982. Vol. 11. No. 3. P. 590–593.

Nylin S., Janz N. Host plant preferences in the comma butterfly (*Polygonia c-album*): Do parents and offspring agree?, *Ecoscience*. 1996. Vol. 3. No. 3. P. 285–289.



УДК 574.52

Влияние продуктов гидролиза иприта на развитие массовых видов цианобактерий

ЗАЙЦЕВА

Татьяна Борисовна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук (НИЦЭБ РАН), zaytseva.62@list.ru

МЕДВЕДЕВА

Надежда Григорьевна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук (НИЦЭБ РАН), ngmedvedeva@gmail.com

Ключевые слова:

продукты гидролиза иприта
цианобактерии
параметры токсичности
микроцистин-LR
экзополисахариды
хлорофилл а

Аннотация:

К числу устойчивых хлорорганических соединений с повышенной токсичностью и широким спектром действия относятся отравляющее вещество иприт и продукты его гидролиза. Со времен Второй мировой войны вследствие затопления химического оружия ипритом загрязнены многие водные экосистемы, в том числе Балтийское и Адриатическое моря, прибрежные воды Японии, США, Великобритании, Австралии. Попадая в окружающую среду, иприт и продукты его гидролиза оказывают негативное влияние на гидробионтов, в том числе на микробиоту. Целью настоящей работы являлось исследование влияния продуктов гидролиза иприта на рост, фотосинтетическую активность и синтез вторичных метаболитов цианобактериями - основными возбудителями цветения воды. Показано, что продукты гидролиза иприта оказывают ингибирующее действие на рост и образование хлорофилла а цианобактериями, индуцируют выделение в среду экзополисахаридов. В присутствии низких концентраций продуктов гидролиза иприта, стимулирующих рост токсигенной цианобактерии *Microcystis aeruginosa*, наблюдается увеличение содержания в среде микроцистина-LR.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Е. Г. Сороковикова

Получена: 18 ноября 2016 года

Опубликована: 30 марта 2017 года

Введение

Хлорорганические соединения относятся к числу широко распространенных загрязнителей экосистем. Многие из них химически стабильны, токсичны, в силу чего накапливаются и длительное время сохраняются в окружающей среде, оказывая на нее негативное воздействие. К числу таких устойчивых хлорорганических соединений с повышенной токсичностью и широким спектром действия относятся отравляющее вещество иприт – 2,2'-дихлорэтилсульфид и продукты его гидролиза (ПГИ),

основным из которых является тиодигликоль – 2,2'-тиодиэтанол.

Иприт – отравляющее вещество кожно-нарывного действия, обладает многосторонним поражающим действием на все живые организмы, и прежде всего на макроорганизмы. Под действием иприта наблюдаются значительные патологические изменения в дыхательных путях, желудочно-кишечном тракте, поражения органов зрения и др. При попадании иприта в организм развиваются симптомы общей интоксикации, свидетельствующие об универсальном характере повреждающего действия иприта. Ведущими являются изменения со стороны системы крови, нервной системы, сердечно-сосудистой системы и обмена веществ. Кроме того, выявлено мутагенное, канцерогенное и тератогенное действие иприта (Александров, Емельянов, 1990; Debouzy et al., 2002; Куценко и др., 2004).

Загрязнение почв и водоемов ипритом происходило как в процессе его хранения, так и при транспортировке к местам уничтожения, при аварийных ситуациях и др. Кроме того, со времен Второй мировой войны вследствие затопления химического оружия ипритом загрязнены многие водные экосистемы, например Балтийское и Адриатическое моря, прибрежные воды Японии, США, Великобритании, Австралии (Plunkett, 2003; REDCOD, 2006; Andrulowicz, 2007; Medvedeva et al., 2009). Так, в Балтийском море в 1947–1951 гг. были затоплены десятки тысяч тонн немецкого трофейного оружия, содержащего иприт, люизит, фосген и другие вещества (Chemische Kampftoffmunition, 1993).

В водной среде иприт подвергается гидролизу (рис. 1). Процесс гидролиза происходит медленно, т. к. лимитируется низкой растворимостью иприта.

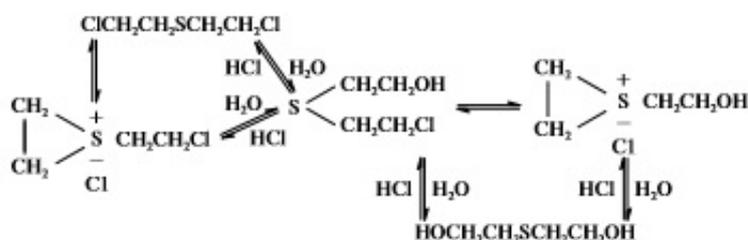


Рис. 1. Схема гидролиза иприта
Fig. 1. Scheme of the mustard gas hydrolysis

Скорость реакции гидролиза иприта замедляется в присутствии ионов хлора, поэтому в морской воде скорость гидролиза снижается в 2.5–4 раза по сравнению с пресной водой (Rosenblatt et al., 1975, 1996; Small, 1984). В среде, содержащей галогены, гидролиз иприта идет с образованием продуктов, не только препятствующих его дальнейшему растворению, но и вступающих во взаимодействие с ипритом и между собой, образуя ряд токсичных сульфониевых соединений, в несколько раз превышающих по токсичности сам иприт (Александров, Емельянов, 1990).

Попадая в окружающую среду, иприт и ПГИ оказывают негативное влияние на гидробионтов.

Введение в воду спиртово-водного раствора иприта в концентрациях от 1.73 до 26.2 мг/л приводило к гибели 50 % икры тритонов, жабы зеленой и лягушки озерной (Завьялов, 1995). Китайские ученые установили, что контаминация морской воды ипритом в концентрации 50–750 мг/л за 1 час приводит к гибели исследованных рыб и крабов, а цвет представителей зеленых и бурых водорослей изменялся через несколько минут после контакта с ипритом (Zhu, 1985).

Исследования по влиянию ПГИ на гидробионтов показали, что 50 % гибель моллюсков наступает при содержании ксенобиотиков 4.42–4.47 г/л за 96–102 часа. Аналогичный эффект достигается за 80–92 часа при воздействии ПГИ в концентрациях 1.81 и 4.4 г/л на земноводных – лягушку озерную и жабу зеленую соответственно. Наибольшая чувствительность отмечена у рака речного – 50 % гибель особей наблюдалась менее чем через 2 часа при концентрации 0.2 г ПГИ/л (Конешов, 1999).

Иприт и продукты его гидролиза вызывают морфологические и ультраструктурные изменения в клетках микроорганизмов, увеличивают проницаемость их клеточных оболочек, а также, обладая повреждающим действием на дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК), оказывают негативное действие на генетический аппарат (Ichinotsubo et al., 1977; Kircher, Brendel, 1983; Зайцева, 2000; Кузикова и др., 2007; Орлова, 2007).

Загрязнение морской воды ипритом и его производными вызывает существенные изменения бактериоценозов, выражающиеся в увеличении показателей доминирования видов, снижении показателей сходства, видовой разнообразия и выравненности бактериального сообщества. Снижение

уровня видового разнообразия морского бактериопланктона свидетельствует о снижении устойчивости биосистемы в целом (Medvedeva et al., 2009; Медведева и др., 2012).

Продукты гидролиза иприта оказывают ингибирующее действие на рост водных микроорганизмов. При этом представители фитопланктона – цианобактерии – более чувствительны к продуктам гидролиза иприта по сравнению с бактериальными культурами (Медведева и др., 2016).

Однако информация о влиянии ПГИ на физиолого-биохимические свойства цианобактерий, являющихся первичными продуцентами водных экосистем и обладающих уникальными способностями противостоять различного рода стрессовым воздействиям как природного, так и антропогенного происхождения, в доступной литературе отсутствует.

Целью настоящей работы являлось исследование влияния продуктов гидролиза иприта на рост, фотосинтетическую активность и синтез вторичных метаболитов цианобактериями – основными возбудителями цветения воды – *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Nodularia spumigena*, *Trichormus (Anabaena) variabilis*.

Материалы

Исследования проводились с использованием культур цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* CALU 1033, *Microcystis aeruginosa* CALU 973, *Nodularia spumigena* CALU 795, *Trichormus (Anabaena) variabilis* CALU 458, полученных из коллекции Биологического института СПбГУ (Россия).

Методы

Цианобактерии культивировали в жидкой среде BG-11 (Rippka et al., 1979), содержащей ПГИ в количестве (по хлорорганическим соединениям (ХОС)) от 0.3 до 20 мг/л. Культуры выращивали в течение 14 суток в колбах вместимостью 250 мл в стационарных условиях при температуре 22–24 °С, освещенности 1000 лк и световом режиме свет : темнота – 12 : 12. Объем питательной среды в колбе составлял 100 мл. В качестве посевного материала использовали культуры в экспоненциальной фазе роста, выращенные в тех же условиях.

Рост цианобактерий контролировали по сухому весу. Содержание хлорофилла *a* определяли по оптической плотности характерных полос поглощения на спектрофотометре Genesys 10UV scanning (Thermo Spectronic, США). Экстракцию хлорофилла *a* проводили 90 % ацетоном при 4 °С в течение 24 часов. Концентрацию хлорофилла *a* рассчитывали по формуле Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphray, 1975).

Модельную смесь ПГИ получали нагреванием водной смеси 0.65 М тиодигликоля (ТДГ) (ICN 103039 RT, 99 %) и 0.65 М HCl при 90 °С в течение 8 часов. Определение содержания ХОС и ТДГ проводили по описанным ранее методикам (Medvedeva et al., 2008). Модельная смесь ПГИ содержала 3.0 г/л ХОС и 66.0 г/л ТДГ.

При определении содержания микроцистина-LR в биомассе культуры *Microcystis aeruginosa* клетки отделяли от нативного раствора центрифугированием при 6 000 об./мин в течение 10 мин. Микроцистин-LR из клеток экстрагировали 50 % метанолом (Lawton et al., 1994) после многократного замораживания-размораживания биомассы. Для определения содержания внеклеточных микроцистинов супернатант лиофильно высушивали, осадок растворяли в 25 % растворе метанола.

Концентрацию микроцистина-LR в метанольных экстрактах определяли методом ВЭЖХ на хроматографе «Hewlett-Packard» HP1090 с диодно-матричным детектором (длина волны 238 нм, разрешение 2 нм). Условия хроматографирования: колонка Luna фирмы Phenomenex, температура – 35 °С, скорость потока – 1.5 мл/мин, детекция – 215 нм, элюент – 30 % ацетонитрил (растворитель А) и 50 % ацетонитрил (растворитель Б), подкисленные 0.1 % раствором трифторуксусной кислоты, объем пробы – 0.2 мл. Стандартные растворы микроцистина-LR были получены от Alexis Corporation (Lausen, Швейцария).

Количество водорастворимых экзополисахаридов определяли по стандартной методике (Herbert et al., 1971), содержание полисахаридов выражали в миллиграммах глюкозы на 1 г а.с.б. и миллиграммах глюкозы на 1 л.

В качестве основных токсикологических параметров использовали NOEC – наиболее высокие концентрации токсиканта, при которых не наблюдался статистически значимый ингибирующий эффект ($p < 0.05$), EC₅₀ – концентрации токсиканта, вызывающие 50 % ингибирование роста цианобактерий или образования хлорофилла *a*. Токсикологические параметры рассчитывали методом нелинейной регрессии (Nyholm et al., 1992).

Эксперименты проводились в сериях из трех опытов с трехкратными повторностями.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием пакета компьютерных программ Statistica 6.0 (Stat Soft).

Результаты

Ингибирующее действие продуктов гидролиза иприта на рост цианобактерий проявлялось в диапазоне концентраций, превышающих 2.0–6.0 мг ХОС/л в зависимости от культуры. Подавление роста на 50 % через 14 суток культивирования наблюдалось при содержании в среде ПГИ в количестве от 5.5 мг ХОС/л (*Microcystis aeruginosa*) до 11.2 мг ХОС/л (*Aphanizomenon flos-aquae*) (табл. 1).

Таблица 1. Параметры токсичности продуктов гидролиза иприта для цианобактерий

Культура	Рост		Содержание хлороф
	NOEC	EC ₅₀	NOEC
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , 1033	6.0 ± 0.3*	11.2 ± 0.6	2.0 ± 0.1
	132 ± 7	246 ± 24	44 ± 2
<i>Microcystis aeruginosa</i> , 973	2.0 ± 0.1	5.5 ± 0.3	1.1 ± 0.1
	44 ± 2	121 ± 7	24 ± 2
<i>Nodularia spumigena</i> , 795	3.1 ± 0.2	6.1 ± 0.3	1.5 ± 0.1
	68 ± 5	134 ± 13	33 ± 2
<i>Trichormus variabilis</i> , 458	5.2 ± 0.3	7.9 ± 0.4	4.5 ± 0.2
	114 ± 7	174 ± 9	99 ± 5

Примечание. * - в числителе - ХОС, мг/л, в знаменателе - ТДГ, мг/л.

В условиях стресса, вызванного действием ПГИ, у цианобактерий наряду с ингибированием роста снижалось содержание хлорофилла *a* (см. табл. 1).

Следует отметить, что процесс образования хлорофилла *a* цианобактериями *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Microcystis aeruginosa* отличался большей чувствительностью к воздействию смеси ПГИ, чем рост культур. Концентрации, соответствующие NOEC и EC₅₀ для хлорофилла *a*, были ниже таковых для роста в 1.8–3 и 1.8–2.4 раза соответственно (см. табл. 1). В случае же цианобактерии *Trichormus variabilis* не выявлено существенных различий в токсичности смеси ПГИ для роста и образования хлорофилла *a*.

Ингибирование роста цианобактерий в присутствии ПГИ сопровождалось образованием и выделением в среду повышенных количеств полисахаридов.

Продуктивность биомассы цианобактерий по экзополисахаридам (мг глю/г а.с.б.) и концентрация экзополисахаридов в среде (мг глю/л) в условиях ингибирования роста на 50 % возрастали на 148–180 % и 27–36 % соответственно по сравнению с контрольными значениями в зависимости от вида цианобактерий (табл. 2).

Таблица 2. Влияние продуктов гидролиза иприта на синтез экзополисахаридов цианобактериями

Культура	Концентрация ПГИ, ХОС, мг/л	Выход биомассы, г/л	Концентрация экзополисахаридов	
			мг глю/г а.с.б.	мг глю/л
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Контроль	0.25 ± 0.03	530.0 ± 55.1	132.5 ± 14.1
	11.2 246	0.13 ± 0.01	1313.8 ± 132.2	170.8 ± 15.9
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Контроль	0.11 ± 0.01	20.0 ± 2.2	2.2 ± 0.2
	5.5 121	0.05 ± 0.01	56.0 ± 5.8	2.8 ± 0.3
<i>Trichormus variabilis</i>	Контроль	0.16 ± 0.02	142.5 ± 15.3	22.8 ± 2.4
	7.9 174	0.08 ± 0.01	387.5 ± 40.3	31.0 ± 3.3

Продукты гидролиза иприта оказывали влияние не только на синтез хлорофилла *a* и экзополисахаридов, но и на синтез и выделение в среду таких важнейших для водных экосистем метаболитов, как цианотоксины.

В условиях 50 % подавления роста культуры *Microcystis aeruginosa* 973 наблюдалось ингибирование токсинообразования единицей биомассы на 68 % и, как следствие, снижение содержания в среде микроцистина-LR на 84 % (рис. 2).

Однако в условиях стимулирования роста токсигенной цианобактерии *Microcystis aeruginosa* 973 низкими концентрациями ПГИ выявлено увеличение содержания микроцистина-LR в среде на 39 %, что связано, главным образом, с образованием повышенного количества биомассы цианобактерий (см. рис. 2).

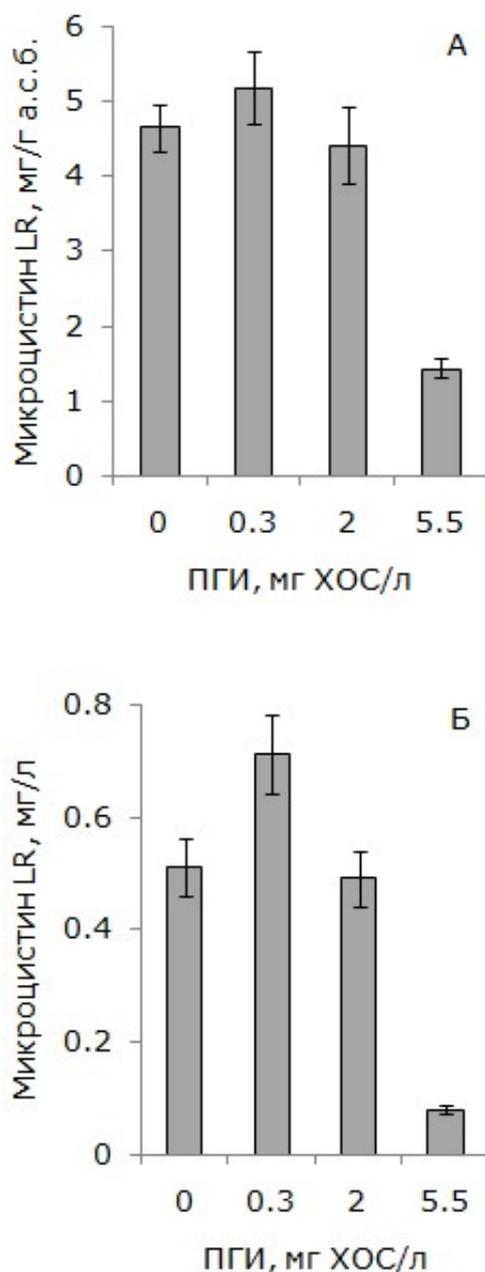


Рис. 2. Влияние ПГИ на продуктивность биомассы *Microcystis aeruginosa* 973 по микроцистину-LR (А) и содержание микроцистина-LR в среде (Б)

Fig. 2. Effect of mustard gas hydrolysis products on *M. aeruginosa* 973 (A) and microcystin LR concentrations in the medium (B)

Обсуждение

Продукты гидролиза иприта оказывают влияние как на рост цианобактерий, так и на их физиологическое состояние.

Ингибирующее действие продуктов гидролиза иприта на рост цианобактерий проявляется в диапазоне концентраций, превышающих 2.0–6.0 мг ХОС/л в зависимости от культуры. Наиболее устойчивой к воздействию ПГИ является цианобактерия *Aphanizomenon flos-aquae* (EC₅₀ – 11.2 мг ХОС/л, 246 мг ТДГ/л). Наибольшую чувствительность к токсиканту проявила токсигенная цианобактерия *Microcystis aeruginosa* 973, 50 % ингибирование роста которой наблюдалось при содержании продуктов гидролиза иприта в среде 5.5 мг ХОС/л.

В условиях стресса, вызванного действием ПГИ, у всех исследованных культур цианобактерий

наблюдалось ингибирование синтеза хлорофилла *a*. Степень ингибирования зависела от вида цианобактерии. Следует отметить различную чувствительность пигментного аппарата у исследованных культур цианобактерий к действию ПГИ. По степени чувствительности образования хлорофилла *a* к ПГИ цианобактерии можно расположить в следующем порядке: *Microcystis aeruginosa* > *Nodularia spumigena* > *Aphanizomenon flos-aquae* > *Trichormus variabilis*. Различная чувствительность синтеза хлорофилла *a* в зависимости от вида цианобактерий ранее наблюдалась и в отношении других поллютантов как неорганической, так и органической природы (Poliak et al., 2011; Zaytseva et al., 2015).

Ингибирование роста цианобактерий сопровождалось увеличением синтеза и экскреции в среду экзополисахаридов. Повышенный синтез экзополисахаридов является одним из возможных механизмов защиты цианобактерий от негативного воздействия продуктов гидролиза иприта.

Полученные результаты согласуются с представленными нами ранее результатами и данными других исследователей по усилению синтеза экзополисахаридов под действием неблагоприятных факторов, в том числе токсикантов. Изменения в продукции экзополисахаридов цианобактериями отмечены под действием различных токсикантов как неорганической, так и органической природы, причем эффект зависел как от природы токсиканта и его концентрации, так и от культуры водорослей (Otero, Vincenzini, 2003; Poliak et al., 2011; Zhao et al., 2011; Deng et al., 2012; El-Sheekh et al., 2012; Medvedeva et al., 2017).

Увеличение синтеза внеклеточных полисахаридов под действием ПГИ отмечалось ранее и у представителей другой таксономической группы микроорганизмов – микромицетов (Кузикова и др., 2007; Орлова, 2007).

Повышенный синтез микробных полисахаридов существенным образом влияет на формирование качества воды в водоемах, т. к. они влияют на углеродный цикл и микробное разнообразие, служат субстратом для питания других микроорганизмов, развитие которых, с одной стороны, важно для процессов самоочищения, с другой – усиливает биологическое и химическое загрязнение воды за счет клеток микроорганизмов и их метаболитов (El-Sheekh et al., 2012).

Продукты гидролиза иприта оказывают влияние не только на синтез хлорофилла *a* и экзополисахаридов, но и на синтез токсигенным штаммом *Microcystis aeruginosa* 973 высокотоксичного микроцистина-LR и его содержание в среде.

Следует отметить, что в низкой концентрации 0.3 мг/л (по ХОС) продукты гидролиза иприта оказывали стимулирующее действие на рост токсигенного штамма *Microcystis aeruginosa* 973. В присутствии низких доз ПГИ прирост биомассы цианобактерии превышал контрольные значения на 25 % (Медведева и др., 2016). В условиях стимулирования роста цианобактерии *Microcystis aeruginosa* 973 продуктивность биомассы по микроцистину-LR оставалась на уровне контрольных значений, однако общее количество токсина в единице объема культуральной жидкости возрастало на 39 %. С увеличением концентрации ПГИ в среде (до 5.5 мг ХОС/л) происходило ингибирование роста культуры на 50 %, снижение продуктивности биомассы по микроцистину-LR на 68 % и уменьшение его концентрации в среде на 84 %.

Изменение синтеза микроцистинов цианобактериями р. *Microcystis* ранее было отмечено под влиянием условий культивирования, наличия в среде биогенных элементов, поллютантов органической и неорганической природы (Oh et al., 2000; Wang et al., 2007; Волошко и др., 2008; Poliak et al., 2011; Polyak et al., 2013; Zaytseva et al., 2015).

Заключение

Иприт и продукты его гидролиза оказывают существенное влияние на массовые виды цианобактерий.

В ходе проведенных исследований выявлено, что продукты гидролиза иприта оказывают токсическое действие на рост и синтез хлорофилла *a* всеми исследованными культурами цианобактерий.

Токсигенный штамм цианобактерий *Microcystis aeruginosa* 973 в случае стимулирования роста низкими концентрациями ПГИ накапливает в среде повышенное количество микроцистина-LR. Ингибирование роста *Microcystis aeruginosa* сопровождалось снижением синтеза и экскреции токсина в среду.

В условиях стресса, вызванного воздействием на цианобактерии продуктов гидролиза иприта, происходит повышенный синтез и выделение в среду таких протекторных соединений, как полисахариды.

Повышенное выделение таких метаболитов, как полисахариды и цианотоксины, является

серьезным негативным последствием загрязнения водных объектов продуктами гидролиза иприта.

Библиография

Александров В. Н., Емельянов В. И. Отравляющие вещества [Poisoning substances]. М.: Военное изд-во, 1990. 271 с.

Волошко Л. Н., Пиневич А. В., Копецкий И., Титова Н. Н., Хроузек П., Зелик П. Продуцируемые цианобактериями токсины в период «цветения» воды в нижнем Суздальском озере (Санкт-Петербург, Россия) [Toxins produced by cyanobacteria in the lower Suzdalskoe lake (Saint-Petersburg, Russia) in water-blooming period] // Альгология. 2008. Т. 20. № 2. С. 210–223.

Завьялов Е. В. Эколого-токсикологическое воздействие кожно-резорбтивных отравляющих веществ на фауну: Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Ecological and toxicological effect of skin-resorptive poisoning substances on fauna]. Волгоград, 1995. 18 с.

Зайцева Т. Б. Микробиологическая деструкция иприта и продуктов его гидролиза: Дис. ... канд. биол. наук [Microbiological destruction of mustard gas and its hydrolysis products]. СПб., 2000. 129 с.

Конешов С. А. Эколого-гидробиологическая диагностика токсикантов в зонах экологического риска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Ecological and hydrobiological diagnostics of toxicants in zones of ecological risk]. Саратов, 1999. 18 с.

Кузикова И. Л., Медведева Н. Г., Сухаревич В. И., Орлова О. Г., Рыбальченко О. В. Влияние продуктов гидролиза иприта на микромицеты [Influence of mustard gas hydrolysis products on micromycetes] // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41. Вып. 3. С. 252–260.

Куценко С. А., Бутомо Н. В., Гребенюк А. Н., Ивницкий Ю. Ю., Мельничук В. П., Преображенская Т. Н., Рыбалко В. М., Саватеев Н. В. Военная токсикология, радиобиология и медицинская защита [Military toxicology, radiobiology and medical protection] / Под ред. С. А. Куценко. СПб.: ООО «Издательство Фолиант», 2004. 526 с.

Медведева Н. Г., Поляк Ю. М., Зайцева Т. Б., Жариков Г. А. Деструкция продуктов гидролиза иприта морскими и почвенными бактериями [Destruction of mustard gas hydrolysis products by marine and soil bacteria] // Известия РАН. Серия биологическая. 2012. № 1. С. 91–99.

Медведева Н. Г., Зайцева Т. Б., Кузикова И. Л., Зиновьева С. В. Оценка токсичности продуктов гидролиза иприта для водных микроорганизмов [Estimation of toxicity of mustard gas hydrolysis products for aquatic organisms] // Вода: химия и экология. 2016. № 1. С. 76–81.

Орлова О. Г. Влияние продуктов гидролиза иприта на микроорганизмы: Дис. ... канд. биол. наук [Effect of the mustard gas hydrolysis products on microorganisms]. СПб., 2007. 115 с.

Andrulewicz E. Chemical weapons dumped in the Baltic Sea / I. E. Gonenc et al. (eds.). Assessment of the fate and effect of toxic agents in water. Springer, 2007. P. 301–321.

Chemische Kampftoffmunition in der sudlichen und westlichen Ostsee Herausgegeben vom Bundesamt fur Seeschifffahrtung Hydrographie. Hamburg, 1993. 66 s.

Debouzy J. C., Aous S., Dabouis V., Neveux Y., Gentilhomme E. Phospholipid matrix as a target for sulfur mustard (HD): NMR study in model membrane systems // Cell Biol. Toxicol. 2002. Vol. 18. № 6. P. 397–408.

Deng X., Gao K., Sun J. Physiological and biochemical responses of *Synechococcus sp.* PCC7942 to Irgarol 1051 and diuron // Aquat. Toxicol. 2012. Vol. 122–123. P. 113–119.

El-Sheekh M. M., Khairy H. M., El Shenody R. A. Algal production of extra and intra-cellular polysaccharides as an adaptive response to the toxin crude extract of *Microcystis aeruginosa* // Iran. J. Environ. Health. Sci. Health.

2012. Vol. 9. № 1. Article number B 10.

Jeffrey S. W., Humphrey G. E. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*1 and *c*2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochim. and Physiol. Pflanz. Bd. 1975. Vol. 167. № 2. P. 191–194.

Herbert D., Phipps P. J., Strange R. E. Chapter III. Chemical Analysis of Microbial Cells // Methods in Microbiology. 1971. Vol. 5. Part B. P. 209–344.

Ichinotsubo D., Mower H. F., Setliff J., Mandel M. Use of Rec-bacteria for testing of carcinogenic substances // Mutat. Res. 1977. Vol. 46. P. 53–62.

Kircher M., Brendel M. DNA alkylation by mustard gas in yeast *Saccharomyces cerevisiae* strains of different repair capacity // Chem.-Biol. Interact. 1983. Vol. 44. P. 27–39.

Lawton L. A., Edwards C., Codd G. A. Extraction and high-performance liquid chromatographic method for the determination of microcystins in raw and treated waters // Analyst. 1994. Vol. 119. № 7. P. 1525–1530.

Medvedeva N., Polyak Yu., Kuzikova I., Orlova O., Zharikov G. The effect of mustard gas on the biological activity of soil // Environ. Res. 2008. Vol. 6. № 3. P. 289–295.

Medvedeva N., Polyak Yu., Kankaanpää H., Zaytseva T. Microbial responses to mustard gas dumped in the Baltic Sea // Marine Environ. Res. 2009. Vol. 68. P. 71–81.

Medvedeva N., Zaytseva T., Kuzikova I. Cellular responses and bioremoval of nonylphenol by the bloom-forming cyanobacterium *Planktothrix agardhii* 1113 // J. Marine Syst. Available online 16 January 2017. In Press. URL: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.009>.

Nyholm N., Sørensen P. S., Kusk K. O., Christensen E. R. Statistical treatment of data from microbial toxicity tests // Environ. Toxicol. Chem. 1992. Vol. 11. Issue 2. P. 157–167.

Oh H. M., Lee S. J., Jang M. H., Yoon B. D. Microcystin production by *Microcystis aeruginosa* in a phosphorus-limited chemostat // Appl. Environ. Microbiol. 2000. Vol. 66. P. 176–179.

Otero A., Vincenzini M. Extracellular polysaccharide synthesis by Nostoc strains as affected by N source and light intensity // J. Biotechnol. 2003. Vol. 102. № 2. P. 143–152.

Plunkett G. Chemical Warfare Agent Sea Dumping off Australia. Commonwealth of Australia, 2003. 44 p.

Poliak Yu. M., Zaytseva T. B., Petrova V. N., Medvedeva N. G. Development of mass cyanobacteria species under heavy metals pollution // Hydrobiol. J. 2011. Vol. 47. № 3. P. 75–90.

Polyak Y., Zaytseva T., Medvedeva N. Response of toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to environmental pollution // Water Air Soil Pollut. 2013. Vol. 224. P. 1494.

REDCOD Project. Research of environmental damage caused by chemical ordnance dumped at sea. Contract № B4-3070/2003/368585/SUB/D.3. Final Scientific Report. ICRAM, 2006. 277 p.

Rippka R., Deruelles J., Waterbury J. B., Herdman M., Stanier R. Y. Genetic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria // J. Gen. Microbiol. 1979. Vol. 111. P. 1–61.

Rosenblatt D. H., Miller T. A., Dacre J. C., et al. Problem definition studies on potential environmental pollutants. II. Physical, chemical, toxicological, and biological properties of 16 substances. Fort Detrick, MD: U.S. Army Medical Bioengineering Research Development Laboratory, 1975. 291 p.

Rosenblatt D. H., Small M. J., Kimmell T. A., et al. Background chemistry for warfare agents and decontamination

processes in support of delisting waste streams at the U.S. Army Dugway Proving Ground, Utah. Environmental Assessment Division, 1996. 88 p.

Small M. J. Compounds formed from the chemical decontamination of HD, GB, and VX and their environmental fate. U.S. Army Research and Development Command. Frederick, Maryland, 1984. 175 p.

Wang J., Xie P., Guo N. Effects of nonylphenol on the growth and microcystin production of *Microcystis* strains // Environ. Res. 2007. Vol. 103. № 1. P. 70–78.

Zaytseva T. B., Medvedeva N. G., Mamontova V. N. Peculiarities of the effect of octyl- and nonylphenols on the growth and development of microalgae // Inland Water Biol. 2015. Vol. 8. № 4. P. 406–413.

Zhao L., Lu L., Li M., Xu Z., Zhu W. Effects of Ca and Mg levels on colony formation and EPS content of cultured *Microcystis aeruginosa* (Conference Paper) // Procedia Environ. Sci. 2011. Vol. 10. Part B. P. 1452–1458.

Zhu M. The influence of mustard gas and other chemical agents to the kinds oceanic livings // Acad. J. Second Mil. Med. Univ. 1985. Vol. 6. Issue 5. P. 332–335.

Effect of mustard gas hydrolysis products on the development of water-bloom forming cyanobacteria

ZAYTSEVA
Tatyana

*Institution of Russian Academy of Sciences
Saint-Petersburg Scientific-Research Centre for
Ecological Safety RAS (SRCES RAS), zaytseva.62@list.ru*

MEDVEDEVA
Nadezhda

*Institution of Russian Academy of Sciences
Saint-Petersburg Scientific-Research Centre for
Ecological Safety RAS (SRCES RAS),
ngmedvedeva@gmail.com*

Keywords:

mustard gas hydrolysis products
cyanobacteria
parameters of toxicity
microcystin-LR
exopolysaccharides
chlorophyll a

Summary:

Mustard gas and its hydrolysis products (MGHP) belong to stable organochlorine compounds with high toxicity and broad spectrum of activity. Since the Second World War many aquatic ecosystems including the Baltic and the Adriatic Sea as well as the coastal waters of Japan, the USA, the UK, Australia have been contaminated with mustard gas due to the dumping of chemical weapon. Mustard gas and its hydrolysis products have a negative impact on aquatic life including microbiota. The aim of this work was to define the effect of MGHP on the growth, photosynthetic activity and synthesis of secondary metabolites by water-bloom forming cyanobacteria *Trichormus variabilis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Nodularia spumigena*. Microbiological, chromatographic, spectrophotometric methods were used. The growth inhibition test with MGHP on cyanobacteria showed influence on the concentration EC50 within the range of 5.5 – 11.2 mg of organochlorine compounds (OCC) per liter. The synthesis of chlorophyll a was also decreased. It was shown that the chlorophyll synthesis was more sensitive to MGHP than the growth of cyanobacteria. NGHP induced enhanced excretion of exopolysaccharides. Low concentration of MGHP – 0.3 mg OCC/l - promoted the growth of toxigenic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and increased microcystin-LR concentration in the environment. enhanced excretion of such metabolites as polysaccharides and cyanotoxins has a serious negative impact on water pollution due to MGHP.

References

- Aleksandrov V. N. Emel'yanov V. I. Poisoning substances. M.: Voennoe izd-vo, 1990. 271 p.
- Voloshko L. N. Pinevich A. V. Kopeckiy I. Titova N. N. Hrouzek P. Zelik P. Toxins produced by cyanobacteria in the lower Suzdalskoe lake (Saint-Petersburg, Russia) in water-blooming period// *Al'gologiya*. 2008. T. 20. No. 2. P. 210-223.
- Zav'yalov E. V. Ecological and toxicological effect of skin-resorptive poisoning substances on fauna. Volgograd, 1995. 18 c.
- Zayceva T. B. Microbiological destruction of mustard gas and its hydrolysis products. SPb., 2000. 129 p.
- Koneshov S. A. Ecological and hydrobiological diagnostics of toxicants in zones of ecological risk. Saratov, 1999. 18 p.
- Kuzikova I. L. Medvedeva N. G. Suharevich V. I. Orlova O. G. Rybal'chenko O. V. Influence of mustard gas hydrolysis products on micromycetes, *Mikologiya i fitopatologiya*. 2007. T. 41. Vyp. 3. P. 252–260.

Kucenko S. A. Butomo N. V. Grebenyuk A. N. Ivnickiy Yu. Yu. Mel'nichuk V. P. Preobrazhenskaya T. N. Rybalko V. M. Savateev N. V. Military toxicology, radiobiology and medical protection, Pod red. P. A. Kucenko. SPb.: OOO «Izdatel'stvo Foliant», 2004. 526 p.

Medvedeva N. G. Polyak Yu. M. Zayceva T. B. Zharikov G. A. Destruction of mustard gas hydrolysis products by marine and soil bacteria, *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. 2012. No. 1. P. 91–99.

Medvedeva N. G. Zayceva T. B. Kuzikova I. L. Zinov'eva S. V. Estimation of toxicity of mustard gas hydrolysis products for aquatic organisms, *Voda: himiya i ekologiya*. 2016. No. 1. P. 76–81.

Orlova O. G. Effect of the mustard gas hydrolysis products on microorganisms. SPb., 2007. 115 p.

Andrùlewicz E. Chemical weapons dumped in the Baltic Sea, I. E. Gonenc et al. (eds.). Assessment of the fate and effect of toxic agents in water. Springer, 2007. P. 301–321.

Chemische Kampftoffmunition in der südlichen und westlichen Ostsee Herausgegeben vom Bundesamt für Seeschifffahrt Hydrographie. Hamburg, 1993. 66 s.

Debouzy J. C., Aous S., Dabouis V., Neveux Y., Gentilhomme E. Phospholipid matrix as a target for sulfur mustard (HD): NMR study in model membrane systems, *Cell Biol. Toxicol.* 2002. Vol. 18. No. 6. P. 397–408.

Deng X., Gao K., Sun J. Physiological and biochemical responses of *Synechococcus* sp. PCC7942 to Irgarol 1051 and diuron, *Aquat. Toxicol.* 2012. Vol. 122–123. P. 113–119.

El-Sheekh M. M., Khairy H. M., El Shenody R. A. Algal production of extra and intra-cellular polysaccharides as an adaptive response to the toxin crude extract of *Microcystis aeruginosa*, *Iran. J. Environ. Health. Sci. Health*. 2012. Vol. 9. No. 1. Article number V 10.

Jeffrey S. W., Humphrey G. E. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton, *Biochim. and Physiol. Pflanz. Bd.* 1975. Vol. 167. No. 2. P. 191–194.

Herbert D., Phipps P. J., Strange R. E. Chapter III. Chemical Analysis of Microbial Cells, *Methods in Microbiology*. 1971. Vol. 5. Part B. P. 209–344.

Ichinotsubo D., Mower H. F., Setliff J., Mandel M. Use of Rec-bacteria for testing of carcinogenic substances, *Mutat. Res.* 1977. Vol. 46. P. 53–62.

Kircher M., Brendel M. DNA alkylation by mustard gas in yeast *Saccharomyces cerevisiae* strains of different repair capacity, *Chem. Biol. Interact.* 1983. Vol. 44. P. 27–39.

Lawton L. A., Edwards C., Codd G. A. Extraction and high-performance liquid chromatographic method for the determination of microcystins in raw and treated waters, *Analyst*. 1994. Vol. 119. No. 7. P. 1525–1530.

Medvedeva N., Polyak Yu., Kuzikova I., Orlova O., Zharikov G. The effect of mustard gas on the biological activity of soil, *Environ. Res.* 2008. Vol. 6. No. 3. P. 289–295.

Medvedeva N., Polyak Yu., Kankaanpää H., Zaytseva T. Microbial responses to mustard gas dumped in the Baltic Sea, *Marine Environ. Res.* 2009. Vol. 68. P. 71–81.

Medvedeva N., Zaytseva T., Kuzikova I. Cellular responses and bioremoval of nonylphenol by the bloom-forming cyanobacterium *Planktothrix agardhii* 1113, *J. Marine Syst.* Available online 16 January 2017. In Press. URL: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.009>.

Nyholm N., Sørensen P. S., Kusk K. O., Christensen E. R. Statistical treatment of data from microbial toxicity tests, *Environ. Toxicol. Chem.* 1992. Vol. 11. Issue 2. P. 157–167.

Zaytseva T., Medvedeva N. Effect of mustard gas hydrolysis products on the development of water-bloom forming cyanobacteria // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 70–80.

Oh H. M., Lee S. J., Jang M. H., Yoon B. D. Microcystin production by *Microcystis aeruginosa* in a phosphorus-limited chemostat, *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 66. P. 176–179.

Otero A., Vincenzini M. Extracellular polysaccharide synthesis by *Nostoc* strains as affected by N source and light intensity, *J. Biotechnol.* 2003. Vol. 102. No. 2. P. 143–152.

Plunkett G. Chemical Warfare Agent Sea Dumping off Australia. Commonwealth of Australia, 2003. 44 p.

Poliak Yu. M., Zaytseva T. B., Petrova V. N., Medvedeva N. G. Development of mass cyanobacteria species under heavy metals pollution, *Hydrobiol. J.* 2011. Vol. 47. No. 3. P. 75–90.

Polyak Y., Zaytseva T., Medvedeva N. Response of toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to environmental pollution, *Water Air Soil Pollut.* 2013. Vol. 224. P. 1494.

REDCOD Project. Research of environmental damage caused by chemical ordnance dumped at sea. Contract No. B4-3070/2003/368585/SUB/D.3. Final Scientific Report. ICRAM, 2006. 277 p.

Rippka R., Deruelles J., Waterbury J. B., Herdman M., Stanier R. Y. Genetic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria, *J. Gen. Microbiol.* 1979. Vol. 111. P. 1–61.

Rosenblatt D. H., Miller T. A., Dacre J. C., et al. Problem definition studies on potential environmental pollutants. II. Physical, chemical, toxicological, and biological properties of 16 substances. Fort Detrick, MD: U.S. Army Medical Bioengineering Research Development Laboratory, 1975. 291 p.

Rosenblatt D. H., Small M. J., Kimmell T. A., et al. Background chemistry for warfare agents and decontamination processes in support of delisting waste streams at the U.S. Army Dugway Proving Ground, Utah. Environmental Assessment Division, 1996. 88 p.

Small M. J. Compounds formed from the chemical decontamination of HD, GB, and VX and their environmental fate. U.S. Army Research and Development Command. Frederick, Maryland, 1984. 175 p.

Wang J., Xie P., Guo N. Effects of nonylphenol on the growth and microcystin production of *Microcystis* strains, *Environ. Res.* 2007. Vol. 103. No. 1. P. 70–78.

Zaytseva T. B., Medvedeva N. G., Mamontova V. N. Peculiarities of the effect of octyl- and nonylphenols on the growth and development of microalgae, *Inland Water Biol.* 2015. Vol. 8. No. 4. P. 406–413.

Zhao L., Lu L., Li M., Xu Z., Zhu W. Effects of Ca and Mg levels on colony formation and EPS content of cultured *Microcystis aeruginosa* (Conference Paper), *Procedia Environ. Sci.* 2011. Vol. 10. Part B. P. 1452–1458.

Zhu M. The influence of mustard gas and other chemical agents to the kinds oceanic livings, *Acad. J. Second Mil. Med. Univ.* 1985. Vol. 6. Issue 5. P. 332–335.



УДК 551.312:574.52:574.587(282.247.211)

Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса

КАЛИНКИНА
Наталья Михайловна *Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, cerioda@mail.ru*

БЕЛКИНА
Наталья Александровна *Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, bel110863@mail.ru*

СИДОРОВА
Анастасия Ивановна *Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, bolt-nastya@yandex.ru*

ГАЛИБИНА
Наталья Алексеевна *Институт леса КарНЦ РАН, galibina@krc.karelia.ru*

НИКЕРОВА
Ксения Михайловна *Институт леса КарНЦ РАН, knikerova@yandex.ru*

Ключевые слова:

Глубоководный макрозообентос
Онежское озеро
биотестирование
илы
химический состав

Аннотация:

Дана оценка токсичности донных отложений, отобранных в различных районах Онежского озера, по показателям жизнедеятельности тестовых видов ракообразных (*Ceriodaphnia affinis* Lillijeborg). Показано, что большинство районов Онежского озера характеризуются нетоксичными донными отложениями. Станции с токсичными илами расположены в районе Кондопожской губы, интенсивно загрязняемой сточными водами целлюлозно-бумажного комбината. Впервые выявлен центральный глубоководный участок Онежского озера, илы которого характеризуются токсичностью, обусловленной высоким содержанием железа, марганца и других микроэлементов, характерных для центральных районов озера.

На основе анализа данных по химическому составу донных отложений, результатов биотестирования и биоиндикации выполнено картирование дна Онежского озера и выявлены три зоны. Для каждой зоны определены показатели основных представителей бентоса (амфиподы, олигохеты и хирономиды). Первая зона расположена в районах интенсивного антропогенного воздействия (Кондопожская, Петрозаводская губы, Повенецкий залив, Кижские шхеры). Вторая зона расположена, главным образом, в глубоководной части Петрозаводской губы, где наблюдается наиболее интенсивное развитие амфипод. Третья зона выявлена впервые: она расположена в центральной глубоководной части Онежского озера, в которой развитие сообществ макрозообентоса

лимитировано токсическим фактором природного происхождения.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. А. Березина

Рецензент: А. Е. Веселов

Получена: 22 ноября 2016 года

Опубликована: 27 марта 2017 года

Введение

В настоящее время экосистема Онежского озера на большей части своей акватории (обширный профундальный район озера – Центральное, Большое, Малое Онего, центральная часть Повенецкого залива) сохраняет природный статус, который характеризуется как олиготрофный. Основные источники загрязнения озера находятся на берегах его северо-западных заливов (Петрозаводской, Кондопожской губ, Повенецкого залива). Они связаны с промышленными центрами городов Петрозаводск, Кондопога и Медвежьегорск. Целлюлозно-бумажный комбинат в г. Кондопоге и коммунально-бытовые сточные воды г. Петрозаводска оказывают наибольшее влияние на экосистему Онежского озера (Экосистема Онежского озера..., 1990; Сабылина и др., 2010; Калинкина и др., 2011; Крупнейшие озера-водохранилища..., 2015).

Процессы трансформации экосистем северо-западных заливов в настоящее время продолжают. Важнейшим признаком этих процессов является накопление в эвтрофируемых заливах загрязняющих и биогенных веществ и расширение зоны антропогенного влияния на центральный район озера (Онежское озеро..., 1999; Сярки, Теканова, 2008). Онежское озеро испытывает усиливающееся в последнее время воздействие водного транспорта и растущего форелевого хозяйства (Стерлигова и др., 2011).

В связи с необходимостью выявления степени и характера нарушений в глубоководных участках Онежского озера весьма актуальными становятся исследования донных отложений, которые отражают эффект накопления антропогенного воздействия. Одним из эффективных приемов оценки ситуации на дне является биотестирование донных отложений (Жмур, 2001; Burton, 1991). Данные о токсичности илов позволяют получить интегральную характеристику опасности ситуации для организмов бентоса с учетом возможных эффектов взаимодействия загрязняющих веществ, накопленных в илах (Калинкина и др., 2013).

Для улучшения интерпретации данных, получаемых в опытах по биотестированию донных отложений, был предложен принцип триады (Sediment Quality Triad), согласно которому в фокусе исследования должно быть три основных компонента: собственно биотестирование седиментов с использованием водных организмов; изучение химического состава седиментов; оценка состояния организмов бентоса при полевых наблюдениях (Charman, 1990, 1992; Burton, 1991).

Цель настоящей работы – на основе использования принципа триады выполнить биотестирование илов Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса.

Материалы

В 2014 г. в экспедиции на Онежское озеро были взяты пробы донных отложений (илов) для биотестирования и химического анализа. Пробы отбирали с помощью дночерпателя ДАК площадью захвата 250 см² на 47 станциях с глубинами 4.5–104 м (рис. 1).

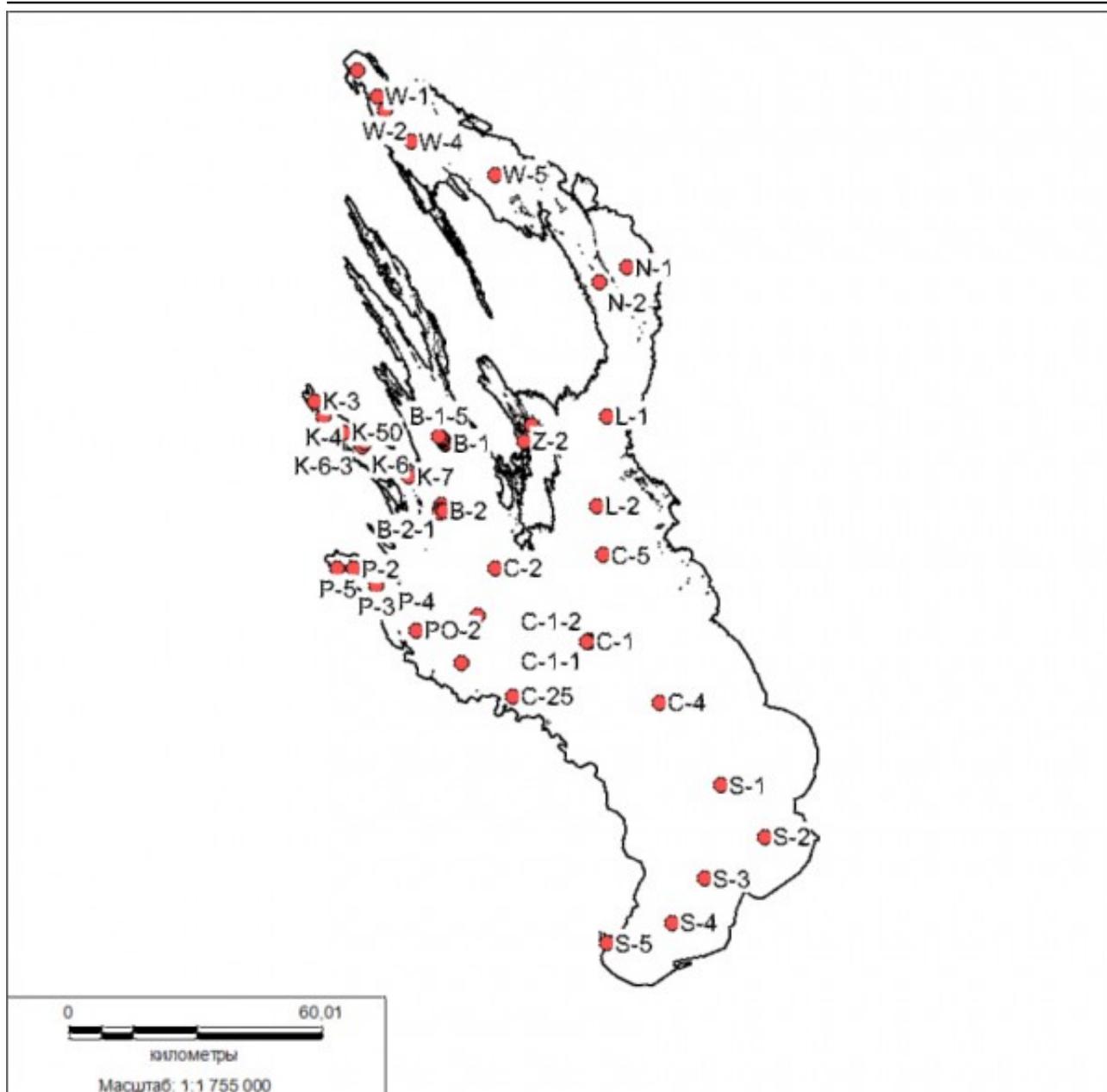


Рис. 1. Карта-схема Онежского озера с расположением станций отбора проб донных отложений на токсикологический и химический анализ (август 2014 г.)

Fig. 1. Map of Lake Onego, with the location of stations for bottom sediment sampling on toxicology and chemical analysis (August 2014)

Все пробы были отобраны в двух повторностях: с каждой станции по 2 дночерпателя. Для биотестирования и химического анализа отбирали верхний 2 см поверхностный слой мягких грунтов (в основном илов). Всего было собрано 94 образца донных отложений.

Кроме данных, полученных в 2014 г., в работе использовали архивные материалы Института водных проблем Севера КарНЦ РАН. Была использована база данных по физико-химическому составу илов, отобранных в 2001-2013 гг. Отбор проб поверхностного слоя донных отложений осуществлялся стратометром «Limnos» и поршневой трубкой, которая представляла собой модифицированный вариант стратометра Алексона (Nakanson, Jansson, 1983). База данных включала следующие показатели физико-химического состава илов: окислительно-восстановительный потенциал Eh (mv), pH, влажность, пористость, содержание органического углерода (C орг.), потери при прокаливании (ППП), содержание аммонийного азота N (NH₄), общего азота (N общ.), общего железа (Fe общ.), общего марганца (Mn общ.) и общего фосфора (P общ.). Матрица включала 269 строк - данные для 70 станций, на которых в разные

годы были отобраны пробы илов для химического анализа.

В работе использовали также архивные данные по показателям макрозообентоса за 2000–2013 гг. (Свидетельство о государственной регистрации баз данных № 2012620882): общая численность (N общ.) и биомасса макрозообентоса (B общ.), а также численность и биомасса трех его основных групп – амфипод (N amph., B amph.), олигохет (N olig., B olig.) и хирономид (N chir., B chir.). Эти три группы вместе составляют до 80–90 % общих показателей сообщества глубоководного бентоса (Полякова, 1998; 1999; Рябинкин, Полякова, 2008; Полякова, 2010). В матрицу анализируемых данных была также внесена глубина станции, на которой отбирали пробы зообентоса. Всего матрица включала 419 строк в соответствии с количеством проб бентоса, отобранных на 50 станциях в течение 2000–2013 гг.

Методы

Методы биотестирования донных отложений

Согласно методикам (Основы экогеологии..., 2004; Томилина, 2000; Жмур, 2001), из образцов проб донных отложений получали их водную вытяжку, которую подвергали биотестированию. В лаборатории донные отложения пропускали через сито с диаметром отверстий 2 мм. Затем илы объемом 100 мл помещали в сосуды, в которые небольшими порциями добавляли чистую онежскую воду (отобранную в центральном районе озера) объемом 100 мл. Таким образом, объемное соотношение илов и воды составило 1:1. Смесь ила и воды оставляли на стабилизацию на 7 суток при температуре 17 °С. Затем сливали надосадочную жидкость, аэрировали ее в течение 10 минут и помещали в нее тест-объекты. В качестве тест-объекта применяли планктонного рачка *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, культура которого была любезно предоставлена сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН в 2009 г. Этот вид в дальнейшем культивировался на базе лаборатории гидробиологии Института водных проблем Севера КарНЦ РАН. Культуру рачков кормили одноклеточными зелеными водорослями *Scenedesmus quadricauda*. В работе И. И. Томилиной (2000) показано, что вид *Ceriodaphnia affinis* является оптимальным тест-объектом для оценки токсичности водной вытяжки донных отложений.

Продолжительность опытов по биотестированию водных вытяжек донных отложений Онежского озера составила 5 сут. Все опыты проводили при температуре воды 19.5–21 °С. В опытах использовали 3-дневных рачков, которых во время 5-суточного опыта не кормили. Опыты ставили в двух повторностях. В каждый сосуд помещали по 5 рачков. Плотность посадки рачков составляла 10–18 мл среды на одного рачка. В качестве контроля использовали два варианта: грунтовая вода (рН = 8.02), используемая для культивирования рачков *Ceriodaphnia affinis*, и вода из центрального района Онежского озера (рН = 7.54), применяемая для приготовления вытяжки из илов. В связи с большим количеством проб опыты ставили сериями. Всего было поставлено 9 последовательных серий опытов, каждая из которых имела свой контроль. Выживаемость рачков в контроле 100 %. Всего в экспериментах по биотестированию надосадочной жидкости было использовано 1050 экз. цериодафний, в том числе в контрольных опытах – 110 экз. рачков.

Методы химического анализа илов

Одновременно с биотестированием выполняли химический анализ илов, отобранных в 2014 г. Спектрофотометрическим методом в илах определяли общее содержание серы (в процентах на сухой вес донных отложений) (Ринькис и др., 1987). Количество лигносульфонатов в пробах илов определяли спектрофотометрическим методом по реакции с азотной кислотой (Khabarov, 2004). Содержание органического углерода в илах (Сорг.) – методом Тюрина (Аринушкина, 1961), содержание общего азота, общего фосфора – спектрофотометрически (Ванчиков и др., 1999). Кроме того, определяли рН надосадочной жидкости в обеих повторностях опытов.

В пробах донных отложений, отобранных в 2001–2013 гг., потенциометрическим методом определялись величины рН (стеклянный электрод) и Eh (Pt электрод, медиатор ОЭДФК). Определение естественной влажности, пористости, потери при прокаливании 550 °С (ППП) проводили гравиметрическими методами. Органический углерод (С орг.) – методом Тюрина. Биогенные элементы определялись после сжигания сухого грунта в серной кислоте (метод Кьельдаля), фосфор общий фотометрическим методом с молибдатом аммония и аскорбиновой кислотой, $\lambda = 890$ нм (РД 52.24.382-95), азот органический – методом Конвея с титриметрическим окончанием (NaOH). Азот аммонийный определяли микродиффузионным методом Конвея. Содержание железа и марганца определялось в кислых экстрактах, полученных при кипячении грунта естественной влажности в 1N H₂SO₄, фотометрическими методами: Fe – с о-фенантролином, $\lambda = 510$ нм (РД 52.24.382-95.), Mn – с формальдоксимом, $\lambda = 450$ нм (РД 33-5.3.03-96) (Аринушкина, 1982).

При статистической обработке данных использовали корреляционный анализ и метод главных

компонент (Коросов, 1996; Ивантер, Коросов, 2003; Шитиков и др., 2005).

Результаты

По результатам биотестирования илов Онежского озера были выявлены три группы проб с разной токсичностью надосадочной жидкости: высокая токсичность (выживаемость рачков – 0–40 %); средняя (50–70 %); отсутствие токсичности (80–100 %). Большинство станций с токсичными пробами оказались приурочены к загрязняемым заливам – Кондопожской губе, Петрозаводской губе и северному участку Повенецкого залива. Именно здесь расположены основные источники загрязнения Онежского озера. Общая картина распределения илов с разной токсичностью представлена на рис. 2.

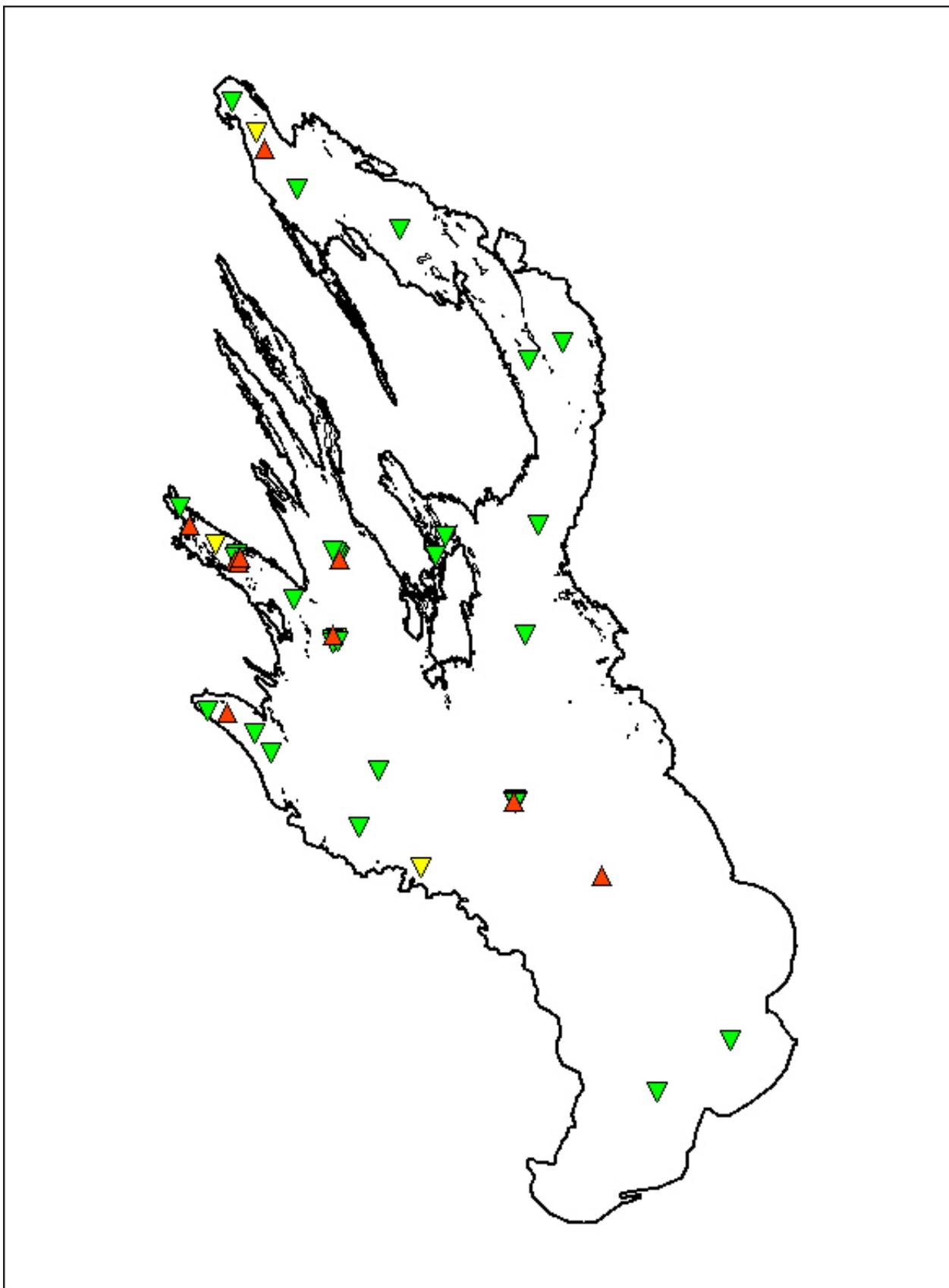


Рис. 2. Расположение станций отбора проб илов с разной токсичностью надосадочной жидкости; красный цвет – высокая токсичность; желтый цвет – средняя; зеленый цвет – отсутствие токсичности
Fig. 2. Location of station for bottom sediments sampling with different toxicity of supernatant liquid: red – high toxicity; yellow – average toxicity; green – no toxicity

Повторяемость данных по токсичности тестируемых образцов надосадочной жидкости (в пределах двух повторностей) высокая. Оценка повторяемости данных была выполнена с применением критерия χ^2 (Шитиков и др., 2005). С этой целью каждой пробе была присвоена оценка в баллах: высокая токсичность – 1 балл; средняя – 2 балла; отсутствие токсичности – 3 балла. Строили таблицу сопряженности между показателями токсичности в баллах для двух повторностей (табл. 1). По величине критерия χ^2 (25.8) между показателями токсичности в двух повторностях существует достоверная ($p < 0.05$) связь. Следовательно, независимая оценка токсичности илов на каждой станции в двух повторностях совпадает, что достоверно свидетельствует о существовании факторов токсичности, вызывавших гибель рачков в надосадочной жидкости.

Таблица 1. Таблица сопряженности, основанная на показателях токсичности (баллы) первой повторности опытов (столбцы) и второй повторности (строки)

Классы токсичности проб в первой повторности	Классы токсичности проб во второй повторности			Итог по строкам
	1	2	3	
1	6	1	2	9
2	2	2		4
3	2	2	27	31
Итог по столбцам	10	5	29	44

Значения pH тестируемой надосадочной жидкости изменялись в пределах 4–7.9. Необходимо отметить, что между величинами pH надосадочной жидкости двух повторностей опытов также была обнаружена высокая достоверная корреляция ($r = 0.8$; $p < 0.05$). Это говорит о хорошей повторяемости данных, полученных при отборе проб двумя дночерпателями.

Наименьшие значения pH (от 4 до 5.8) надосадочной жидкости отмечаются на станциях в Кондопожской, Петрозаводской губах и Повенецком заливе (северная часть). Согласно данным Н. А. Белкиной (2007), пониженные значения pH донных отложений связаны с процессами разложения органических веществ. Нейтральные значения pH (от 6 и более) отмечаются в районах, не испытывающих непосредственного интенсивного антропогенного воздействия. Расположение станций с различными значениями pH надосадочной жидкости представлено на рис. 3.

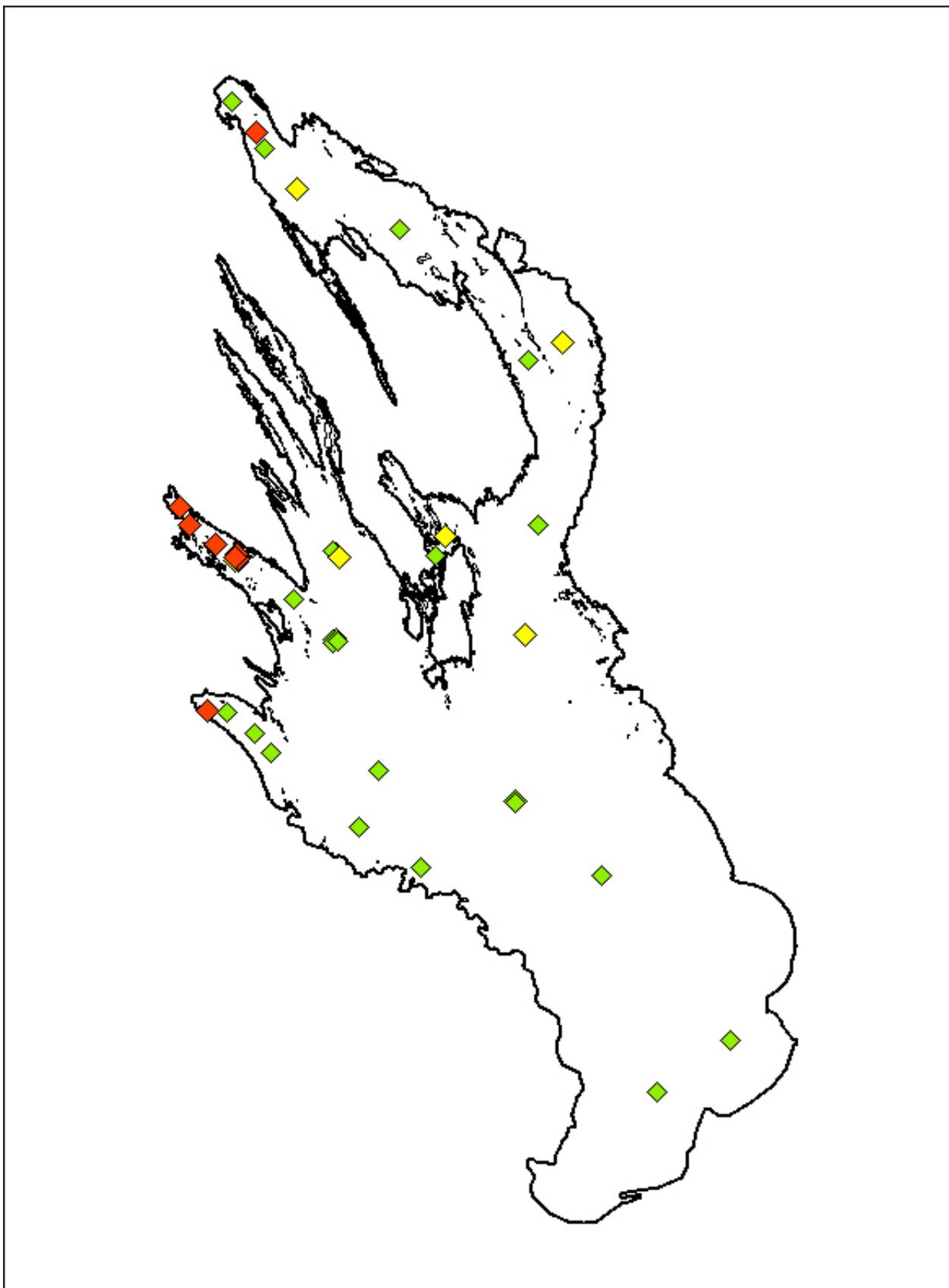


Рис. 3. Расположение станций отбора проб илов, надосадочная жидкость которых различалась по величине pH; красный цвет – значения pH от 4 до 5.8; желтый цвет – значения pH от 6 до 6.3; зеленый цвет – значения pH более 7.0

Fig. 3. Location of stations for bottom sediments sampling with different pH of supernatant liquid: red –

pH from 4 to 5.8; yellow - pH from 6 to 6.3; green - pH over 7.0

Как правило, наиболее токсичные пробы илов характеризовались наименьшими значениями pH, что объясняется их приуроченностью к вершинным участкам загрязняемых заливов, где происходит интенсивная трансформация органических веществ (см. рис. 2, 3).

Однако достоверная корреляция между показателями токсичности проб и значениями pH отсутствовала (рис. 4). Это связано с тем, что токсичные пробы илов были обнаружены не только в загрязняемых районах озера, но и в центральной его части, не испытывающей прямого антропогенного воздействия. На рис. 4 эти станции представлены точками, локализованными в красном круге. В числе этих станций: станции В1 и В2 (Большое Онего), С1 и С4 (Центральное Онего) (см. рис. 1). В то же время для этих токсичных образцов надосадочной жидкости были характерны высокие значения pH, что и нарушало корреляцию между двумя показателями.

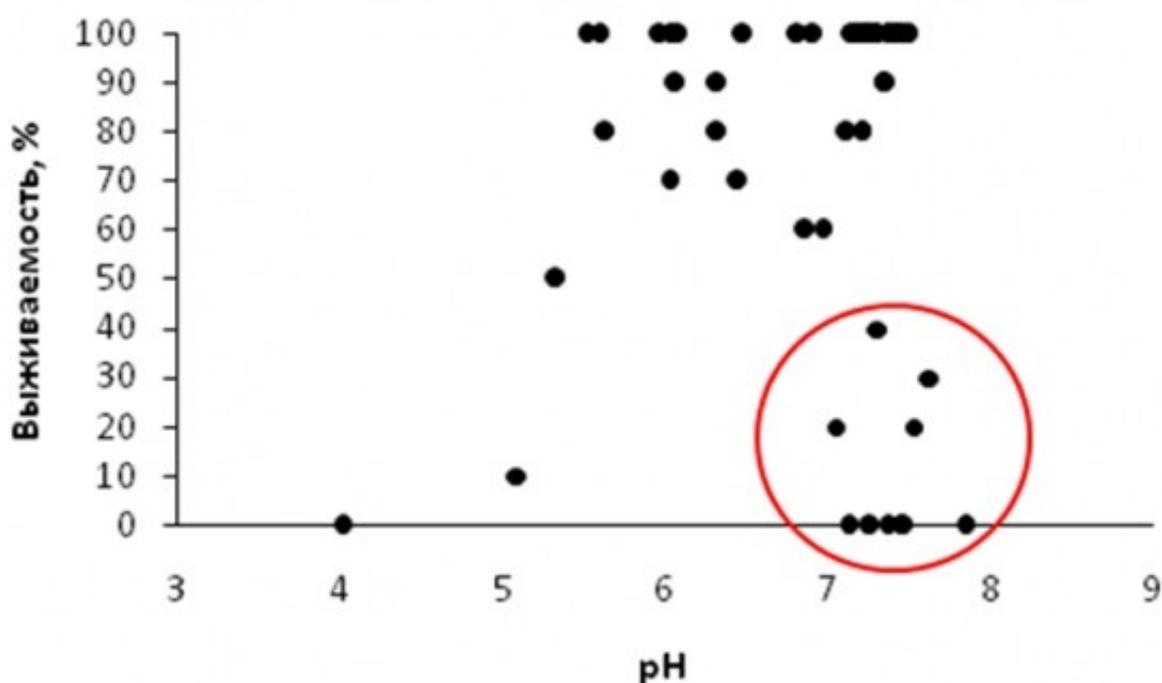


Рис. 4. Соотношение между значениями pH и показателями выживаемости рачков в надосадочной жидкости; красным кружком указаны пробы из центральных районов Онежского озера

Fig. 4. The relationship between pH values and crustaceans survival rates in supernatant liquid; red circle shows samples from the central areas of Lake Onega

Для объяснения причин высокой токсичности проб илов Онежского озера были привлечены данные по их химическому составу (табл. 2).

Таблица 2. Химический состав илов Онежского озера (% от сухого веса), данные 2014 г. (цит. по Kalinkina et al., 2015)

Район	Показатели	Органический углерод	Общая сера	Общий фосфор	Общий азот
Кондопожская губа	Среднее	4.85	0.31	0.24	0.49
	Min	1.59	0.15	0.17	0.29
	max	14.66	0.58	0.35	1.06
Петрозаводская губа	Среднее	1.67	0.14	0.15	0.23
	Min	0.54	0.08	0.06	0.17
	max	2.68	0.17	0.22	0.28

Повенецкий залив	Среднее	4.01	0.12	0.16	0.2
	Min	0.31	0.1	0.11	0.18
	max	7.35	0.13	0.2	0.24
Большое Онего	Среднее	1.92	0.15	0.26	0.3
	Min	0.91	0.11	0.13	0.1
	max	4.07	0.18	0.43	0.46
Центральное Онего	Среднее	3.88	0.16	0.19	0.28
	Min	2.31	0.13	0.14	0.2
	max	5.5	0.18	0.25	0.35

Исследования химического состава илов показали, что в районе Кондопожской губы Онежского озера отмечаются наибольшие концентрации азота, фосфора, серы общей, а также именно здесь обнаружен лигносульфонат натрия, основной компонент сточных вод Кондопожского ЦБК (0.03–0.059 % от сухого веса). В Кондопожской губе обнаружены высокие концентрации органического веществ (С орг.). Все эти показатели отражают влияние целлюлозно-бумажного комбината, который уже более 80 лет сбрасывает свои сточные воды в этот залив. Повышенная концентрация серы в донных отложениях Кондопожской губы связана с поступлением сточных вод целлюлозно-бумажного комбината, расположенного в вершинной части Кондопожского залива, для разрушения лигнина. Таким образом, токсичность илов, отобранных из района Кондопожской губы, связана именно с присутствием в надосадочной жидкости загрязняющих веществ, накопившихся в илах загрязняемого залива.

Токсичная проба была обнаружена также в Петрозаводской губе (станция P2) (см. рис. 1). Эта станция является глубоководной (глубина 26.7 м) и расположена напротив порта г. Петрозаводска. Возможно, этот район залива накапливает загрязняющие вещества, поступающие с территории г. Петрозаводска, что и отразилось на токсичности пробы илов. Токсичные илы были обнаружены на двух близко расположенных станциях в вершинной части Повенецкого залива (станции W1 и W2). Выживаемость рачков в надосадочной жидкости, полученной из илов со станции W1, варьировала в пределах 50–70 %, со станции W2 – 0–40 %. Эти станции характеризуются наибольшими глубинами (80–85.5 м) и находятся достаточно близко к побережью. По-видимому, токсичность отобранных здесь илов определяют сточные воды г. Медвежьегорска, загрязняющие вещества которых накапливаются в этой глубоководной части Повенецкого залива.

Наибольший интерес представляют станции из центральных глубоководных районов Онежского озера, которые не испытывают прямого антропогенного воздействия. Тем не менее здесь были обнаружены илы, надосадочная жидкость которых проявила высокую токсичность. Так, в районе Большого Онего на станции В1 (см. рис. 1) в надосадочной жидкости наблюдалась полная гибель рачков в двух повторностях. На расстоянии около сотни метров от станции В1, т. е. на станциях В1-1–В1-6, илы были нетоксичны. Другая высоко токсичная проба илов была обнаружена на станции В2-2 (выживаемость 20 %). Показатели выживаемости рачков в надосадочной жидкости из илов на станции В2-1 варьировали в пределах 40–90 %. В Центральном Онего высокую токсичность (полная гибель рачков) проявили пробы со станции С1-4 и С4. Средней токсичностью характеризовалась проба со станции С1-1 (выживаемость рачков 69–70 %). Токсические свойства проявила проба илов со станции С25: в одной из повторностей выживаемость рачков составила 30 %. Сходная ситуация наблюдалась нами в 2013 г., когда в надосадочной жидкости из илов со станции В1 (залив Большое Онего) выживаемость цериодафний составила 20 %. В 2013 г. токсические свойства проявили также илы со станции С1 в Центральном Онего (выживаемость 50 %).

Объяснение высокой токсичности проб илов из центральных глубоководных районов Онежского озера можно найти, если обратиться к архивным данным по химическому составу донных отложений за 2001–2013 гг. При статистическом анализе этих данных были использованы следующие показатели физико-химического состава илов: окислительно-восстановительный потенциал E_h (mv), pH, влажность, пористость, содержание органического углерода (С орг.), потери при прокаливании (ППП), содержание аммонийного азота N (NH₄), общего азота (N общ.), общего железа (Fe общ.), общего марганца (Mn общ.) и общего фосфора (P общ.). Результаты компонентного анализа представлены в табл. 3. Информативность первой и второй компоненты составила 35 % и 20 % соответственно, что отражает высокую связь между изучаемыми показателями.

В первую главную компоненту наибольший достоверный вклад внесли показатели содержания в илах органического вещества – содержание органического углерода, потери при прокаливании, а также тесно и прямо пропорционально связанные с ними показатели пористости и влажности илов. С достоверным вкладом в первую компоненту вошли также показатели содержания общего азота.

Таблица 3. Факторные нагрузки признаков (глубина и показатели физико-химического состава илов) в значения главных компонент

Признак	Первая компонента	Вторая компонента
Глубина, м	-0.13	-0.61
Eh, mv	0.28	-0.48
pH	0.07	0
Влажность, %	-0.83*	-0.27
пористость	-0.69*	-0.16
Сорг, %	-0.82*	0.43
ППП	-0.88*	0.24
N (NH ₄), %	-0.58	0.35
N общ., %	-0.81*	0.32
Fe общ., %	-0.38	-0.74*
Mn общ., %	-0.28	-0.6
P общ., %	-0.49	-0.6
Доля в общей дисперсии, %	35	20

Примечание: * - значимый вклад ($p = 0.05$)

Исходные данные по физико-химическому составу илов были ранжированы по величине первой главной компоненты. Всего были выделены три выборки данных. Распределение станций по трем выборкам, согласно ранжированию, представлено на рис. 5.

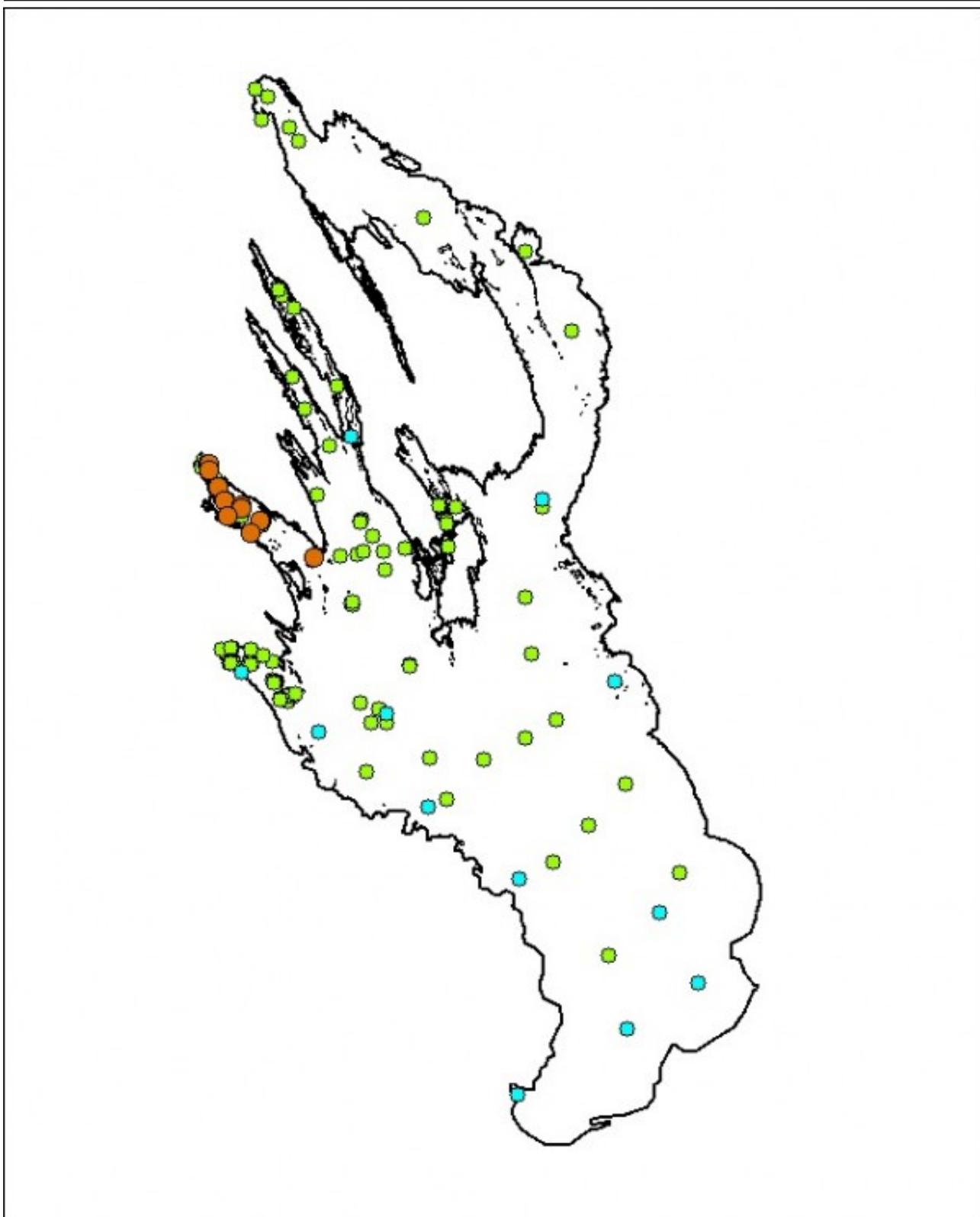


Рис. 5. Расположение станций, ранжированных по величине первой главной компоненты (коричневый цвет - 1-я выборка; зеленый цвет - 2-я выборка; голубой цвет - 3-я выборка)

Fig. 5. Location of stations ranked by the value of the first principal component (brown - 1st sample; green - 2nd sample; blue - 3rd sample)

Первая выборка станций (коричневый цвет на карте) характеризуется наибольшим значением всех показателей, внесших достоверный вклад в первую компоненту. Как видно, эти станции приурочены к Кондопожской губе, испытывающей максимальное антропогенное воздействие (сброс

сточных вод Кондопожского ЦБК с высоким содержанием органических веществ). Этот залив интенсивно эвтрофируется, что и определяет высокую концентрацию азота в донных отложениях. Станции из второй выборки (зеленый цвет на карте) встречаются в Петрозаводской губе. Этот залив также эвтрофируется, но в меньшей степени, чем Кондопожская губа. В Петрозаводской губе содержание органического вещества в илах достаточно высокое, но в целом меньше, чем в Кондопожской губе. Повышенные уровни органического вещества (станции второй выборки) отмечаются в глубоководных участках, т. е. аккумулятивных зонах озера. Наконец, станции третьей выборки (голубой цвет на карте) приурочены в основном к прибрежным участкам, что отражает их транзитную роль в отношении транспорта органического вещества с водосборной территории вглубь озера. Таким образом, первая главная компонента интегрально отражает содержание в илах органического вещества и общего азота антропогенного и природного происхождения.

Наибольший интерес представляет вторая главная компонента, достоверный вклад в которую внес единственный показатель – содержание общего железа. Станции с исходными данными были ранжированы по величине второй главной компоненты, разделены на две выборки и нанесены на карту (рис. 6).

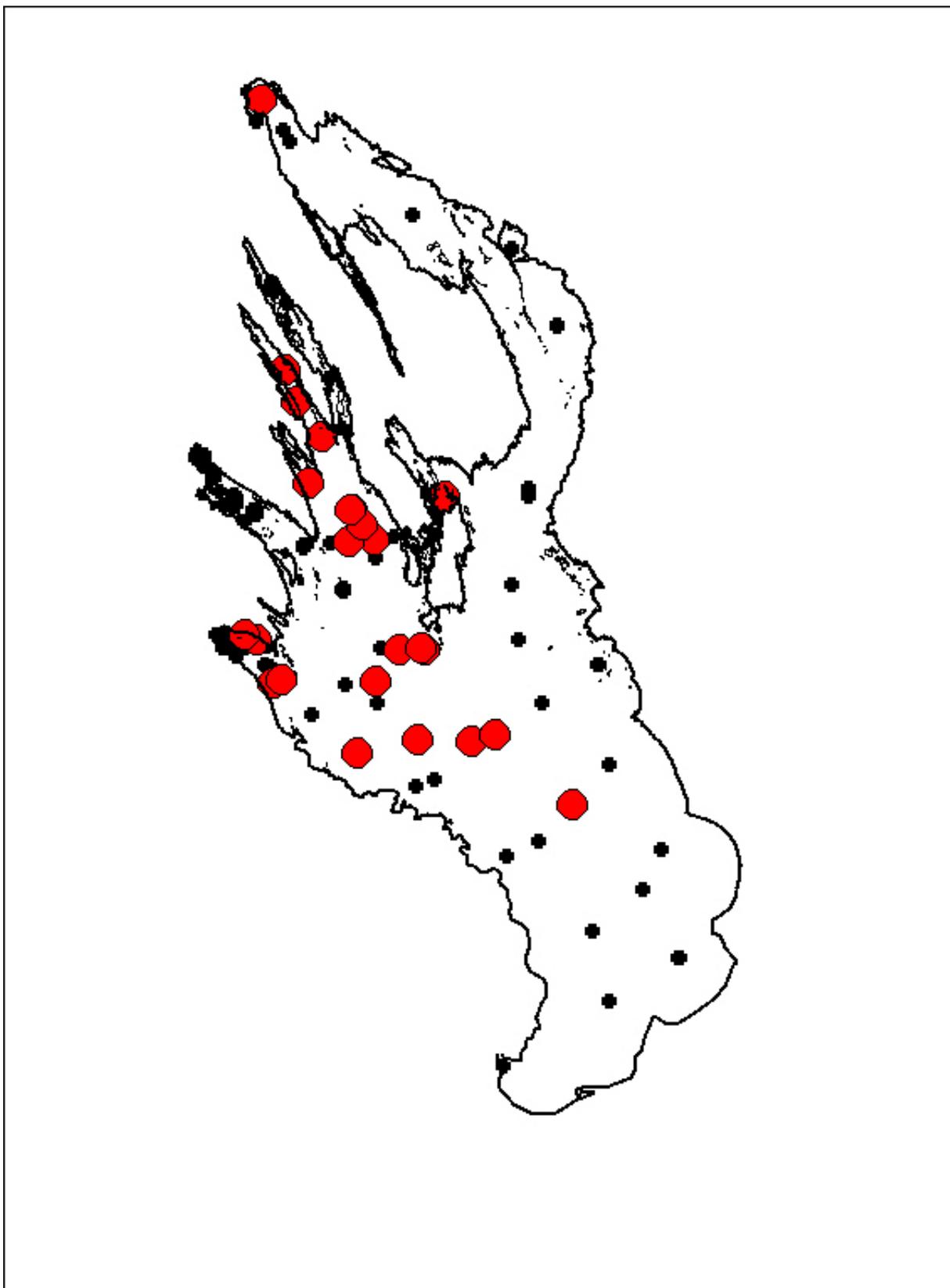


Рис. 6. Расположение станций, ранжированных по величине второй главной компоненты (красный цвет - 1-я выборка; черный цвет - 2-я выборка)

Fig. 6. Location of stations ranked by the value of the second principal component (red - 1st sample; black - 2nd sample)

Максимальное содержание железа характерно для станций первой выборки. Средняя величина

содержания железа в илах на этих станциях составляет 7.97 ± 0.85 %; доверительный интервал при уровне значимости 0.05 – $7.12 \div 8.82$ %. В первую выборку вошли станции, расположение абсолютного большинства которых приурочено к центральному профундальному району озера (см. рис. 6). Высокое содержание железа также характерно для Петрозаводской губы, Лижемской и Уницкой губ, Кижских шхер и вершинной части Повенецкого залива.

Вторая выборка станций (их большинство) характеризуется достоверно меньшим содержанием железа: средняя – 4.09 %, доверительный интервал при уровне значимости 0.05 – $3.86 \div 4.32$ %. Эти станции встречаются во всех районах озера. По данным химического анализа седиментов, практически все дно озера в той или иной степени обогащено соединениями железа. Более того, согласно исследованиям Н. А. Белкиной и др. (2010), содержание железа в илах Онежского озера на протяжении последних 25 лет возрастает.

Проведенный компонентный анализ позволил предложить гипотезу, объясняющую токсичность илов центрального района Онежского озера. Соединения железа могли поступать из илов в надосадочную жидкость и определять ее токсические свойства. По литературным данным (Стадниченко, 2014), высокая (до 50 %) смертность моллюсков *Planorbarius corneus* (L.) наблюдается при концентрации в воде сернокислого железа 9.5 мг/л при экспозиции опытов 2 сут. По нашим данным, смертность рачков *Ceriodaphnia affinis* в грунтовых водах с содержанием железа (II) 1.6–2.8 мг/л составила 30–50 % при экспозиции 3 сут. Близкие или большие концентрации железа, по-видимому, наблюдались в надосадочной жидкости из илов центрального района, что и привело к гибели рачков.

Нельзя исключать также эффектов совместного действия на рачков железа и марганца, характерного элемента, которым также обогащены илы Онежского озера. Возможно, токсичность илов обуславливает совокупное действие микроэлементов (железо, марганец, медь и другие), которыми богата геохимическая провинция (Фенноскандия), в пределах которой располагается Онежское озеро.

Результаты биотестирования илов (обнаруженная высокая токсичность илов в центральном районе Онежского озера) и данные химического состава илов позволили предложить гипотезу о существовании особой зоны в глубоководных районах озера. В пределах данной зоны развитие сообществ макрозообентоса лимитировано токсическим фактором природного происхождения (высоким содержанием железа, возможно, некоторых микроэлементов).

Эта гипотеза была проверена при анализе данных по состоянию макрозообентоса. Для этих целей был выполнен компонентный анализ данных за 2000–2013 гг., которые включали показатели общей численности (N общ.) и биомассы макрозообентоса (B общ.), а также численность и биомассу трех его основных групп – амфипод (N amph., B amph.), олигохет (N olig., B olig.) и хирономид (N chir., B chir.).

Результаты компонентного анализа показали, что между изучаемыми признаками существует тесная связь: доля от общей дисперсии, которая пришлась на первые две компоненты, составила 64 % (табл. 4).

Таблица 4. Факторные нагрузки признаков (глубина станции и показатели сообществ макрозообентоса) в значения главных компонент

Признак	Первая компонента	Вторая компонента
Глубина, м	-0.29	-0.32
N общ., тыс. экз./м ²	0.90*	0.17
B общ., г/м ²	0.83*	-0.46
N amph., тыс. экз./м ²	0.21	-0.90*
B amph., г/м ²	0.25	-0.91*
N olig., тыс. экз./м ²	0.84*	0.27
B olig., г/м ²	0.85*	0.04
N chir., тыс. экз./м ²	0.33	0.38
B chir., г/м ²	0.55	0.3
Доля в общей дисперсии, %	39	25

Примечание: * – значимый вклад ($p = 0.05$)

В первую главную компоненту с достоверными факторными нагрузками вошли следующие показатели: общие численность и биомасса, численность и биомасса олигохет. Во вторую главную компоненту с достоверными факторными нагрузками вошли показатели численности и биомассы амфипод.

На рис. 7 представлено расположение проб в осях двух первых главных компонент. Область точек на графике представляет собой изогнутую фигуру.

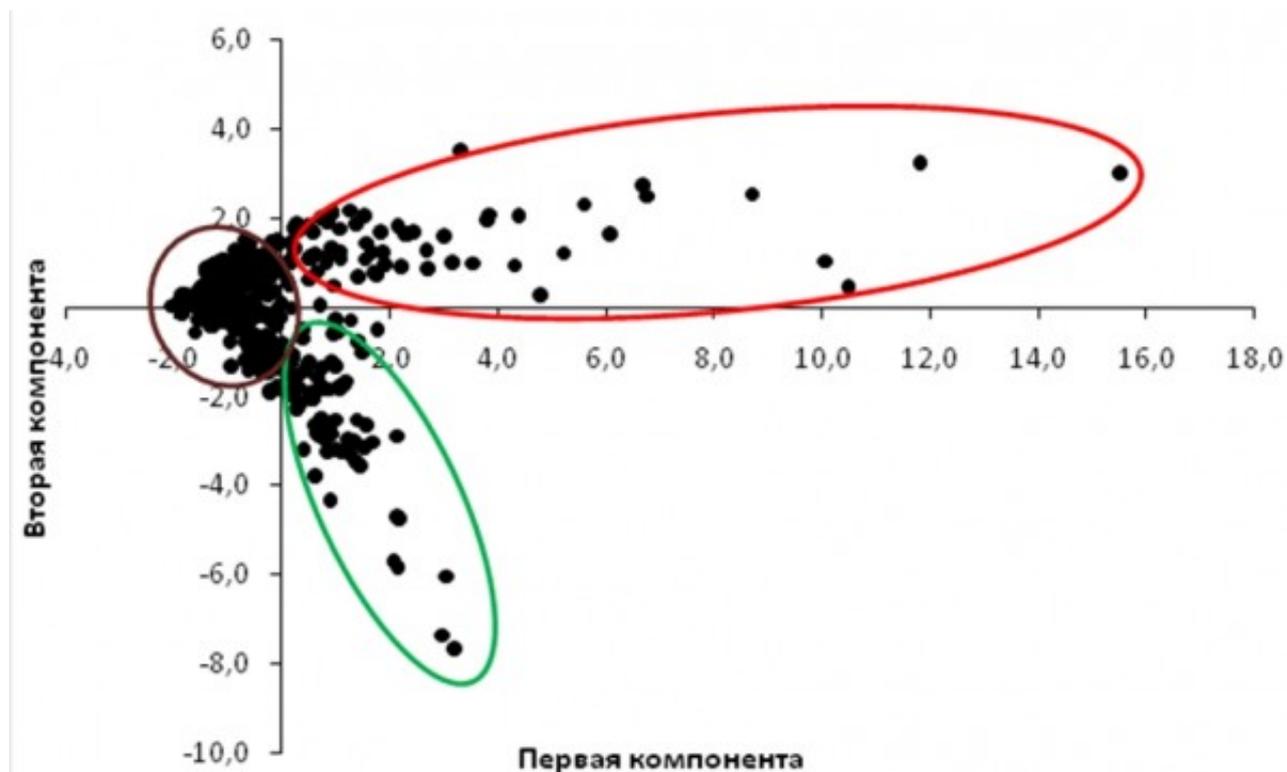


Рис. 7. Расположение проб макрозообентоса, отобранных в 2000–2013 гг., в осях двух главных компонент; по оси абсцисс – значения первой компоненты, по оси ординат – значения второй компоненты; в границах эллипсов: красный цвет – группа 1; зеленый цвет – группа 2; коричневый цвет – группа 3

Fig. 7. Location of macrozoobenthos samples obtained from 2000 to 2013, on the axes of two main components; on the abscissa – the value of the first component, on the ordinate – values of the second component; in ellipses: red – group 1; green – group 2; brown – group 3

Верхняя ветвь изогнутой фигуры расположена вдоль оси абсцисс (показана эллипсом красного цвета, группа 1). В пробах, соответствующих верхней ветви фигуры, слева направо возрастают общие показатели развития бентоса и тесно связанные с ними показатели олигохет. Расположение станций, на которых были отобраны пробы из первой группы, приурочено к районам интенсивного антропогенного воздействия (рис. 8).

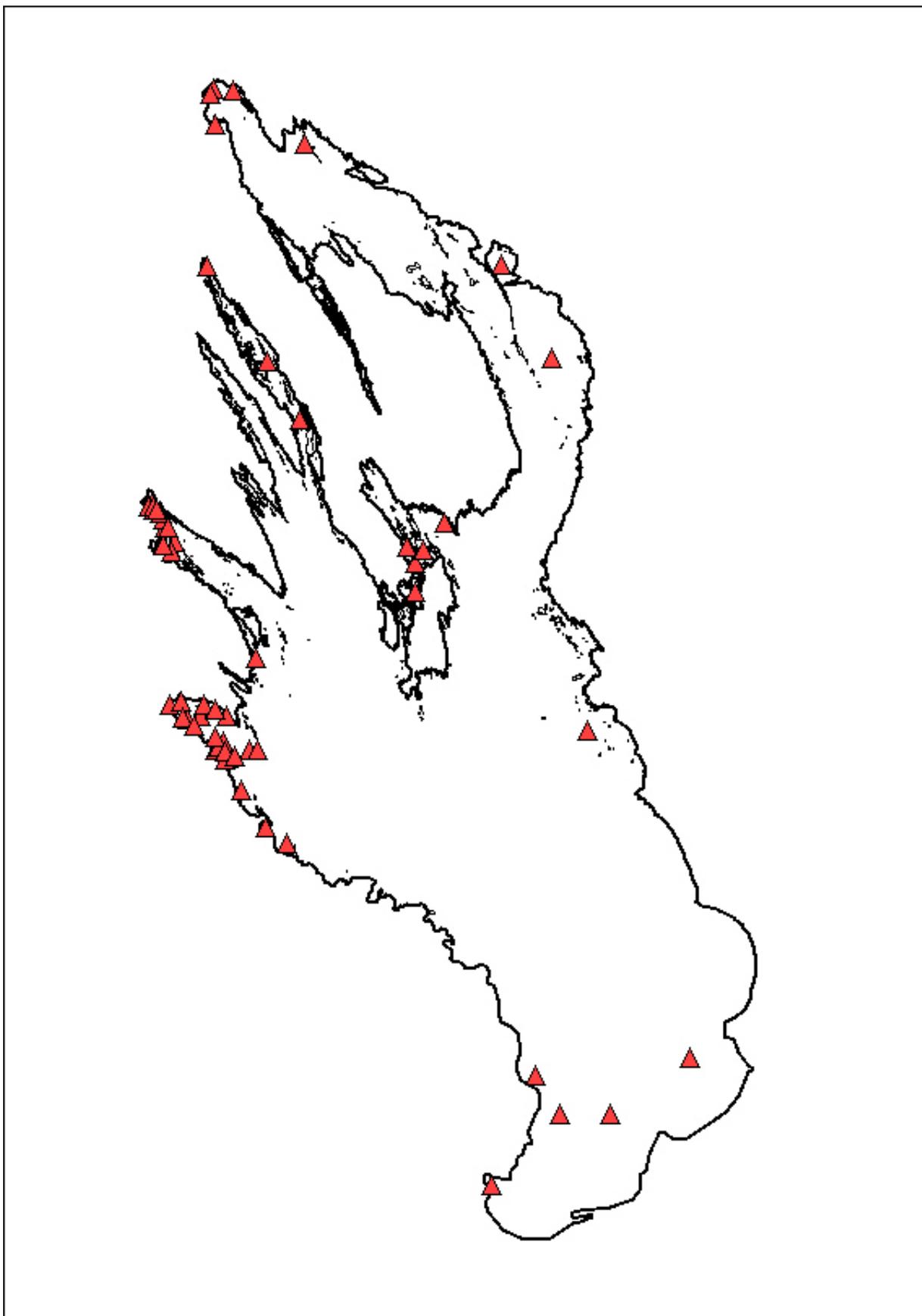


Рис. 8. Расположение станций, на которых были отобраны пробы группы 1 (угнетение амфипод и интенсивное развитие олигохет в результате действия антропогенного фактора)

Fig. 8. Location of stations where the samples of the group 1 were obtained (inhibition of amphipods and

intensive development of oligochaetes as a result of anthropogenic factor)

Из 177 проб, которые вошли в первую группу, 138 проб (78 %) были отобраны на станциях, которые располагались в вершинной и срединной части Кондопожской губы, загрязняемой сточными водами ЦБК. Именно в этом районе олигохеты занимают доминирующее положение за счет практически единственного их представителя – *Tubifex tubifex*. В то же время здесь не обнаруживаются амфиподы или их численность крайне мала. В эту же группу входят пробы на станциях, где бентос отсутствует (так называемая мертвая зона в Кондопожской губе).

Станции, принадлежащие к первой группе, располагаются также в Петрозаводской губе в районе водозабора и сброса сточных вод г. Петрозаводска, в Повенецком заливе. В эту группу вошли также пробы со станций, расположенных в Кижских шхерах, испытывающих влияние водного транспорта, часто курсирующего в этом районе озера в связи с туристической привлекательностью острова Кижы.

Результаты компонентного анализа позволили выделить вторую группу станций. На рис. 7 она показана эллипсом зеленого цвета, а именно, нижняя ветвь изогнутой фигуры. Расположение станций, на которых были отобраны пробы из второй группы, представлено на рис. 9.

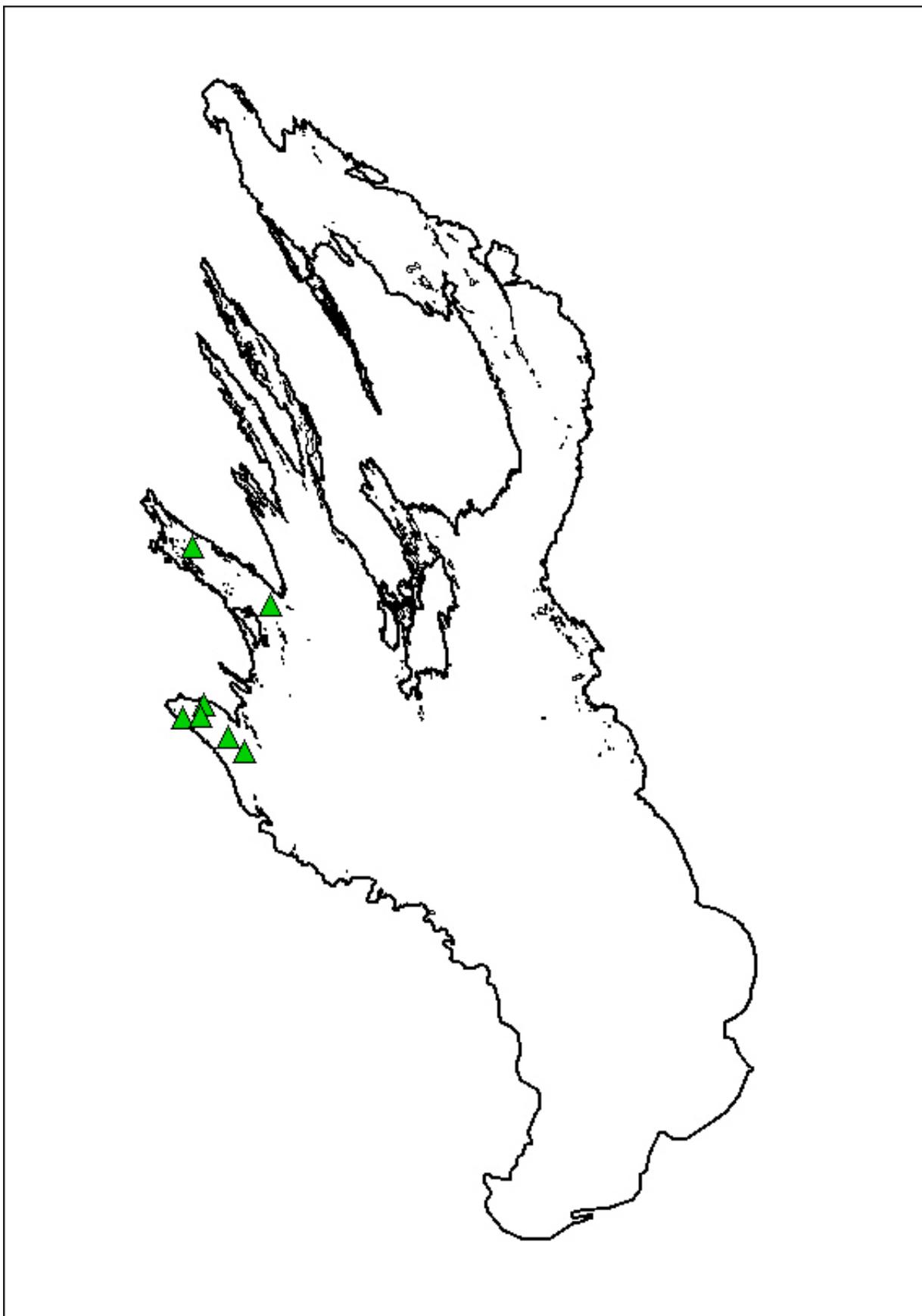


Рис. 9. Расположение станций, на которых были отобраны пробы группы 2 (зона стимуляции развития амфипод)

Fig. 9. Location of stations where the samples of the group 2 were obtained (stimulation of the

amphipods development)

Практически все пробы (19 из 21) были отобраны на станциях в Петрозаводской губе Онежского озера, лишь 2 станции находятся в Кондопожской губе (см. рис. 8). Наиболее характерной чертой сообществ бентоса на этих станциях является резкое доминирование амфипод, которые достигают здесь наивысшего по сравнению с остальными районами озера развития.

Наконец, третья группа станций, которая была обнаружена в результате компонентного анализа данных по макрозообентосу, ограничена кругом коричневого цвета (см. рис. 7) и представляет вершину изгиба фигуры. Третья группа проб бентоса была отобрана на станциях, расположенных, главным образом, в глубоководных районах, включая Центральное Онего, Большое Онего, глубоководные участки Повенецкого залива, Уницкой и Лижемской губ (рис. 10). Этот район характеризуется наименьшими показателями численности всех групп бентоса.

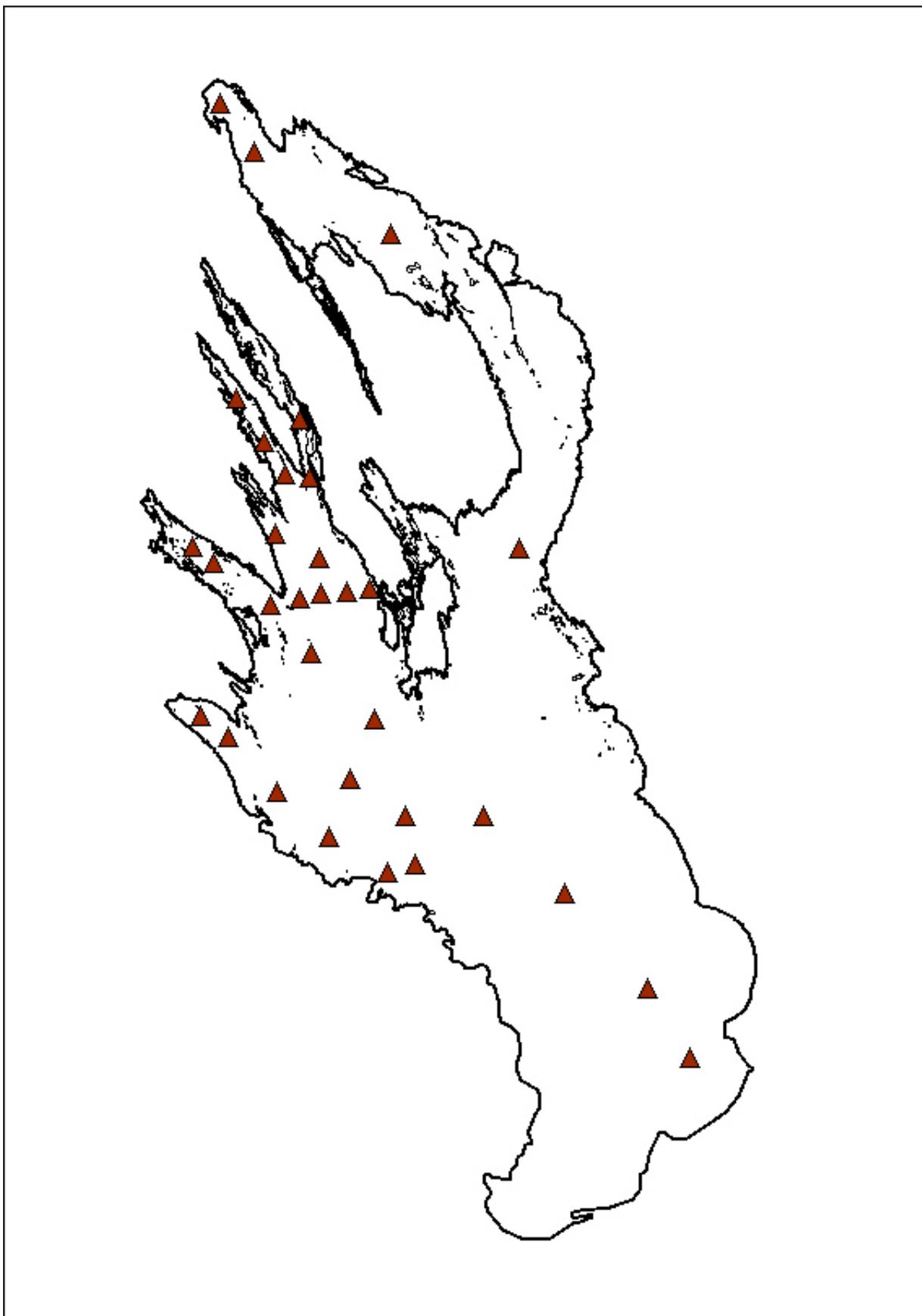


Рис. 10. Расположение станций, на которых были отобраны пробы группы 1 (лимитирование развития организмов макрозообентоса за счет действия токсического фактора природного происхождения)

Fig. 10. Location of stations where the samples of the group 3 were obtained (limiting macrozoobenthos development by a toxic factor of natural origin)

В табл. 5 представлены средние характеристики бентоса, отражающие характерное состояние макрозообентоса в трех зонах озера, соответствующих трем группам проб.

Таблица 5. Средние значения общей численности и основных групп макрозообентоса для трех зон дна Онежского озера

Показатель	Зона		
	1а	1б	2
	Сильнейшая деградация, включая «мертвые зоны»	Интенсивное антропогенное воздействие	Интенсивное развитие амфипод (барьерные зоны)
Общая численность	1.27	11.97	6.05
Численность амфипод	0	0.2	3.62
Численность олигохет	0.6	10.35	2
Численность хирономид	0.72	0.88	0.37

В **первой зоне** проявляется интенсивное антропогенное воздействие (см. рис. 8). В пределах этой зоны выделяются две области по такому ключевому признаку, как отсутствие (1а) или присутствие (1б) в пробах амфипод. К первой зоне приурочена так называемая мертвая зона, где бентос отсутствует. Этот район находится в вершинной части Кондопожской губы, вблизи выпуска сточных вод ЦБК. В этой зоне отмечается резкое преобладание более резистентных форм – олигохет.

Для **второй зоны** наиболее характерной чертой сообществ бентоса является резкое доминирование амфипод, которые достигают здесь максимального развития. Вторая зона имеет разорванный ареал (см. рис. 9). Отдельные ее участки приурочены к открытым районам заливов – Кондопожской и Петрозаводской губ. Здесь складываются своеобразные барьерные условия, при которых накопление органического вещества сочетается с положительным влиянием озерных вод, способствующих формированию окислительных условий. Именно поэтому здесь сформировались оптимальные условия для развития амфипод. Кроме того, нельзя исключать влияния подземных вод, характерных для Петрозаводской губы (Пальшин, 1999). Подземные воды увеличивают показатели минерализации в придонных слоях воды, что важно для морских гляциальных реликтов, к которым относится монопорея.

Третья зона приурочена к наиболее глубоководным участкам Онежского озера (см. рис. 10). В этой зоне отмечаются весьма низкие показатели развития всех групп бентоса (амфипод, олигохет, хирономид). Согласно нашей гипотезе, именно для этого района характерны условия, лимитирующие развитие всех организмов макрозообентоса. Результаты биотестирования илов и данные химического состава седиментов позволили предположить, что причиной такого лимитирующего действия является токсический фактор природного происхождения (высокие концентрации железа, марганца и других микроэлементов в донных отложениях центральных глубоководных районов Онежского озера).

Обсуждение

По данным биотестирования илов, отобранных в Онежском озере в 2014 г., установлено, что большинство районов Онежского озера характеризуется нетоксичными донными отложениями. Наибольшее количество станций с токсичными илами расположено в районе Кондопожской губы, интенсивно загрязняемой сточными водами целлюлозно-бумажного комбината. Токсичность илов в Кондопожской губе связана с содержащимися в них загрязняющими веществами сточных вод (лигносульфонат, соединения серы). В Петрозаводской губе выявлена одна станция, где были обнаружены токсичные илы, – напротив порта г. Петрозаводска.

Впервые в центральном глубоководном участке Онежского озера (Большое Онего и Центральное Онего) обнаружены илы, которые характеризуются токсичностью. Результаты биотестирования илов позволили предложить гипотезу о существовании особой зоны в центральной части Онежского озера, в которой развитие сообществ макрозообентоса лимитировано токсическим фактором природного происхождения. Гипотеза была подтверждена результатами анализа натуральных наблюдений за состоянием макрозообентоса.

Статистический анализ данных по макрозообентосу Онежского озера за 2000–2013 гг. позволил выявить 3 зоны на дне озера, на которых показатели состояния донных сообществ различаются по

соотношению групп бентоса. Первая зона приурочена к местам интенсивного антропогенного воздействия (Кондопожская, Петрозаводская губы, Повенецкий залив, Кижские шхеры). Вторая зона расположена, главным образом, в глубоководной части Петрозаводской губы, где наблюдается наиболее интенсивное развитие амфипод. Третья зона приурочена к центральной глубоководной части озера, а также Лижемской и Уницкой губам, где наблюдается лимитирование развития организмов макрозообентоса за счет действия токсического фактора природного происхождения.

Нами были сопоставлены показатели численности бентоса и содержания железа в илах из различных районов Онежского озера. Анализ натуральных данных по общей численности бентоса в районах Онежского озера, не подверженных прямому антропогенному воздействию, показал, что наименьшая численность донных организмов наблюдается именно в центральных глубоководных районах, где содержание железа наибольшее. В районах с высоким содержанием железа в илах ($7.12 \div 8.82$ %) почти 90 % проб бентоса характеризовались показателями общей численности 2 тыс. экз./м² и менее. В то же время в районах с достоверно меньшим уровнем железа в илах ($3.86 \div 4.32$ %) около 50 % проб бентоса характеризовались численностью от 2 до 4 тыс. экз./м², в 30 % проб численность варьировала в пределах 4–6 тыс. экз./м². Следовательно, предположение об угнетающем действии соединений железа, марганца, других микроэлементов, сделанное на основе токсикологических исследований, подтвердилось данными натуральных наблюдений за бентосом.

В литературе (Герд, 1949) давно отмечалось характерное для всех больших озер Фенноскандии угнетенное состояние организмов бентоса на коричневых рудоносных илах. Отмечается, что в илах, где встречаются марганцовистые конкреции, имеющие черный оттенок, рудные корки, резко сокращается численность представителей бентоса. С этой особенностью озер Карелии связана их низкая продуктивность. Подобная картина угнетения сообществ макрозообентоса на коричневых рудоносных илах отмечается и в водоемах Кольского полуострова (Кашулин и др., 2006). Однако причины столь низкой численности бентоса на рудоносных илах не приводились. Нами впервые экспериментально доказано существование токсического фактора природного происхождения, связанного с высоким содержанием в илах соединений железа и марганца, возможно, других микроэлементов. Именно этот фактор и ограничивает численность бентоса на рудоносных илах.

По литературным данным (Borodulina, Belkina, 2013), в глубоководных районах Онежского озера (залив Большое Онего, Уницкая губа) в придонном слое воды выделены зоны с аномальным распределением показателей (электропроводность, сульфаты, CO₂, микрокомпоненты, pH). В районах субаквальной разгрузки обнаружены геохимические аномалии. Здесь в поверхностном слое донных отложений отмечается дифференциация микроэлементов (Zn, Ni, Cd, Cu, Pb) с их накоплением в твердой фазе и поровых водах. Возможно, токсическое действие илов, отобранных в Большом Онего, связано с геохимическими аномалиями в этом районе. В дальнейшем предстоит выяснить, какие микроэлементы, а также их сочетания определяют токсичность илов из центральных глубоководных районов Онежского озера.

Заключение

Биотестирование илов позволило установить, что большинство районов Онежского озера характеризуются нетоксичными донными отложениями.

Наибольшее количество станций с токсичными илами расположено в районе Кондопожской губы, интенсивно загрязняемой сточными водами целлюлозно-бумажного комбината.

Впервые выявлен центральный глубоководный участок Онежского озера, илы которого обладают высокой токсичностью. Причины высокой токсичности илов из центральных районов озера связаны с высокими уровнями железа, марганца и других микроэлементов, что является геохимической особенностью Онежского озера.

На основе анализа данных по химическому составу донных отложений, результатов биотестирования и биоиндикации выполнено картирование дна Онежского озера и выявлены три зоны, в которых характеристики основных групп макрозообентоса различаются.

При проведении биомониторинга Онежского озера необходимо учитывать выявленные участки (три зоны), где состояние макрозообентоса различается. Для выявления тенденций изменения экосистемы Онежского озера необходимо сравнение зон не только между собой, но и выполнение анализа временных трендов для каждой зоны в отдельности.

Библиография

Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв [Guidelines for Chemical analysis of soil]. М.,

Калинкина Н. М. , Белкина Н. А. , Сидорова А. И. , Галибина Н. А. , Никерова К. М. Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 81–103. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6022

1982. 490 с.

Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв [Guidelines for Chemical analysis of soil]. М.: МГУ, 1961. 491 с.

Белкина Н. А. Химический состав донных отложений [The chemical composition of bottom sediments] // Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 г. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2007. С. 40–49.

Белкина Н. А., Демидов И. Н., Лаврова Н. Б. Донные отложения [Bottom sediments] // Онежское озеро: Атлас. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2010. С. 100–104.

Ванчиков Е. В., Кондратенко Б. М., Сталюгин В. В. Количественный фотометрический анализ [Quantitative photometric analysis]. Сыктывкар, 1999. 36 с.

Герд С. В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии [Biocenosis of benthos in the large lakes of Karelia]. Петрозаводск: Издание Карело-финского госуниверситета, 1949. 197 с.

Жмур Н. С. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков, сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний [Bioassay technique for determining toxicity of water and water extracts from soils, sewage sludge, waste toxicity using mortality and fertility change of ceriodaphnia]. М.: Акварос, 2001. 52 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию [Introduction to quantitative biology]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.

Калинкина Н. М., Березина Н. А., Сидорова А. И., Белкина Н. А., Морозов А. К. Биотестирование токсичности донных отложений крупных водоемов Северо-запада России с использованием ракообразных [Bioassay toxicity of bottom sediments of large water bodies in Northwest of Russia using crustaceans] // Водные ресурсы. 2013. Т. 40. № 6. С. 612–622.

Калинкина Н. М., Куликова Т. П., Литвинова И. А., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Тимакова Т. М., Чекрыжева Т. А. Биоиндикация загрязнения вод и донных отложений в Кондопожской губе Онежского озера [Bioindication of water and bottom sediment pollution in the Kondopogskaya Bay of Lake Onega] // Геоэкология. 2011. № 3. С. 265–273.

Кашулин Н. А., Даувальтер Д. А., Ильяшук Б. П., Раткин Н. Е., Вандыш О. И. Современные подходы к оценке процессов трансформации пресноводных экосистем Севера [Modern approaches to the evaluation of transformation processes of northern freshwater ecosystems] // Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований: Материалы юбилейной конференции, посвященной 15-летию юбилею ИВПС. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2006. С. 197–218.

Коросов А. В. Экологические приложения компонентного анализа [Ecological applications of component analysis]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1996. 152 с.

Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях [The largest lakes and water reservoirs' in the northwest of the European territory of Russia: current state and change of ecosystems under climatic and anthropogenic impacts] / Под ред. Н. Н. Филатова, Н. М. Калинкиной, Т. П. Куликовой, А. В. Литвиненко, П. А. Лозовика. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 375 с.

Онежское озеро. Экологические проблемы [Lake Onega. Ecological problems] / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. 293 с.

Основы экогеологии, биоиндикации и биотестирования водных экосистем [Basics of ecogeology, bioindication and biological testing of aquatic ecosystems] / Под ред. В. В. Куриленко. СПб.: Изд-во

Калинкина Н. М. , Белкина Н. А. , Сидорова А. И. , Галибина Н. А. , Никерова К. М. Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 81–103. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6022

С.-Петербург. ун-та, 2004. 448 с.

Пальшин Н. И. Термические и гидродинамические процессы в озерах в период ледостава [Thermal and hydrodynamic processes in lakes during the freeze-up period]. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1999. 86 с.

Полякова Т. Н. Донные ценозы в условиях антропогенного эвтрофирования [Bottom cenoses under anthropogenic eutrophication] // Онежское озеро. Экологические проблемы / Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. С. 211–227.

Полякова Т. Н. Макрозообентос // Онежское озеро: Атлас.[Macrozoobenthos. Lake Onega: Atlas] Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2010. С. 119–121.

Полякова Т. Н. Макрозообентос. Онежское озеро [Macrozoobenthos. Lake Onega] // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1998. С. 64–67.

Ринькис Г. Я., Рамане Х. К., Куницкая Т. А. Методы анализа почв и растений [Methods of soil and plant analysis]. Рига: Зинатне, 1987. 174 с.

Рябинкин А. В., Полякова Т. Н. Макрозообентос озера и его роль в питании рыб [Macrozoobenthos of a lake and its role in fish nutrition] // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 67–91.

Сабылина А. В., Лозовик П. А., Зобков М. Б. Химический состав воды Онежского озера и его притоков [The chemical composition of the water of Lake Onega and its tributaries] // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 6. С. 717–729.

Стадниченко А. П. Влияние сернокислого железа на быстрые поведенческие и физиологические реакции катушки роговой (Molluska: Gastropoda: Pulmonata) [Effect of iron sulfate to rapid behavioral and physiological responses of coil horny (Molluska: Gastropoda: Pulmonata)] // Гидробиологический журнал. 2014. № 4. Т. 50. С. 45–50.

Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А., Павловский С. А., Савосин Е. С. Состояние заливов Онежского озера при товарном выращивании радужной форели [Status of Lake Onega bays with the commercial cultivation of rainbow trout] // Поволжский экологический журнал. 2011. № 3. С. 386–393.

Сярки М. Т., Теканова Е. В. Сезонный цикл первичной продукции в Онежском озере [The seasonal cycle of primary production in Lake Onega] // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2008. № 5. С. 621–625.

Томилина И. И. Эколого-токсикологическая характеристика донных отложений водоемов Северо-Запада России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук [Ecological and toxicological characteristics of the bottom sediments of water bodies in the North-West of Russia]. Борок, 2000. 22 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения [Quantitative hydroecology: methods, criteria, decisions]. М.: Наука, 2005. Кн. 2. 337 с.

Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения [The ecosystem of Lake Onega and its trends of changing]. Л.: Наука, 1990. 264 с.

Borodulina G. S., Belkina N. A. Study of the geochemical anomalies at the water-sediment boundary in subaqueous groundwater discharge zones in lake Onega // Book of abstract. 32nd congress of the international society of limnology. Budapest. August 4–9. Budapest, 2013. P. 191.

Burton G. A. Assessing the toxicity of freshwater sediments: annual review // Environmental Toxicology and Chemistry. 1991. Vol. 10. P. 1585–1627.

Калинкина Н. М. , Белкина Н. А. , Сидорова А. И. , Галибина Н. А. , Никерова К. М. Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 81-103. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6022

Chapman P. M. Pollution status of North Sea sediments – an international integrative study // Marine Ecology Progress Series. 1992. Vol. 91. P. 313-322.

Chapman P. M. The sediment quality triad approach to determining pollution-induced degradation // Science of the Total Environment. 1990. Vol. 97-98. November. P. 815-825.

Hakanson L., Jansson M. Principles of lake sedimentology. Berlin, 1983. 316 p.

Kalinkina N. M., Sidorova A. I., Galibina N. A., Nikerova K. M. The toxicity of Lake Onego sediments in connection with the natural and anthropogenic factors influence // Environment. Technology. Resources. Proceedings of the 10th International Scientific and Practical Conference. June 18-20, 2015. Vol. 2. Rezekne: Rezeknes Augstskola, 2015. P. 124-127.

Khabarov Yu. G. Use of nitric acid for determination of lignosulfonates // Russian Journal of Applied Chemistry. 2004. Vol. 77. № 5. P. 858-860.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-17-00766).

Bioassay of Lake Onego bottom sediments toxicity based on their chemical composition and deepwater macrozoobenthos state

**KALINKINA
Nataliya** *Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
cerioda@mail.ru*

**BELKINA
Natalya** *Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
bel110863@mail.ru*

**SIDOROVA
Anastasiya** *Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
bolt-nastya@yandex.ru*

**GALIBINA
Nataliya** *Forest Institute, KRC RAN, galibina@krc.karelia.ru*

**NIKEROVA
Kseniya** *Forest Institute, KRC RAN, knikerova@yandex.ru*

Keywords:

Deepwater macrozoobenthos
bioassay
bottom sediments
lake Onego
chemical composition

Summary:

The bioassay of the toxicity of bottom sediments sampled in different areas of Lake Onega was carried out by crustaceans biotesting (*Ceriodaphnia affinis* Lillijeborg). It was shown that in the most areas of Lake Onega there are non-toxic bottom sediments. Toxic bottom sediments were found in Kondopogskaya Bay, intensively polluted with pulp-and-paper mill wastewaters. For the first time in the deep central part of Lake Onega the area was revealed where the toxic bottom sediments contain a high content of iron, manganese and other trace elements typical for the central areas of the lake. The mapping of the bottom of Lake Onega was accomplished, and three zones were identified based on the analysis of the data concerning the chemical composition of bottom sediments, bioassay toxicity data and the results of the deepwater macrozoobenthos assessment. For each zone the parameters of the main groups of benthos (Amphipoda, Oligochaeta, Chironomidae) were defined. The first zone is located in the area of intensive anthropogenic influence (Kondopogskaya Bay, Petrozavodskaya Bay, Povenets Bay, Kizhi Skerries). The second zone is located mostly in the deep part of Petrozavodskaya Bay, where the most intensive development of amphipods is observed. The third area is identified for the first time: it is located in the central deep part of Lake Onega, where the communities of macrozoobenthos are limited by a natural toxic factor.

References

Arinushkina E. V. Guidelines for Chemical analysis of soil. M., 1982. 490 p.

Arinushkina E. V. Guidelines for Chemical analysis of soil. M.: MGU, 1961. 491 p.

Belkina N. A. The chemical composition of bottom sediments, Sostoyanie vodnyh ob'ektov Respubliki Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1998–2006 g. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2007. P. 40–49.

Belkina N. A. Demidov I. N. Lavrova N. B. Bottom sediments, Onezhskoe ozero: Atlas. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2010. P. 100–104.

Kalinkina N., Belkina N., Sidorova A., Galibina N., Nikerova K. Bioassay of Lake Onego bottom sediments toxicity based on their chemical composition and deepwater macrozoobenthos state // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 81–103.

Vanchikov E. V. Kondratenok B. M. Stalyugin V. V. Quantitative photometric analysis. Syktyvkar, 1999. 36 p.

Gerd S. V. Biocenosis of benthos in the large lakes of Karelia. Petrozavodsk: Izdanie Karelo-finskogo gosuniversiteta, 1949. 197 p.

Zhmur N. S. Bioassay technique for determining toxicity of water and water extracts from soils, sewage sludge, waste toxicity using mortality and fertility change of ceriodaphnia. M.: Akvaros, 2001. 52 p.

Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biol

Arinushkina E. V. Guidelines for Chemical analysis of soil. M., 1982. 490 p.

Arinushkina E. V. Guidelines for Chemical analysis of soil. M.: MGU, 1961. 491 p.

Belkina N. A. The chemical composition of bottom sediments, Sostoyanie vodnyh ob'ektov Respubliki Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1998–2006 g. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2007. P. 40–49.

Belkina N. A. Demidov I. N. Lavrova N. B. Bottom sediments, Onezhskoe ozero: Atlas. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2010. P. 100–104.

Vanchikov E. V. Kondratenok B. M. Stalyugin V. V. Quantitative photometric analysis. Syktyvkar, 1999. 36 p.

Gerd S. V. Biocenosis of benthos in the large lakes of Karelia. Petrozavodsk: Izdanie Karelo-finskogo gosuniversiteta, 1949. 197 p.

Zhmur N. S. Bioassay technique for determining toxicity of water and water extracts from soils, sewage sludge, waste toxicity using mortality and fertility change of ceriodaphnia. M.: Akvaros, 2001. 52 p.

Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2003. 304 p.

Kalinkina N. M. Berezina N. A. Sidorova A. I. Belkina N. A. Morozov A. K. Bioassay toxicity of bottom sediments of large water bodies in Northwest of Russia using crustaceans, Vodnye resursy. 2013. T. 40. No. 6. P. 612–622.

Kalinkina N. M. Kulikova T. P. Litvinova I. A. Polyakova T. N. Syarki M. T. Tekanova E. V. Timakova T. M. Chekryzheva T. A. Bioindication of water and bottom sediment pollution in the Kondopogskaya Bay of Lake Onega, Geoekologiya. 2011. No. 3. P. 265–273.

Kashulin N. A. Dauval'ter D. A. Il'yashuk B. P. Ratkin N. E. Vandysh O. I. Modern approaches to the evaluation of transformation processes of northern freshwater ecosystems, Vodnye resursy Evropeyskogo Severa Rossii: itogi i perspektivy issledovaniy: Materialy yubileynoy konferencii, posvyaschennoy 15-letnemu yubileyu IVPP. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2006. P. 197–218.

Korosov A. V. Ecological applications of component analysis. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1996. 152 p.

The largest lakes and water reservoirs' in the northwest of the European territory of Russia: current state and change of ecosystems under climatic and anthropogenic impacts, Pod red. N. N. Filatova, N. M. Kalinkinoy, T. P. Kulikovoy, A. V. Litvinenko, P. A. Lozovika. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. 375 p.

Lake Onega. Ecological problems, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1999. 293 p.

Basics of ecogeology, bioindication and biological testing of aquatic ecosystems, Pod red. V. V. Kurilenko. SPb.: Izd-vo S, Peterb. un-ta, 2004. 448 p.

Pal'shin N. I. Thermal and hydrodynamic processes in lakes during the freeze-up period. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 1999. 86 p.

Kalinkina N., Belkina N., Sidorova A., Galibina N., Nikerova K. Bioassay of Lake Onego bottom sediments toxicity based on their chemical composition and deepwater macrozoobenthos state // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 81–103.

Polyakova T. N. Bottom cenoses under anthropogenic eutrophication, Onezhskoe ozero. *Ekologicheskie problemy*, Red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1999. P. 211–227.

Polyakova T. N. Macrozoobenthos. Lake Onega: AtlasPetrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2010. P. 119–121.

Polyakova T. N. Macrozoobenthos. Lake Onega, Sovremennoe sostoyanie vodnyh ob'ektov Respubliki Kareliya. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1998. P. 64–67.

Rin'kis G. Ya. Ramane H. K. Kunickaya T. A. *Methods of soil and plant analysis*. Riga: Zinatne, 1987. 174 p.

Ryabinkin A. V. Polyakova T. N. Macrozoobenthos of a lake and its role in fish nutrition, *Bioresursy Onezhskogo ozera*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2008. P. 67–91.

Sabylina A. V. Lozovik P. A. Zobkov M. B. The chemical composition of the water of Lake Onega and its tributaries, *Vodnye resursy*. 2010. T. 37. No. 6. P. 717–729.

Stadnichenko A. P. Effect of iron sulfate to rapid behavioral and physiological responses of coil horny (Molluska: Gastropoda: Pulmonata), *Gidrobiologicheskiy zhurnal*. 2014. No. 4. T. 50. P. 45–50.

Sterligova O. P. Kitaev S. P. Il'mast N. V. Komulaynen S. F. Kuchko Ya. A. Pavlovskiy S. A. Savosin E. S. Status of Lake Onega bays with the commercial cultivation of rainbow trout, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2011. No. 3. P. 386–393.

Syarki M. T. Tekanova E. V. The seasonal cycle of primary production in Lake Onega, *Izvestiya RAN. Ser. Biologicheskaya*. 2008. No. 5. P. 621–625.

Tomilina I. I. Ecological and toxicological characteristics of the bottom sediments of water bodies in the North-West of Russia. Borok, 2000. 22 p.

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. *Quantitative hydroecology: methods, criteria, decisions*. M.: Nauka, 2005. Kn. 2. 337 p.

The ecosystem of Lake Onega and its trends of changing. L.: Nauka, 1990. 264 p.

Borodulina G. S., Belkina N. A. Study of the geochemical anomalies at the water-sediment boundary in subaqueous groundwater discharge zones in lake Onega, *Book of abstract. 32nd congress of the international society of limnology*. Budapest. August 4–9. Budapest, 2013. P. 191.

Burton G. A. Assessing the toxicity of freshwater sediments: annual review, *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1991. Vol. 10. P. 1585–1627.

Chapman P. M. Pollution status of North Sea sediments – an international integrative study, *Marine Ecology Progress Series*. 1992. Vol. 91. P. 313–322.

Chapman P. M. The sediment quality triad approach to determining pollution-induced degradation, *Science of the Total Environment*. 1990. Vol. 97–98. November. P. 815–825.

Hakanson L., Jansson M. *Principles of lake sedimentology*. Berlin, 1983. 316 p.

Kalinkina N. M., Sidorova A. I., Galibina N. A., Nikerova K. M. The toxicity of Lake Onego sediments in connection with the natural and anthropogenic factors influence, *Environment. Technology. Resources. Proceedings of the 10th International Scientific and Practical Conference*. June 18–20, 2015. Vol. 2. Rezekne: Rezeknes Augstskola, 2015. P. 124–127.

Khabarov Yu. G. Use of nitric acid for determination of liginosulfonates, *Russian Journal of Applied Chemistry*. 2004. Vol. 77. No. 5. P. 858–860.

Kalinkina N., Belkina N., Sidorova A., Galibina N., Nikerova K. Bioassay of Lake Onego bottom sediments toxicity based on their chemical composition and deepwater macrozoobenthos state // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 81–103.

ogy. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2003. 304 p.

Kalinkina N. M. Berezina N. A. Sidorova A. I. Belkina N. A. Morozov A. K. Bioassay toxicity of bottom sediments of large water bodies in Northwest of Russia using crustaceans, *Vodnye resursy*. 2013. T. 40. No. 6. P. 612–622.

Kalinkina N. M. Kulikova T. P. Litvinova I. A. Polyakova T. N. Syarki M. T. Tekanova E. V. Timakova T. M. Chekryzheva T. A. Bioindication of water and bottom sediment pollution in the Kondopogskaya Bay of Lake Onega, *Geoekologiya*. 2011. No. 3. P. 265–273.

Kashulin N. A. Dauval'ter D. A. Il'yashuk B. P. Ratkin N. E. Vandysh O. I. Modern approaches to the evaluation of transformation processes of northern freshwater ecosystems, *Vodnye resursy Evropeyskogo Severa Rossii: itogi i perspektivy issledovaniy: Materialy yubileynoy konferencii, posvyaschennoy 15-letnemu yubileyu IVPP*. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2006. P. 197–218.

Korosov A. V. Ecological applications of component analysis. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1996. 152 p.

The largest lakes and water reservoirs' in the northwest of the European territory of Russia: current state and change of ecosystems under climatic and anthropogenic impacts, Pod red. N. N. Filatova, N. M. Kalinkinoy, T. P. Kulikovoy, A. V. Litvinenko, P. A. Lozovika. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. 375 p.

Lake Onega. Ecological problems, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1999. 293 p.

Basics of ecogeology, bioindication and biological testing of aquatic ecosystems, Pod red. V. V. Kurilenko. SPb.: Izd-vo S, Peterb. un-ta, 2004. 448 p.

Pal'shin N. I. Thermal and hydrodynamic processes in lakes during the freeze-up period. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 1999. 86 p.

Polyakova T. N. Bottom cenoses under anthropogenic eutrophication, Onezhskoe ozero. *Ekologicheskie problemy*, Red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1999. P. 211–227.

Polyakova T. N. Macrozoobenthos. Lake Onega: Atlas Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2010. P. 119–121.

Polyakova T. N. Macrozoobenthos. Lake Onega, *Sovremennoe sostoyanie vodnyh ob'ektov Respubliki Kareliya*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1998. P. 64–67.

Rin'kis G. Ya. Ramane H. K. Kunickaya T. A. Methods of soil and plant analysis. Riga: Zinatne, 1987. 174 p.

Ryabinkin A. V. Polyakova T. N. Macrozoobenthos of a lake and its role in fish nutrition, *Bioresursy Onezhskogo ozera*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2008. P. 67–91.

Sabylina A. V. Lozovik P. A. Zobkov M. B. The chemical composition of the water of Lake Onega and its tributaries, *Vodnye resursy*. 2010. T. 37. No. 6. P. 717–729.

Stadnichenko A. P. Effect of iron sulfate to rapid behavioral and physiological responses of coil horny (Molluska: Gastropoda: Pulmonata), *Gidrobiologicheskiy zhurnal*. 2014. No. 4. T. 50. P. 45–50.

Sterligova O. P. Kitaev S. P. Il'mast N. V. Komulaynen S. F. Kuchko Ya. A. Pavlovskiy S. A. Savosin E. S. Status of Lake Onega bays with the commercial cultivation of rainbow trout, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2011. No. 3. P. 386–393.

Syarki M. T. Tekanova E. V. The seasonal cycle of primary production in Lake Onega, *Izvestiya RAN. Ser. Biologicheskaya*. 2008. No. 5. P. 621–625.

Tomilina I. I. Ecological and toxicological characteristics of the bottom sediments of water bodies in the

Kalinkina N., Belkina N., Sidorova A., Galibina N., Nikerova K. Bioassay of Lake Onego bottom sediments toxicity based on their chemical composition and deepwater macrozoobenthos state // *Principy èkologii*. 2017. Vol. 6. № 1. P. 81–103.

North-West of Russia. Borok, 2000. 22 p.

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydroecology: methods, criteria, decisions. M.: Nauka, 2005. Kn. 2. 337 p.

The ecosystem of Lake Onega and its trends of changing. L.: Nauka, 1990. 264 p.

Borodulina G. S., Belkina N. A. Study of the geochemical anomalies at the water-sediment boundary in subaqueous groundwater discharge zones in lake Onega, Book of abstract. 32nd congress of the international society of limnology. Budapest. August 4–9. Budapest, 2013. P. 191.

Burton G. A. Assessing the toxicity of freshwater sediments: annual review, *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1991. Vol. 10. P. 1585–1627.

Chapman P. M. Pollution status of North Sea sediments – an international integrative study, *Marine Ecology Progress Series*. 1992. Vol. 91. P. 313–322.

Chapman P. M. The sediment quality triad approach to determining pollution-induced degradation, *Science of the Total Environment*. 1990. Vol. 97–98. November. P. 815–825.

Hakanson L., Jansson M. Principles of lake sedimentology. Berlin, 1983. 316 p.

Kalinkina N. M., Sidorova A. I., Galibina N. A., Nikerova K. M. The toxicity of Lake Onego sediments in connection with the natural and anthropogenic factors influence, *Environment. Technology. Resources. Proceedings of the 10th International Scientific and Practical Conference*. June 18–20, 2015. Vol. 2. Rezekne: Rezeknes Augstskola, 2015. P. 124–127.

Khabarov Yu. G. Use of nitric acid for determination of lignosulfonates, *Russian Journal of Applied Chemistry*. 2004. Vol. 77. No. 5. P. 858–860.



УДК 574.5

К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона

КАЛИНКИНА
Наталья Михайловна

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
kalina@nwpi.krc.karelia.ru*

КОРОСОВ
Андрей Викторович

*Петрозаводский государственный университет,
korosov@mail.ru*

СЯРКИ
Мария Тагевна

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
MSyarki@yandex.ru*

Ключевые слова:

экспертная система
Онежское озеро
мониторинг
зоопланктон

Аннотация:

Зоопланктон Онежского озера рассматривается как удобный и надежный индикатор состояния озерной экосистемы. В качестве формальной основы для консолидации накопленной информации по биоте Онежского озера предлагается создание экспертной системы для зоопланктона как прототипа интеллектуальной компьютерной среды по всем биотическим компонентам. В этом контексте предлагается пересмотреть организацию мониторинга состояния зоопланктона для увеличения числа и расширения географии отбираемых проб, упрощения и автоматизации процедуры их разборки.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. В. Ильмаст
Рецензент: В. К. Шитиков

Получена: 17 октября 2016 года

Опубликована: 11 апреля 2017 года

Введение

Экспертная система (ЭС) – это программа, заменяющая человека-эксперта. Потребность в ней возникает, когда требуется получить взвешенное обоснованное решение в условиях дефицита, слабой структурированности и большого разнообразия источников исходной информации. К сожалению, для построения однозначных фундаментальных моделей, полноценно описывающих динамику объекта исследований, зачастую не хватает информации. В этой ситуации прогноз состояния природного объекта приходится делать на основе вероятностных или логических методов, аналогичных мышлению специалиста-эксперта.

Главное достоинство любой экспертной системы состоит в попытке воспроизвести мышление эксперта и при этом использовать гораздо больший объем данных и знаний, чем может вместить поле зрения отдельного исследователя. Экспертная система аккумулирует и сохраняет в своей структуре навыки и умения экспертов, строящих и развивающих ее. Роль экспертной системы состоит в том, чтобы рекомендовать то или иное решение выхода из проблемной ситуации. В отношении экологических задач это может быть как текущая оценка состояния природных экосистем, так и прогноз их динамики при том или ином уровне антропогенных воздействий (рубка леса, разработка недр, гидротехническое

строительств и пр.). Значимость построения экспертных систем состоит еще и в том, что имеющаяся информация целенаправленно концентрируется и структурируется, разрабатываются планы по развитию и расширению информационной базы, оптимизации методов ее наполнения и обработки. Например, система REGION, которая на момент создания позиционировалась как экспертная (Костина и др., 2003; Волжский..., 2011), к настоящему времени накопила знания в форме строгих формализованных описаний зависимостей между природными компонентами и тем самым превратилась в полноценную информационную систему (Костина, 2015), обладающую гораздо большим прогностическим потенциалом. В этом ключе создание экспертной системы для Онежского озера мы рассматриваем как средство консолидации накопленных данных и знаний, в том числе с целью осуществления и развития мониторинга его состояния.

К текущему моменту многие компоненты карельских озерных экосистем достаточно хорошо изучены, что позволило сформировать экспертную систему для оценки их состояния и трофического статуса (Меншуткин и др., 2009, 2009а), кроме самых крупных – Онежского и Ладожского озер. Однако в эту систему не был включен зоопланктон вследствие широкой изменчивости исходных данных. Зоопланктон Онежского озера изучается лабораторией гидробиологии (Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН) достаточно давно и с определенной регулярностью, что дает возможность взять эту группу за основу при создании экспертной системы.

В этой связи цель нашей публикации состоит в том, чтобы детально описать этапы работы по созданию диагностической экспертной системы на примере зоопланктона, сформулировать требования к данным и предложить путь оптимизации мониторинга за состоянием зоопланктона.

Материалы

В основу работы положен опыт анализа данных по зоопланктону Онежского озера, полученных в период с 1970 по 2016 г. (Сярки, Куликова, 2012).

Зоопланктон пелагиали Онежского озера достаточно хорошо изучен. Описаны состав и биоразнообразие, численность и биомасса зоопланктона, как основных групп, так и отдельных видов. Изучены пространственное распределение, сезонный ход изменения показателей в годовом цикле и его межгодовые колебания. Описаны основные закономерности трансформации сообщества зоопланктона при воздействии антропогенных факторов (в Кондопожской губе) (Сярки, 2008, 2015; Куликова и др., 1997; Куликова, Сярки, 2004 и др.).

Для показателей состояния зоопланктона характерна высокая пространственно-временная изменчивость. Причинами являются морфометрическая гетерогенность озера, в северо-западной части которого находятся крупные вытянутые заливы (Петрозаводская, Лижемская, Кондопожская губы, Повенецкий залив), а также множество небольших заливов, имеющих северо-западное простирание. Природную гетерогенность физико-химических характеристик экосистемы озера усиливает антропогенный фактор – максимальные концентрации фосфора и органического вещества наблюдаются в наиболее загрязненных Кондопожской и Петрозаводской губах.

Существенное различие в гидрологическом, температурном, физико-химическом режимах в разных районах озера накладывает глубокий отпечаток на тип и характер функционирования живых организмов. Онежское озеро представляет собой холодноводный водоем, в котором сезонная цикличность планктонных сообществ ярко выражена. Основные фенологические фазы развития биоты (начало вегетационного периода, максимальные уровни численности и разнообразия, спад и переход к зимнему состоянию) в разных районах озера протекают в разные календарные даты, что определяется явлением термобара и временным разделением водоема на термоактивную и термоинертную зоны. В период весеннего термобара прогретая вода в заливах более чем на месяц (примерно в середине мая – июне) отделена от более холодной основной водной массы в глубоководной части озера. В этот период в северо-западных заливах накапливаются речные воды, резко изменяются гидрохимические показатели – повышается содержание органических, биогенных, взвешенных веществ. Лишь к середине лета формируется прямая температурная стратификация во всех районах озера. Пелагический планктон обладает ярко выраженной пространственно-временной динамикой, которая отмечается как неоднородность состояния планктона в разных областях акватории, особенно в весенний и раннелетний периоды, и объясняется различными фазами сезонного развития в термоактивной и термоинертной зонах озера. Кроме того, в указанный период ярко проявляется межгодовая изменчивость в сроках прогревания воды и скорости весенней сукцессии планктона.

Высокая пространственная гетерогенность и специфические черты биоты Онежского озера определяют сложность ее изучения и необходимость развития особых подходов к оценке ее

состояния.

Наблюдаемая высокая изменчивость показателей зоопланктона связана с действием сезонных факторов (температура, трофические условия, свет, стратификация и т. д.). Тем не менее существуют предпосылки объяснения как пространственного, так и временного компонентов этой изменчивости (а значит, уменьшения ошибки прогноза). Во-первых, большие размеры и инертность водных масс Онежского озера определяют постоянство условий и однородность сообществ зоопланктона в центральной глубоководной части озера. Во-вторых, сезонная динамика устойчиво воспроизводится от года к году, что позволило формализовать ее в виде модели (Сярки, Чистяков, 2013) и уменьшить неопределенность показателей в годовом цикле, тем самым увеличив их информационную значимость. Эти подходы позволили рассматривать сообщество зоопланктона как весьма информационный показатель для оценки состояния экосистемы озера в его центральной части и крупных губах.

Зоопланктон является важнейшим звеном озерной экосистемы. Его составляют животные, размеры которых различаются на 3–4 порядка. Самые мелкие имеют размеры от 50 мкм (0.050 мм), крупные достигают размеров до 1–1.5 см. В основном зоопланктон пресных вод представлен видами рачков (веслоногие и ветвистоусые) и коловраток.

Зоопланктон является ключевым звеном в системе передачи энергии и органического вещества от продуцентов к высшим трофическим звеньям, в том числе рыбам. Таким образом, он участвует в формировании биоресурсов озера. Так, основную долю уловов (60 %) в Онежском озере составляют планктофаги (Сярки, 2010).

Сообщество зоопланктона Онежского озера – это многокомпонентная сложная система с развитыми связями, обладающая нелинейностью, разномасштабными структурами и процессами. Как центральное звено в трофической сети пелагиали зоопланктон участвует в самоорганизации планктонной системы озера и обеспечивает ее устойчивое функционирование. Сообщества зоопланктона являются регуляторами сукцессионных процессов и проводниками Top-Down и Bottom-Up эффектов в пелагиали озера.

Тесная связь с другими компонентами экосистемы и факторами среды позволяет использовать зоопланктон в качестве индикатора в системе биомониторинга экосистемы озера.

Традиционные методы исследований

Традиционные методы исследования зоопланктона состоят в отборе проб (с помощью планктонной сетки), их фиксации и последующей камеральной обработке. Сохранение единой методической схемы позволяет сравнивать современные данные с материалами 1960–1980-х годов (Зоопланктон Онежского озера, 1972; Куликова, 1982). Для изучения мелкой фракции зоопланктона были использованы другие методы и получены количественные величины, сильно отличающиеся от данных сетных уловов (Куликова и др., 1997).

Схема расположения станций позволяет отразить пространственное распределение показателей зоопланктона (рис. 1) (Сярки, 2010). Точки станций неравномерно распределены по акватории озера и сконцентрированы в Кондопожской и Петрозаводской губах (рис. 1 А) в связи с задачей детально изучать зонирование акваторий от антропогенного воздействия. Вертикальное распределение изучается на стандартных горизонтах (0–5, 5–10, 10–25, 25–50, 50–75, 75–100).

Периодичность отбора проб в период наблюдений была различной (рис. 1 Б). В некоторые годы (1960, 1988, 1989, 1991, 1993, 2016) пробы отбирались с периодичностью по 4–6 раз в год на 6–10 станциях. Чаще проводились одноразовые съемки в различных районах озера с отбором на постоянных 10–15 мониторинговых точках. Сезон отбора проб в этом случае сильно варьировал по годам (май – сентябрь) и определялся финансовыми и людскими ресурсами лаборатории.

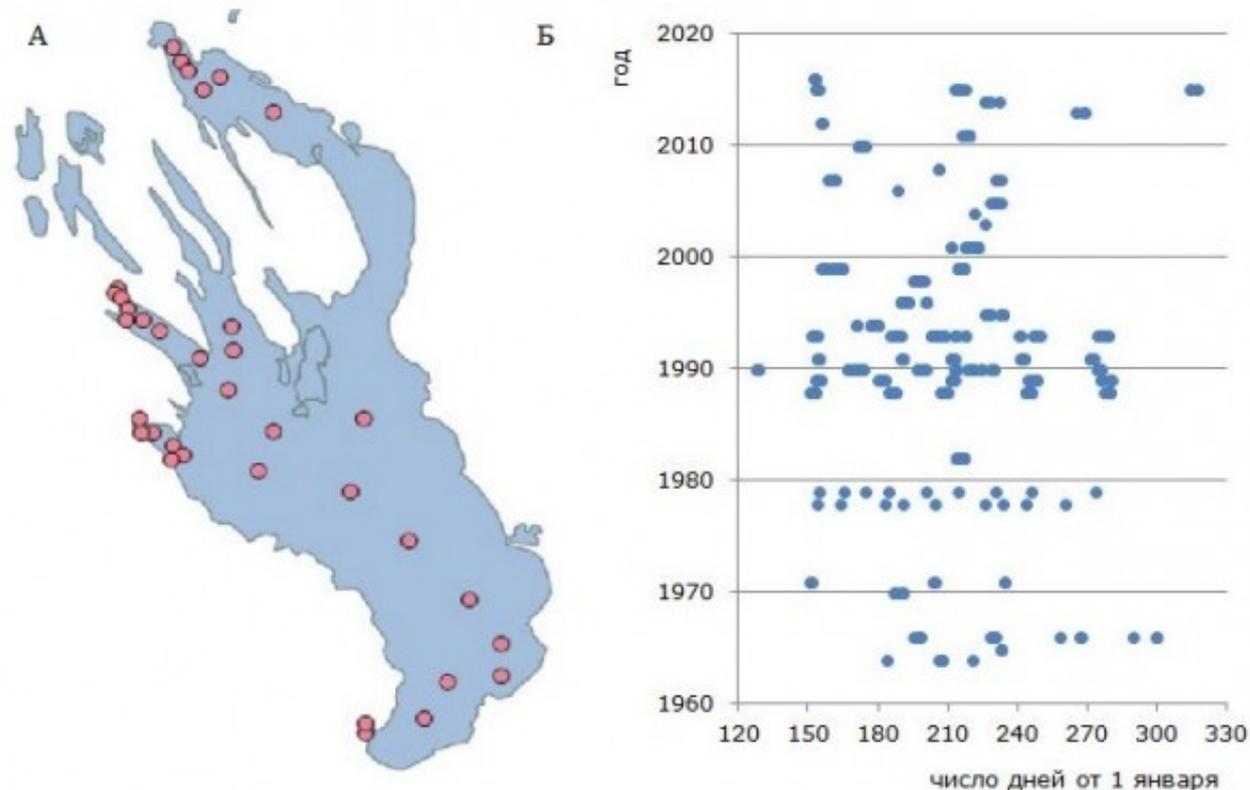


Рис. 1. Места (А) и периодичность (Б) отбора проб на акватории Онежского озера
Fig. 1. Points (A) and sampling periodicity (B) the area of Lake Onega

Пробы фиксировались 4 % формалином, затем проводилась камеральная обработка проб с идентификацией видов (Комплексное гидрохимическое..., 2011). В результате в каждой пробе определялись общие численности и биомассы зоопланктона, количество его основных систематических и трофических групп, половая и размерно-возрастная структура популяций составляющих планктон видов. Всего в зависимости от сезона – 20–40 параметров на каждую пробу, а именно – набор видов, половозрастные группы, их численность и биомасса.

Традиционная классификационная экспертная система ориентирована на получение качественного ответа в терминах «хорошо – плохо» или выбора одного из нескольких заранее определенных вариантов (например, при диагностике заболевания). В арсенал средств экспертных систем входят алгоритмы логических умозаключений из серии посылок (логические решающие правила), а техника самой работы состоит в опросе пользователя по серии вопросов, ответы на которые логически связываются в общее заключение. В основе такой системы лежит множество импликаций (утверждений вида «если..., то...»), связывающих имеющуюся в базе данных информацию с ограниченным числом возможных ответов. В процессе опроса пользователя полученная информация аккумулируется в виде накопления шансов в пользу того или иного варианта решения, а полученный вывод выражает оценки вероятности каждого из них. Развитые экспертные системы для формулирования качественного заключения используют разнообразные алгоритмы обработки количественной информации (построение деревьев классификации и регрессии, исчисление предикатов, байесовский классификатор, логистическая регрессия). Например, экспертная система для оценки трофического статуса озер Карелии, использующая алгоритмы нечеткой логики, основана на частотных таблицах сопряженной встречаемости представителей фауны и флоры. Основной расчетной величиной взята «функция принадлежности», которая принимает значения от 0 до 1 и интерпретируется как численная мера «значимости» импликации.

Упрощенно типичная экспертная система состоит из следующих компонентов (Таунсенд, Фохт, 1990; Джарратано, Райли, 2007 и мн. др.):

- база знаний (база данных, база правил),
- блок приобретения знаний (ввод, обучение),
- управляющий компонент (решатель, интерпретатор),

средства общения с пользователем (оформление запроса, вывод объяснений).
Эта схема легла в основу наших дальнейших построений.

Оригинальные методы исследований

Мы рассматриваем экспертную систему как эффективную стратегию, которая позволяет учесть и формализованно описать эмпирически установленные структурно-функциональные особенности всего комплекса гидробионтов экосистемы Онежского озера.

Ниже будет рассмотрено наше видение путей формирования экспертной системы на примере анализа зоопланктона Онежского озера. Выбор пал всего лишь на одну группу организмов по двум причинам. Если рассматривать все компоненты экосистемы Онежского озера, что можно сразу же утонуть в огромном количестве изучаемых переменных. А наша задача состояла в выработке принципиальных подходов к формализованному представлению имеющихся данных. Кроме того, зоопланктон редко используют при моделировании экосистем, поэтому наше внимание не будет отвлекаться на стереотипные подходы к его описанию. Выбор одного из экосистемных компонентов позволит упростить изложение материала и как можно прозрачнее показать принципы организации планируемой экспертной системы. Это открывает путь для последующего включения в состав экспертной системы других биотических сообществ озера. Кроме того, едва ли не главной задачей является поиск принципиальных путей оптимизации мониторинга состояния как зоопланктона, так и других сообществ озерной экосистемы для уточнения признаков нарушения ее состояния.

Экспертная система включает в себя два главных компонента – блоки модели объекта и блоки экспертной оценки состояния объекта. Сопоставляя результаты моделирования с заранее выработанными критериями «нормы» и «нарушения», получаем оценку текущего состояния зоопланктона (рис. 2).



Рис. 2. Схема экспертной системы
Fig. 2. Scheme of expert system

В соответствии с системным подходом (Коросов, 2002) построение любой «системы» необходимо вести, отталкиваясь от простой конструкции в направлении более полноценной модели путем последовательной дифференциации ее компонентов (в структуре, пространстве и времени), стараясь включить в нее все имеющиеся знание. Такой подход гарантирует изначальную интегрированность и, следовательно, управляемость модельного построения. В рамках экспертной системы модель биосистемы представляет собой «базу знаний»; в свою очередь, создание и развитие модели биосистемы представляет собой процесс «обучения» на основе имеющихся знаний.

Структура базы знаний

Связи между компонентами изучаемой системы описываются моделью динамики зоопланктона, которая основана на состоянии среды обитания (физико-химические компоненты экосистемы) и имеет

выходом оценки его численности. Простейшим вариантом исходной модели зоопланктона можно взять конечный автомат с ограниченным числом дискретных переходов между ясно различимыми состояниями (рис. 3). Условием переходов могут быть определенные уровни таких характеристик среды, как фотопериод, температура, минерализация, органическое загрязнение. Простейшая модель будет состоять из 5 или 7 переходов между 3-5 состояниями в разные сезоны года, одно из которых можно определить как опасное или критическое.

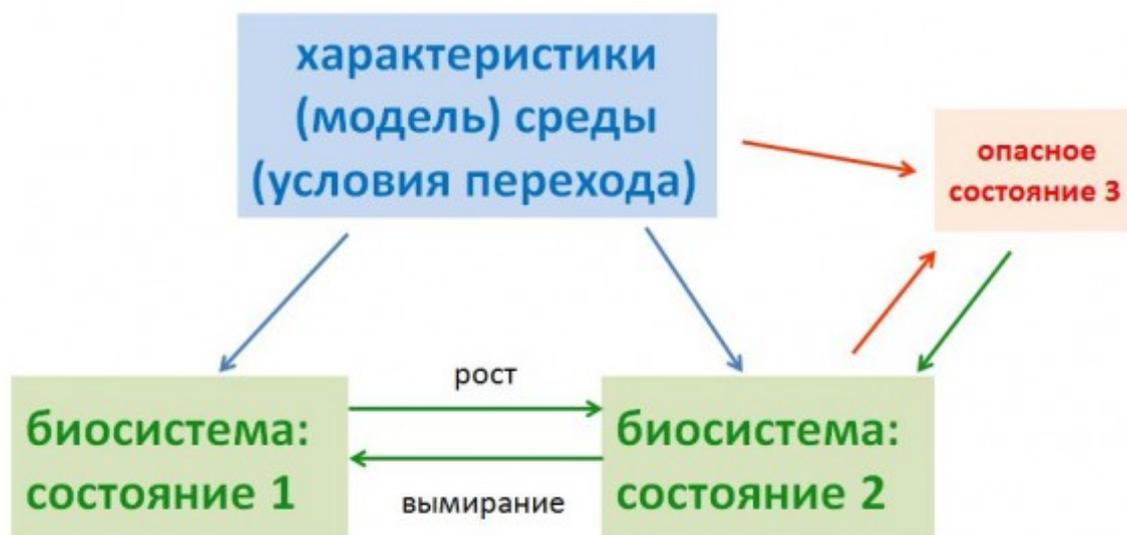


Рис. 3. Простейшая модель биосистемы в виде конечного автомата
Fig. 3. Simplest model of biosystem as a finite state machine

Таким образом, результат работы автомата будет определяться текущим уровнем абиотических и антропогенных факторов. В экспертной системе, основанной на такой модели, важнейшим моментом оказывается определение границы «нормы» и «патологии» состояния зоопланктона. Идти к этой оценке можно бесконечно долго, однако для грубой дискретной модели эта граница очевидна. Для загрязняемых акваторий Онежского озера летняя биомасса зоопланктона выше 2 г/куб. м говорит о серьезных физико-химических отклонениях в составе воды. Применяя такую модель к конкретному составу воды, можно сразу получить оценку состояния зоопланктона.

Развитие (дифференциация) базовой модели в пространстве состоит в разбиении всего водного пространства (акватории) Онежского озера на крупные блоки, в каждом из которых выполняется самостоятельное моделирование динамики зоопланктона. Важнейший вопрос, который при этом придется решать, это размер (площадь, объем) таких блоков (камер), т. е. по существу вопрос о репрезентативности отдельных проб, возможностях экстраполяции точечных оценок на площади акватории. Результатом этого этапа станет карта акватории, на которую наносятся меняющиеся по сезонам параметры состояния. Первоначально ячейки могут рассматриваться изолированно, а в дальнейшем будут объединены связями переноса в общую камерную модель (это необходимо, например, для имитации распространения физико-химических водных компонентов – температуры, загрязнителей и пр.). При этом не обойтись без вертикальной стратификации для учета явлений осаждения (Литвинова, Коросов, 1998).

Развитие (дифференциация) базовой модели во времени состоит в разбиении времени жизни модели на периоды (сезоны, фенофазы). Простейший вариант – оценка состояния группы в отдельный (летний) сезон. Учитывая высокую скорость репродукции популяций этой группы, сложно построить модель с учетом преемственности поколений. Выходом может быть, видимо, реконструкция динамики численности в отдельном блоке и использование всего этого ряда (например, из 4-5 значений для отдельных фенофаз) при сравнении с другими рядами из других частей акватории. Очевидно, что в отдельные сезоны состоянию «норма» будут соответствовать разные уровни численности. Это значит, что оценка отклонений от «нормы» зоопланктона в данной части акватории будет более полноценной, если сравнивать не единичные значения, а их наборы, представляющие сезонную динамику. Другой,

более важный аспект развития модели во временном плане – это реконструкция многолетней динамики на фоне изменения климатических условий (Филатов и др., 2014) и антропогенной нагрузки (Калинкина и др., 2016). Для реализации этих моделей и построения прогнозов по ним необходимо составить карты распространения ключевых физико-химических компонентов экосистемы по годам. Зная положение дел (Крупнейшие озера-водохранилища..., 2015), необходимо построить имитационные реконструкции распределения указанных компонентов по акватории, а также прогноз такого распределения на следующие годы.

Структурное развитие (дифференциация) базовой модели будет иметь два аспекта. Очевидно, что должно быть выполнено раздельное моделирование динамики отдельных компонентов зоопланктона (трофических и таксономических групп). В качестве метрик могут выступать как преобразованные оценки численности групп, так и полученные на их основе экологические индексы. Не менее очевидно, что безусловные переходы конечного автомата из одного состояния в другое придется сделать вероятностными с использованием, например, байесовской формулы. Поскольку вероятность смены состояний может определяться широким спектром факторов (как внешних абиотических, так и внутренних биотических), значит для их учета необходимо рассчитывать накопление шансов сменить состояние. Байесовский подход предполагает независимость частных вероятностей (Баженов, 2016а), что для биологических систем неправдоподобно и не позволяет оценить степень участия каждой переменной в выборе (Гублер, 1978). Возможно, придется апробировать новый подход, учитывающий зависимость внешних обстоятельств при расчете вероятностей выбора, – метод MaxEnt (Баженов, 2016). На этом пути, вероятно, полезными окажутся традиционные статистические методы оценки апостериорной принадлежности объекта к той или иной группе – методы логистической регрессии (Шитиков и др., 2003; Леонов, 2016), дискриминантный анализ, нейронные сети и пр. Однако уже имеющийся опыт (Сярки, Чистяков, 2013) говорит о том, что при столь широкой изменчивости и, следовательно, очевидной неточности оценок численности зоопланктона не следует рассчитывать на то, что точные статистические методы позволят уточнить исходно неопределенные оценки.

Обобщая изложенные подходы, видится следующая композиция экспертной системы. В ее основе лежит камерная модель перехода между состояниями (например, зоопланктона), распространенная на всю акваторию и на все годы исследований. Переход из одного состояния в другое осуществляется по вероятностной матрице переходов, составленной при исследовании связей между зоопланктоном и условиями обитания. Для выполнения таких переходов во всех ячейках модели предварительно строится карта (камерная модель: ячейки акватории связаны функциями переноса) уровней физико-химических характеристик воды акватории. Результатом наложения модели смены состояний зоопланктона на модель переноса компонентов воды выступает карта пространственного распределения состояний зоопланктона. Сопоставляя карту с заранее принятыми критериями «нормы» и «нарушения», получаем карту зон обычного и аномального состояния зоопланктона. В данном случае роль экспертной системы состоит в целесообразной интеграции имеющихся знаний и выработке критериев «нормы» для состояний зоопланктона.

Очевидно, что в процессе расширения и углубления экспертной системы будут меняться как полнота информации, так и алгоритмы формирования знаний и принятия решений (такова, например, динамика экспертной системы по озерам Карелии – Чухарев, 2011).

Выбор числа решений

Перед планируемой экспертной системой будет стоять один вопрос – оценить в качественных категориях состояние экосистемы на данной акватории Онежского озера по показателям зоопланктона. В отношении зоопланктона предлагаемая экспертная система призвана давать оценку вероятности одного из двух альтернативных решений – «состояние нативное», «состояние нарушенное». С ростом числа гидробиологических, гидрохимических, гидрофизических и пр. объектов, включенных в экспертную систему, количество классов возможных решений может возрасти или же она может обрести несколько блоков принятия разного числа решений. Учитывая ограниченный объем информации по динамике численности зоопланктона, указанный вопрос должен быть ориентирован на годовой отрезок времени, а именно: «Каков характер динамики зоопланктона (в данной части акватории озера) в данном году: естественный или нарушенный?» Вопрос о том, что следует считать «естественным» состоянием, можно решить, используя имеющиеся материалы гидрохимических и гидробиологических исследований, выполненных в разных областях Онежского озера – как в загрязненных акваториях, так и не испытывающих антропогенной нагрузки. Нами уже выполнены описания зоопланктона Онежского озера по районам, а именно, среднемноголетнее его состояние, даны оценки межгодовых колебаний,

экспертные оценки сильных отклонений от среднееголетнего хода кривых и выяснение их причин (вынос сточных вод, изменение термического режима и т. д.) (Геоэкологические закономерности..., 2012; Биогеохимические критерии..., 2016).

Основой для таких сравнений может выступить модель «типичной» посуточной динамики и распределения вокруг нее оценок численности зоопланктона Онежского озера, полученной методами взвешенного сглаживания (Сярки, 2013), а также с помощью аппроксимации заданной функцией многолетних рядов данных (Сярки, Чистяков, 2013). Степень отклонения данных от модели может быть выражена количественно, в том числе в вероятностных показателях, и стать критерием «нормы» и «экстремальности» состояния зоопланктона.

Рассмотренные процедуры могут служить только прологом для собственно работы эксперта, который дает заключение о «нормальности» состояния биосистемы. В первом варианте экспертная система будет ориентироваться на мнение эксперта (в случае с зоопланктоном – М. Т. Сярки) о критериях отнесения того или иного состояния данного компонента экосистемы к норме.

Алгоритм принятия решений

В простейшем варианте экспертная система призвана дать рассматриваемому состоянию зоопланктона одну из двух оценок: «хорошо» или «плохо».

Более развитая формулировка проблемы состоит в том, чтобы для конкретного набора характеристик природного объекта оценить вероятность его принадлежности к тому или иному классу. Эта процедура *классификации* состоит в поочередной обработке предоставленных данных по ранее построенным правилам и получении вероятностного ответа на вопрос.

В отношении биологических объектов обычно используются следующие процедуры разнесения объектов по заранее заданным классам с использованием количественных и качественных характеристик: дискриминантный анализ, нечеткая логика, байесовский классификатор, логистическая регрессия, метод максимума энтропии, искусственные нейронные сети и пр. В нашем случае дискриминантный анализ не подходит, поскольку, во-первых, распределение изучаемых характеристик не соответствует нормальному, во-вторых, используются не только количественные показатели, в-третьих, результат выдается в виде непрерывной величины, а не в форме рекомендаций (вероятности) для выбора альтернативы (Мурадов, 2011; Бабушкин, 2016). Методы нечеткой логики ориентированы на анализ взаимозависимости нескольких метрик (Круглов и др., 2001; Меншуткин и др., 2009; Паклин, 2016) и вполне могут быть уместны в многокомпонентной экспертной системе. Структура же имеющихся данных такова, что из числа существенных общих факторов, влияющих на зоопланктон, можно назвать лишь сумму накопленных температур в весенний период, задающих всего две градации существенно различных типов динамики зоопланктона – «ранняя весна» и «типичная весна». Для таких ограниченных данных применять аппарат нечеткой логики представляется избыточным. Использование нейронных сетей в нашем случае вряд ли будет эффективно, поскольку для их построения, как правило, требуются большие объемы исходной информации (чем мы не располагаем), а векторы «нагрузок» для учитываемых переменных не несут биологического смысла. Точные прогнозы могут быть получены и с использованием методов бутстреп-агрегирования деревьев: бэггинга (bagging) (Шитиков, Мастицкий, 2017).

Байесовский классификатор прост в использовании, однако, во-первых, он предполагает независимость изучаемых характеристики, во-вторых, оценивает вероятность решения с помощью обратного преобразования отношения шансов и поэтому может накапливать ошибку, а также не позволяет оценить степень участия каждой переменной в диагнозе (Гублер, 1978; Баженов, 2016). Классификация методом логистической регрессии (Шитиков и др., 2003; Леонов, 2016) и методом максимальной энтропии (Баженов, 2016) строится с учетом возможной зависимости между изучаемыми переменными, выдает вероятностные оценки для каждого из альтернативных решений.

Базы данных

В основу работы положена база данных по зоопланктону Онежского озера (Сярки, Куликова, 2012), которая содержит первичные данные обработки 1300 проб на 425 станциях с 1988 г. по настоящее время (формат – таблица MS Excel, объем 10 Мб). База содержит информацию об организмах зоопланктона, об их таксономической принадлежности, поле, возрасте и количестве в пробе, всего 47 тыс. строк; все данные имеют пространственно-временную привязку: дату и координаты места отбора проб.

Число и состав учитываемых характеристик определяется наличными данными. Поскольку по

категориям «хорошо – плохо» классифицируется такой объект, как годовая динамика численности зоопланктона, рассмотрим набор ее характеристик. Сезонная динамика зоопланктона характеризуется многократным изменением численности, следовательно, корректно сопоставлять можно только значения для конкретных фаз сезонного цикла. Например, можно отдельно говорить про 4 фазы естественной периодизации для зоопланктона (Сярки, 2013). Динамика зоопланктона во многом определяется температурными и трофическими факторами среды, в силу чего в отдельные годы сходные фазы динамики смещаются по времени. Следовательно, актуальна разработка метода выделения сезонных фаз (Сярки, 2013; Сярки, Фомина, 2014). Поскольку в течение года соотношение отдельных групп зоопланктона изменяется, исходный массив может быть представлен четырьмя систематическими группами (коловатки, веслоногие, ветвистоусые, каляноиды) и двумя-тремя индикаторными видами. Таким образом, состояние зоопланктона для отдельного года будут представлять 6 характеристик (6 пар распределений). Значения этих характеристик – единицы обилия. В практике гидробиологических исследований бытуют численность, биомасса, комплексные показатели на их основе (Шитиков и др., 2003). Кроме того, в экспертных системах часто используются условные показатели, назначенные конкретным значениям по заранее разработанным шкалам, например показатели «принадлежности», «информационной значимости» (Меншуткин и др., 2009), «желательности» (Адлер и др., 1976), «относительной важности» (Саати, Кернс, 1991) и др.

Многие из полезных характеристик можно почерпнуть из Интернета. Для Онежского озера в открытом доступе есть данные по температуре, количеству органического вещества, взвесей (ESA, 2016; GRHSST, 2016), концентрации хлорофилла (Plymouth marine laboratory, 2016). Используя материалы сайтов, можно получить временные ряды для этих показателей за последние 10–20 лет. Важно отметить, что получение данных с указанных сайтов можно прописать как внутренние процедуры экспертной системы, что позволит не хранить, но непосредственно получать актуальные данные.

Помимо физико-химических факторов, в систему должны быть включены пространственные географические данные – координаты точек отбора проб, модельные карты акваториальных зон распространения изученных гидрологических процессов (Сярки, 2010), в том числе внешние данные с указанных сайтов. Среда ГИС дает возможность не только ввести в анализ географические характеристики объектов, но также выполнить пространственную экстраполяцию прогнозных оценок, наглядно показав зоны благополучия и нарушения естественных экологических процессов (Коросов, 2006).

Пополнения баз данных: практика мониторинга состояния зоопланктона

Развитие предлагаемой экспертной системы видится в существенном расширении базы фактических данных по зоопланктону. Достичь это можно, модифицировав практику выполнения мониторинга, а именно – резко увеличить количество собираемых проб – географически и хронологически, отказаться от видовой диагностики, перейти на автоматизированные методы распознавания при разборе проб. Увеличение числа отбираемых проб возможно при использовании (аренда, подряд) современных высокоскоростных катеров, широко применяемых сейчас для троллинга во всех частях Онежского озера. Возможна организация отбора проб со специальных, рейсовых и туристических, судов, выполняющих маршруты по акватории Онежского озера (как это делают зарубежные коллеги на пароме Балтийского моря).

Разбор части проб для выполнения экстренных задач мониторинга можно существенно упростить, проводя определение только основных групп, составляющих зоопланктон, и некоторых индикаторных видов (например, *Daphnia cristata*). Для ускоренной разборки большого числа проб по упрощенной методике можно привлекать исполнителей из числа сотрудников других подразделений КарНЦ РАН. Кроме того, можно воспользоваться системами распознавания фотографий проб, аналогичными распознаванию паразитов при клинических медицинских исследованиях (iMICROTEC, 2016). Для исследования размерных фракций сестона и планктона и поведения в нем движущихся организмов зоопланктона возможно применение цифрового голографического прибора, разработанного в Физико-техническом институте Петрозаводского государственного университета (Ekinov et al., 2010; Ипатов и др., 2015). Прибор позволяет измерять амплитуду и фазу оптической волны в произвольном сечении объема измерения без необходимости какого-либо сканирования. За счет этого достигается большая глубина резкости, на порядок превышающая значения, характерные для обычного микроскопа с такой же разрешающей способностью, в результате чего оказывается возможным измерить координаты и форму объектов в объеме и в динамике.

Программная реализация

Интерфейс экспертной системы проще всего представить как web-сайт и создать на языке Java (Java, 2016). Ведение баз данных можно также написать на языках Java или R (The R..., 2016). Организовать источник картографических данных для ГИС (карты, снимки, статистические поверхности) можно в среде QGIS (Коросов, Зорина, 2016), однако выполнять считывание географической информации с подготовленных подложек следует в среде R. Программы для расчетов следует написать на R и оформить как встроенные процедуры. В среде программирования R (The R..., 2016) реализованы все необходимые процедуры обработки данных (Мастыцкий, Шитиков, 2014; Jurka, Tsuruoka, 2013; Шитиков, Мастыцкий, 2017).

Обсуждение

Наиболее интересный и наиболее сложный вопрос организации экспертной системы по зоопланктону состоит в необходимости учитывать изменчивость этой группы в контексте сезонной динамики условий обитания. Иногда проблема оценки взаимной зависимости компонентов экосистем карельских озер (Меншуткин и др., 2009) решается с помощью перекрестной таблицы частот совместной встречаемости, т. е. как обобщение статичной информации. В другом варианте (Волжский бассейн, 2011) для выражения зависимости планктона от факторов среды приняты многомерные и эволюционные методы, поскольку объемы накопленной информации позволяют выполнять строгий количественный анализ этой зависимости. В нашем случае есть возможность учесть изменение объекта во времени, но информация весьма фрагментарна. Таким образом, стоит задача восстановления информации (передача данных) для целей классификации состояний. Решение проблемы сопряжения динамических рядов откроет дорогу для включения в экспертную систему других биотических и абиотических компонентов озерной экосистемы.

Заключение или выводы

1. Зоопланктон рассматривается как удобный и надежный индикатор в системе биомониторинга состояния пелагического планктона и экосистемы озера в целом.
2. Предлагаются принципы консолидации накопленной информации по зоопланктону Онежского озера в форме экспертной системы с целью оптимизации мониторинга состояния зоопланктона и озерной экосистемы в целом.
3. Предлагается реорганизация мониторинга зоопланктона в направлении роста его масштабыности: увеличение числа проб, расширение географии и упрощение процедуры разбора проб, в том числе путем ее автоматизации.

Библиография

Адлер Ю. П., Макарова Е. В., Грановский Ю. В. Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий [Planning experiment in searching optimal conditions]. М.: Наука, 1976. 280 с.

Бабушкин Э. Когда дискриминантный анализ предпочтительней логистической регрессии [When discriminant analysis is preferred to logical regression] // [Блог про HR-аналитику](http://edwvb.blogspot.ru/2014/02/chem-diskriminantnyjj-analiz-predpochtitelnyjj-logisticheskoyj-regressii.html). URL: <http://edwvb.blogspot.ru/2014/02/chem-diskriminantnyjj-analiz-predpochtitelnyjj-logisticheskoyj-regressii.html> (дата обращения 26.05.2016).

Баженов Д. Классификация методом максимальной энтропии [Classification using the method of maximum entropy]. URL: <http://bazhenov.me/blog/2013/04/23/maximum-entropy-classifier.html> (дата обращения 26.05.2016).

Баженов Д. Наивный байесовский классификатор [Naïve Bayes classifier]. URL: <http://bazhenov.me/blog/2012/06/11/naive-bayes.html> (дата обращения 26.05.2016а).

Биогеохимические критерии состояния экосистемы Онежского озера и ее устойчивости к антропогенному воздействию [Biogeochemical criteria of Lake Onega ecosystem condition and its sustainability to anthropogenic impact]: Отчет о научно-исследовательской работе ИВПС КарНЦ РАН. № гос. регистрации 01201362240. Петрозаводск, 2016. 267 с.

Калинкина Н. М. , Коросов А. В. , Сярки М. Т. К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 117–132. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5864

Волжский бассейн. Устойчивое развитие: опыт, проблемы, перспективы [The Volga basin. Sustainable development: experience, problems, prospects] / Под ред. Г. С. Розенберга. М.: Институт устойчивого развития Общественной палаты Российской Федерации; Центр экологической политики России, 2011. 104 с.

Геоэкологические закономерности устойчивого функционирования крупных озер и водохранилищ Северо-Запада России [Geoeological regularities of sustainable functioning of large lakes and water-bodies in the north-west of Russia]: Отчет о научно-исследовательской работе ИВПС КарНЦ РАН. Т. 2. № гос. регистрации 01201001300. Петрозаводск, 2012. 489 с.

Гублер Е. В. Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов [Computating methods of analysis and recognition of pathologic processes]. Л.: Медицина, Ленинградское отд-ние, 1978. 296 с.

Джарратано Дж., Райли Г. Экспертные системы: принципы разработки и программирование [Expert systems: principles of development and programming]. М.: ООО «И. Д. Вильямс», 2007. 1152 с.

Зоопланктон Онежского озера [Zooplankton of Onega Lake]. Л.: Наука, 1972. 327 с.

Ипатов А. А., Бахмет И. Н., Екимов Д. А., Кулдин Н. А. Автоматическая система раннего оповещения об экологической опасности на водоемах и ее апробация [Automatic sistem of early announcement in water-bodies and its approbation] // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2015. № 12. С. 80–86.

Калинкина Н. М., Сидорова А. И., Полякова Т. Н., Белкина Н. А., Березина Н. А., Литвинова И. А. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия [Reducing the number of deep-water macrozoobentos in Lake Onega in the conditions of multifactor impact] // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 47–68. DOI: [10.15393/j1.art.2016.5182](https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.5182).

Комплексное гидрохимическое и биологическое исследование качества вод и состояния водных и околоводных экосистем [Complex gydrochemical and biological investigation of water quality and the condition of water wet-land ecosistems]: Метод. руководство. Ч. 1. Полевые исследования / Под ред. Т. И. Моисеенко. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2011. 128 с.

Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии) [Simulation in the MS Excel environment (by examples from ecology)]. Петрозаводск, 2002. 212 с.

Коросов А. В., Зорина А. А. Экологические приложения Quantum GIS [Ecological application of Quantum GIS]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 210 с.

Коросов А. В., Коросов А. А. Техника введения в ГИС: Приложение в экологии [Technology of introduction to GIS: application in ecology]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 186 с.

Костина Н. В. Информационная система Region: 25 лет развития и практического применения [Informetion system Region: 25 years of development and practice] // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 4. С. 115–124.

Костина Н. В., Розенберг Г. С., Шитиков В. К. Экспертная система экологического состояния бассейна крупной реки [Expert system of ecological condition of the large river basin] // Известия Самарского НЦ РАН. 2003. Т. 5. № 2. С. 284–294.

Круглов В. В., Дли М. И., Голунов Р. Ю. Нечеткая логика и искусственные нейронные сети. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2001. 201с.

Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада Европейской части России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях [Largest lakes-water reserves in the north-west of European part of Russia: present condition and ecosystem changes at climatic and

Калинкина Н. М. , Коросов А. В. , Сярки М. Т. К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 117–132. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5864

anthropogenic impacts]. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 375 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон залива Большое Онего и его продуктивность [Zooplankton of the Great Onego Lake and its productivity] // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л.: Наука, 1982. С. 130–155.

Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера [Zooplankton a a component of Lake Onega ecosystem]. Петрозаводск, 1997. 112 с.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Влияние антропогенного евтрофирования на распределение зоопланктона в Кондопожской губе Онежского озера [Influence of anthropogenic eutrofication on zooplankton distribution in Kondopozhsraya bay of Lake Onega] // Водные ресурсы. 2004. Т. 31. № 1. С. 91–97.

Леонов В. П. Логистическая регрессия в медицине и биологии [Logistic regression in medicine and biology] // Биометрика. URL: www.biometrika.tomsk.ru/logit_1.htm (дата обращения 26.05.2016).

Литвинова И. А., Коросов А. В. Имитационное моделирование распространения сточных вод КЦБК в Кондопожской губе Онежского озера [Simulation modeling of wastewater distribution in the KPPMK in the Kondopoga Bay of Lake Onega] // Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия / Всерос. совещ. и выездная научная сессия. Апатиты, 22–25 июня 1998 г. Апатиты, 1998. С. 116–118.

Мастицкий С. Э., Шитиков В. К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. [Statistic analysis and vizualization of data using R.]. 2014. URL: <http://r-analytics.blogspot.com> (дата обращения 26.05.2016).

Меншуткин В. В., Филатов Н. Н., Потахин М. С. Разработка экспертной системы «Озера Карелии». Ч. 1. Порядковые и номинальные характеристики озер [Development of expert system «Lakes of Karelia»] // Водные ресурсы. 2009. Т. 36. № 2. С. 160–171.

Меншуткин В. В., Филатов Н. Н., Потахин М. С. Разработка экспертной системы «Озера Карелии». Ч. 2. Классификация озер [Development of expert system: Lakes of Karelia] // Водные ресурсы. 2009а. Т. 36. № 3. С. 300–311.

Методика комплексного гидрохимического и биологического исследования качества вод и состояния водных и околоводных экосистем: методическое руководство. Ч. 1. Полевые исследования [Technology of complex hydrochemical and biological investigation of water quality and wet-land ecosystems] / Под. ред. Т. И. Моисеенко. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2011. С. 63.

Мурадов Д. А. Logit-регрессионные модели прогнозирования банкротства предприятий [Logit-regression models of prognosing enterprize banqroptsy] // Труды РГУ нефти и газа им. И. М. Губкина. 2011. № 3 (264). С. 160–172.

Паклин Н. Математические основы нечеткой логики [Matematical fundamentals of fuzzy logic] // Научная библиотека по физике и новым технологиям. URL: <http://bourabai.ru/tpoi/fuzzy.htm#5> (дата обращения 26.05.2016).

Паклин Н. Нечеткая логика — математические основы [Fuzzi logic - mathematical fundamentals] // BaseGroup Labs. URL: <https://basegroup.ru/community/articles/fuzzylogic-math> (дата обращения 26.05.2016).

Саати Т., Кернс К. Аналитическое планирование. Организация систем [Analitical planning. System organization]. М.: Радио и связь, 1991. 224 с.

Сярки М. Т. Оценка рыбопродуктивности по состоянию кормовой базы. Зоопланктон [Assessment of fish productivity on the condition of food supply] // Биологические ресурсы Онежского озера. Петрозаводск, 2008. С. 54–67.

Калинкина Н. М. , Коросов А. В. , Сярки М. Т. К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 117–132. DOI: [10.15393/j1.art.2017.5864](https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.5864)

Сярки М. Т. Зоопланктон // Онежское озеро: Атлас [Zooplankton. Lake Onega. Atlas] / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 117–119.

Сярки М. Т. Как долго длится лето для зоопланктона Онежского озера? [How long is the summer for zooplankton in Lake Onega?] // Принципы экологии. 2013. № 4. С. 70–75. DOI: [10.15393/j1.art.2013.2781](https://doi.org/10.15393/j1.art.2013.2781).

Сярки М. Т. Оценка современного состояния экосистемы Онежского озера по гидробиологическим показателям и устойчивости функционирования водных сообществ. Зоопланктон [Assessment of Lake Onega ecosystem condition on hydrologic indicators and susceptibility functioning water communities] // Крупнейшие озера-водохранилища северо-запада европейской территории России. Современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 121–127.

Сярки М. Т., Куликова Т. П. «Зоопланктон Онежского озера». База данных [Zooplankton of Lake Onega. Database]. Рег. номер 2012621150 (9/11/2012). Правообладатель Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU).

Сярки М. Т., Чистяков С. П. О применении метода ортогональных расстояний для моделирования сезонной динамики планктона Онежского озера [On the application of the method of orthogonal distances for modelling seasonal dynamics of plancton in Lake Onega] // Экология. 2013. № 3. С. 234–236.

Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю. Особенности сезонных явлений в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера [Features of seasonal phenomena in zooplankton in Petrozavodskaya bay of Lake Onega] // Принципы экологии. 2014. Т. 3. № 3. С. 36–43. DOI: [10.15393/j1.art.2014.3682](https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3682).

Таунсенд К., Фохт Д. Проектирование и программная реализация экспертных систем на персональных ЭВМ [Design and software implementation of expert systems on personal computers]. М.: Финансы и статистика, 1990. 320 с.

Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Влияние изменений климата на экосистемы озер севера Европейской территории России [Climat influence on ecosystems in lakes of the North of European part of Russia] // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического института. № 34. СПб.: РГГМУ, 2014. С. 49–55.

Чухарев А. Л. Развитие экспертной системы «Озера Карелии» [Development of expert system Lakes of Karelia] // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана: Материалы IV Школы-конференции молодых ученых с международным участием (26–28 августа 2011 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 261–262.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации [Quantitative hydroecology: methods of systemic identification]. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Library/Book1/Content0/Content0.htm> (дата обращения 26.05.2016).

Шитиков В. К. , Мاستицкий С. Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. Электронная книга. 2017. 351 с. URL: <https://github.com/ranalytics/data-mining> (дата обращения 23.03.2017).

Шурига Л. 6 простых шагов для освоения наивного байесовского алгоритма (с примером кода на Python) [Six simple steps of acquisition of naïve Bayes algorithm] // DataReview. URL: <http://datareview.info/article/6-prostyih-shagov-dlya-osvoeniya-naivnogo-bayesovskogo-algoritma-s-primerom-koda-na-python/> (дата обращения 26.05.2016).

Калинкина Н. М. , Коросов А. В. , Сярки М. Т. К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 117–132. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5864

iMICROTEC. URL: <http://www.imicrotec.com/> (дата обращения 26.05.2016).

Ekimov D., Kaikkonen V., Mäkynen A. Using digital holographic microscopy for 4D tracking of colloid particles. The XII International Conference on Laser Applications in Life Sciences, LALS, June 9–11, 2010, Oulu, Finland, in Proc. SPIE 7376, 737615 (2010). DOI: [10.1117/12.871449](https://doi.org/10.1117/12.871449).

ESA. Climate change initiative. URL: <http://www.esa-sst-cci.org/?q=node/134> (дата обращения 26.05.2016).

GRHSST. Group for High Resolution Sea Surface Temperature. URL: <https://www.ghrsst.org/products-and-services/historical-data-2a/> (дата обращения 26.05.2016).

Java. URL: <https://java.com/> (дата обращения 26.05.2016).

Jurka T. P., Tsuruoka Y. Low-memory Multinomial Logistic Regression with Support for Text Classification. 1.3.3.1. 2013. 13 p. URL: <http://127.0.0.1:22282/library/maxent/html/00Index.html> (дата обращения 26.05.2016).

Plymouth marine laboratory. URL: <https://www.oceancolour.org/portal/> (дата обращения 26.05.2016).

Ray S. 6 Easy Steps to Learn Naive Bayes Algorithm (with code in Python) // Analytics Vidhya. URL: https://www.analyticsvidhya.com/blog/2015/09/naive-bayes-explained/?utm_source=FBPage&utm_medium=Social&utm_campaign=150914 (дата обращения 26.05.2016).

The R Project for Statistical Computing. URL: <https://www.r-project.org/> (дата обращения 26.05.2016).

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-17-00766).

For creating an expert system of Lake Onega: optimization of monitoring the state of the ecosystem on zooplankton indicators

**KALINKINA
Nataliya**

*Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
kalina@nwpi.krc.karelia.ru*

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk state university, korosov@mail.ru

**SYARKI
Maria**

*Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
MSyarki@yandex.ru*

Keywords:

expert system
Lake Onega
monitoring
zooplankton

Summary:

In Lake Onega zooplankton is considered as a convenient and reliable indicator of the state of the lake ecosystem. As a formal basis for the consolidation of the accumulated information on the biota of Lake Onega, it is proposed to create an expert system using zooplankton as a prototype of an intelligent computer environment on all biotic components. In this context, it is proposed to review the organization of monitoring the state of zooplankton to increase the number of samples taken and to expand the geography of sampling as well as to simplify and computerize the sample analysis.

References

- Adler Yu. P. Makarova E. V. Granovskiy Yu. V. Planning experiment in searching optimal conditions. M.: Nauka, 1976. 280 p.
- Babushkin E. When discriminant analysis is preferred to logical regression, [Blog_pro_HR-analitiku](http://edwvb.blogspot.ru/2014/02/chem-diskriminantnyjj-analiz-predpochtitelnyjj-logisticheskoyj-regressii.html). URL: <http://edwvb.blogspot.ru/2014/02/chem-diskriminantnyjj-analiz-predpochtitelnyjj-logisticheskoyj-regressii.html> (data obrascheniya 26.05.2016).
- Bazhenov D. Classification using the method of maximum entropy. URL: <http://bazhenov.me/blog/2013/04/23/maximum-entropy-classifier.html> (data obrascheniya 26.05.2016).
- Bazhenov D. Naïve Bayes classifier. URL: <http://bazhenov.me/blog/2012/06/11/naive-bayes.html> (data obrascheniya 26.05.2016a).
- Biogeochemical criteria of Lake Onega ecosystem condition and its sustainability to anthropogenic impact: Otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote IVPS KarNC RAN. No. gop. registracii 01201362240. Petrozavodsk, 2016. 267 p.
- Chuharev A. L. Development of expert system Lakes of Karelia, Vodnaya sreda i prirodno-territorial'nye komplekсы: issledovanie, ispol'zovanie, ohrana: Materialy IV Shkoly-konferencii molodyh uchenyh s mezhdunarodnym uchastiem (26–28 avgusta 2011 g.). Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2011. C. 261–262.
- Complex hydrochemical and biological investigation of water quality and the condition of water wet-land ecosystems: Metod. rukovodstvo. Ch. 1. Polevye issledovaniya, Pod red. T. I. Moiseenko. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gop. un-ta, 2011. 128 p.
- Ekimov D., Kaikkonen V., Mäkynen A. Using digital holographic microscopy for 4D tracking of colloid particles. The XII International Conference on Laser Applications in Life Sciences, LALS, June 9–11, 2010, Oulu, Finland, in Proc. SPIE 7376, 737615 (2010). DOI: [10.1117/12.871449](https://doi.org/10.1117/12.871449).

ESA. Climate change initiative. URL: <http://www.esa-sst-cci.org/?q=node/134> (data obrascheniya 26.05.2016).

Filatov N. N. Ruhovec L. A. Nazarova L. E. Georgiev A. P. Efremova T. V. Pal'shin N. I. Climat influence on ecosystems in lakes of the North of European part of Russia, Uchenye zapiski Rossiyskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo instituta. No. 34. SPb.: RGGMU, 2014. P. 49–55.

GRHSST. Group for High Resolution Sea Surface Temperature. URL: <https://www.ghrsst.org/products-and-services/historical-data-2a/> (data obrascheniya 26.05.2016).

Geoecological regularities of sustainable functioning of large lakes and water-bodies in the north-west of Russia: Otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote IVPS KarNC RAN. T. 2. No. gop. registracii 01201001300. Petrozavodsk, 2012. 489 p.

Gubler E. V. Computating methods of analysis and recognition of pathologic processes. L.: Medicina, Leningradskoe otd-nie, 1978. 296 p.

Ipatov A. A. Bahmet I. N. Ekimov D. A. Kuldin N. A. Automatic sistem of early announcement in water-bodies and its approbation, Trudy Karel'skogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2015. No. 12. P. 80–86.

Java. URL: <https://java.com/> (data obrascheniya 26.05.2016).

Jurka T. P., Tsuruoka Y. Low-memory Multinomial Logistic Regression with Support for Text Classification. 1.3.3.1. 2013. 13 p. URL: <http://127.0.0.1:22282/library/maxent/html/00Index.html> (data obrascheniya 26.05.2016).

Kalinkina N. M. Sidorova A. I. Polyakova T. N. Belkina N. A. Berezina N. A. Litvinova I. A. Reducing the number of deep-water macrozoobentos in Lake Onega in the conditions of multifactor impact, Principy ekologii. 2016. T. 5. No. 2. P. 47–68. DOI: [10.15393/j1.art.2016.5182](https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.5182).

Korosov A. V. Korosov A. A. Technology of introduction to GIS: application in ecology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2006. 186 p.

Korosov A. V. Zorina A. A. Ecological application of Quantum GIS. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2016. 210 p.

Korosov A. V. Simulation in the MS Excel environment (by examples from ecology). Petrozavodsk, 2002. 212 p.

Kostina N. V. Rozenberg G. S. Shitikov V. K. Expert system of ecological condition of the large river basin, Izvestiya Samarskogo NC RAN. 2003. T. 5. No. 2. P. 284–294.

Kostina N. V. Informetion system Region: 25 years of development and practice, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2015. T. 17. No. 4. P. 115–124.

Kruglov V. V., Dli M. I., Golunov R. Yu. Nechetkaya logika i iskusstvennye neyronnye seti. M.: FIZMATLIT, 2001. 201p.

Kulikova T. P. Kustovlyankina H. B. Syarki M. T. Zooplankton a a component of Lake Onega ecosystem. Petrozavodsk, 1997. 112 p.

Kulikova T. P. Syarki M. T. Influence of anthropogenic eutrofication on zooplankton distribution in Kondopozhsraya bay of Lake Onega, Vodnye resursy. 2004. T. 31. No. 1. P. 91–97.

Kulikova T. P. Zooplankton of the Great Onego Lake and its productivity, Limnologicheskie issledovaniya na zalive Onezhskogo ozera Bol'shoe Onego. L.: Nauka, 1982. C. 130–155.

Largest lakes-water reserves in the north-west of European part of Russia: present condition and ecosystem changes at climatic and anthropogenic impacts. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. 375 p.

Leonov V. P. Logistic regression in medicine and biology, Biometrika. URL: www.biometrika.tomsk.ru/logit_1.htm (data obrascheniya 26.05.2016).

Litvinova I. A. Korosov A. V. Simulation modeling of wastewater distribution in the KPPMK in the Kondopoga Bay of Lake Onega, Antropogennoe vozdeystvie na prirodu Severa i ego ekologicheskie posledstviya, Vserop. sovesch. i vyezdnaya nauchnaya sessiya. Apatity, 22-25 iyunya 1998 g. Atapity, 1998. P. 116-118.

Mastickiy S. E. Shitikov V. K. Statistic analysis and vizualization of data using R.. 2014. URL: <http://r-analytics.blogspot.com> (data obrascheniya 26.05.2016).

Menshutkin V. V. Filatov N. N. Potahin M. S. Development of expert system «Lakes of Karelia», Vodnye resursy. 2009. T. 36. No. 2. C. 160–171.

Menshutkin V. V. Filatov N. N. Potahin M. S. Development of expert system: Lakes of Karelia, Vodnye resursy. 2009a. T. 36. No. 3. C. 300–311.

Muradov D. A. Logit-regression models of prognozning enterprize banroptcy, Trudy RGU nefti i gaza im. I. M. Gubkina. 2011. No. 3 (264). P. 160–172.

Paklin N. Fuzzi logic – matemathical fundamentals, BaseGroup Labs. URL: <https://basegroup.ru/community/articles/fuzzylogic-math> (data obrascheniya 26.05.2016).

Paklin N. Matemathical fundamentals of fuzzy logic, Nauchnaya biblioteka po fizike i novym tehnologiyam. URL: <http://bourabai.ru/tpoi/fuzzy.htm#5> (data obrascheniya 26.05.2016).

Plymouth marine laboratory. URL: <https://www.oceancolour.org/portal/> (data obrascheniya 26.05.2016).

Ray S. 6 Easy Steps to Learn Naive Bayes Algorithm (with code in Python), Analytics Vidhya. URL: https://www.analyticsvidhya.com/blog/2015/09/naive-bayes-explained/?utm_source=FBPage&utm_medium=Social&utm_campaign=150914 (data obrascheniya 26.05.2016).

Rayli G. Expert systems: principles of development and programming. M.: OOO «I. D. Vil'yams», 2007. 1152 p.

Saati T. Kerns K. Analitical planning. System organization. M.: Radio i svyaz', 1991. 224 p.

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydroecology: methods of systemic identification. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Library/Book1/Content0/Content0.htm> (data obrascheniya 26.05.2016).

Shitikov V. K. , Mastickiy P. E. Klassifikaciya, regressiya i drugie algoritmy Data Mining s ispol'zovaniem R. Elektronnaya kniga. 2017. 351 p. URL: <https://github.com/ranalytics/data-mining> (data obrascheniya 23.03.2017).

Shuriga L. Six simple steps of acquisition of naïve Bayes algorithm, DataReview. URL: <http://datareview.info/article/6-prostyih-shagov-dlya-osvoeniya-naivnogo-bayesovskogo-algoritma-s-primerom-koda-na-python/> (data obrascheniya 26.05.2016).

Syarki M. T. Chistyakov S. P. On the application of the method of orthogonal distances for modelling seasonal dynamics of plancton in Lake Onega, Ekologiya. 2013. No. 3. P. 234–236.

Syarki M. T. Fomina Yu. Yu. Features of seasonal phenomena in zooplancton in Petrozavodskaya bay of Lake Onega, Principy ekologii. 2014. T. 3. No. 3. P. 36–43. DOI: [10.15393/j1.art.2014.3682](https://doi.org/10.15393/j1.art.2014.3682).

Syarki M. T. Kulikova T. P. Zooplancton of Lake Onega. Database. Reg. nomer 2012621150 (9/11/2012). Pravoobladatel' Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnyh problem Severa Karel'skogo nauchnogo centra RAN (IVPS KarNC RAN) (RU).

Kalinkina N., Korosov A., Syarki M. For creating an expert system of Lake Onega: optimization of monitoring the state of the ecosystem on zooplankton indicators // Principy èkologii. 2017. Vol. 6. № 1. P. 117–132.

Syarki M. T. Assessment of Lake Onega ecosystem condition on hydrologic indicators and susceptibility functioning water communities, Krupneyshie ozera-vodohranilisha severo-zapada evropeyskoy territorii Rossii. Sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyah. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. P. 121–127.

Syarki M. T. Assessment of fish productivity on the condition of food supply, Biologicheskie resursy Onezhskogo ozera. Petrozavodsk, 2008. P. 54–67.

Syarki M. T. How long is the summer for zooplankton in Lake Onega?, Principy ekologii. 2013. No. 4. P. 70–75. DOI: [10.15393/j1.art.2013.2781](https://doi.org/10.15393/j1.art.2013.2781).

Syarki M. T. Zooplankton. Lake Onega. Atlas, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2010. P. 117–119.

Tausend K. Foht D. Design and software implementation of expert systems on personal computers. M.: Finansy i statistika, 1990. 320 p.

Technology of complex hydrochemical and biological investigation of water quality and wet-land ecosystems, Pod. red. T. I. Moiseenko. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gop. un-ta, 2011. P. 63.

The R Project for Statistical Computing. URL: <https://www.r-project.org/> (data obrascheniya 26.05.2016).

The Volga basin. Sustainable development: experience, problems, prospects, Pod red. G. P. Rozenberga. M.: Institut ustoychivogo razvitiya Obschestvennoy palaty Rossiyskoy Federacii; Centr ekologicheskoy politiki Rossii, 2011. 104 p.

Zooplankton of Onega Lake. L.: Nauka, 1972. 327 p.

iMICROTEC. URL: <http://www.imicrotec.com/> (data obrascheniya 26.05.2016).



УДК 581.9+591.9

Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии

РАВКИН
Юрий Соломонович

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Томский государственный университет,
zm@eco.nsc.ru*

БОГОМОЛОВА
Ирина Николаевна

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
i3335907@mail.ru*

ЦЫБУЛИН
Сергей Михайлович

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
tcs_m_tomsk@mail.ru*

Ключевые слова:

флора
фауна
Северная Евразия
районирование
кластерный анализ
качественная аппроксимация
факторы
оценка связи
информативность представлений

Аннотация:

Приведены результаты кластерного анализа флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии. В общем они подтверждают полученные ранее данные. Однако использование методов непараметрической статистики позволило отвергнуть некоторые из них, а также показать невысокую информативность ряда других заключений, например о значимости Урала и Енисея как рубежей в неоднородности флоры и фауны. Из-за различий в толерантности животных и растений границы, проведенные по растительности, не всегда совпадают с флористическими и фаунистическими. При этом прослежены диагональные смещения по отношению к границам природных зон, связанные с разной реакцией видов на теплообеспеченность территории, особенно на отепляющее влияние Северо-Атлантического течения и в меньшей степени - Тихого океана. Приведены количественные оценки связи флоро-фаунистической изменчивости и основных факторов среды, их сочетаний и общей информативности представлений через учитываемую ими дисперсию сходства комплекса флор и фаун. Показано преобладание широтных изменений теплообеспеченности (зональности) по сравнению с континентальностью (провинциальностью), а также их интегральное влияние.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 08 ноября 2017 года

Введение

В серии предыдущих статей по фаунистическому и флористическому районированию Северной Евразии подведены итоги работ сначала отдельно по всем классам наземных позвоночных, затем по рыбам и круглоротым и, наконец, по всем этим группам вместе (обобщение см. в статье Равкина, Богомоловой, Цыбулина, 2015а), а также по беспозвоночным животным и флоре древесных растений

(Равкин и др., 2014, 2015б). Цель такого анализа и, соответственно, этой статьи, помимо сопоставления вариантов частного районирования, выполненного на одинаковой основе и единым набором подходов и вычислительных средств, – переход к комплексному биотическому районированию. Обычно фаунистическое районирование проводили по отдельным классам животных (Северцов, 1877; Семенов-Тян-Шанский, 1936; Кузнецов, 1950; Мекаев, 1987), а по флоре – чаще в целом и лишь иногда по отдельным группам растений (Курнаев, 1973; Равкин и др., 2015б). Единое фаунистическое районирование проводили на примере отдельных представителей тех или иных классов экспертно-умозрительно (Семенов-Тян-Шанский, 1936), то есть без применения формализованных методов сопоставления и классификации, хотя это вполне корректный подход теоретического обобщения. Лишь в последнее время для решения таких задач применены методы непараметрической статистики (Малышев, 2000; Бобров, Алещенко, 2001; Блинова, Равкин, 2008; Holt et al., 2013), которые способствуют сравнимости полученных результатов. К сожалению, в идеале проведение единого флоро-фаунистического районирования пока невозможно. Для решения этой задачи следовало бы выполнить все варианты районирования после решения всех споров в систематике растений и животных и полного завершения сбора данных по флоре и фауне. Но и после этого провести анализ биоты в целом будет весьма затруднительно, т. к. число видов даже сосудистых растений, а соответственно, и сходство за счет флоры может быть существенно выше, чем беспозвоночных животных, количество видов и разнообразие которых значительно больше, чем позвоночных. Поэтому при объединении повидовых списков закономерности неоднородности флоры подавят специфику изменчивости фауны в случае их несовпадения. Поэтому статью, предлагаемую вниманию читателей, можно рассматривать как опыт использования иного способа объединенного флоро-фаунистического районирования.

Материалы

Материалы, методы и подходы к этим исследованиям изложены ранее в публикациях авторов данной статьи, перечисленных во введении. Алгоритмы классификации и оценки связи с факторами среды и их неразделимыми сочетаниями (природными режимами) тоже опубликованы (Трофимов, 1976, 1978; Равкин и др., 1978; Трофимов, Равкин, 1980; Челинцев, 2000). Территория Северной Евразии (в границах СССР 1991 г.) разделена на 597 участков так, как это сделано в базе данных «Биодат» (<http://www.biodat.ru>). Сведения о встречаемости животных и древесных растений, а также об использованной карте-основе заимствованы из этого портала с уточнениями по источникам, упомянутым в статьях, посвященных вариантам частного районирования (см.: Равкин и др., 2014, 2015б). Общая подборка данных включает показатели встречаемости 2685 видов животных и растений (земноводных – 40 видов, пресмыкающихся – 170, птиц – 734, млекопитающих – 341, рыб и круглоротых – 335, жуков – 529, древесных растений – 536 видов). Выполненное исследование, с нашей точки зрения, достаточно актуально. Подобные работы могут быть использованы, как считают Хольт и др. (Holt et al., 2013), при планировании природоохранных мероприятий.

В данной работе принято следующее допущение. Все таксоны использованной при районировании классификации выделены в том случае, если в каждый из них входит не менее восьми участков. Кластеры с меньшим их числом включены в представительные таксоны того же уровня, с которыми они граничат и максимально сходны.

Методы

Один из возможных выходов из ситуации, описанной во введении, представляет собой следующий способ анализа. Сначала необходимо провести частное районирование по отдельным классам наземных позвоночных, а затем по всей группе этих животных, фауна которых описана достаточно полно. Сведения о распространении беспозвоночных явно недостаточны, поэтому по ним целесообразнее проанализировать какую-нибудь эталонную подборку хорошо изученных видов. Такой группой можно считать хотя бы часть видов жуков. Мы использовали для этого сведения по короедам, немонихидам, ложнослоникам и трубновертам (Равкин и др., 2014; Ravkin et al., 2015). В качестве такой же эталонной флористической группы взяты древесные растения. Эти три подборки условно приняты в качестве равнозначных. Для этого рассчитанные по ним матрицы коэффициентов сходства усреднены. Такой подход показал свою эффективность при совместном анализе почв, морт-, фито- и зоомассы, значения по которым существенно различаются (Равкин и др., 2011). При анализе нашей выборки по флоре и фауне необходимость нормирования соответствующих матриц сходства отпадает, т. к. суммы коэффициентов и, соответственно, «веса» по каждой из них очень близки.

Результаты

При автоматической классификации выявлено восемь подобластей, поэтому объединение их в регионы, как это делали раньше, оказалось нецелесообразным. Половина подобластей разделена на провинции, одна из которых делится еще и на округа (рис. 1). Полная классификация приведена ниже.

Флоро-фаунистическое районирование Северной Евразии

Подобласти

1. Полярно-пустынно-тундровая островная (полярно-пустынных участков 7, тундровых 4);
2. Тундровая материковая кольско-чукотская (тундровых 54, редколесный 1).

Провинции

- 2.1 – Западная (тундровых 16);
- 2.2 – Срединная (тундровых 30, редколесных 1);
- 2.3 – Восточная (тундровых 8).

Подобласти

3. Тундрово-таежная северо-восточная притихоокеанская корякско-камчатская (тундровых 17, редколесных 4, среднетаежных 2);
4. Предтундрово-редколесная большеземельско-колымская (редколесных 69, северотаежных 3).

Провинции

- 4.1 – Западная (редколесных 14, северотаежных 2);
- 4.2 – Северо-восточная (редколесных 42, северотаежных 1);
- 4.3 – Юго-восточная (редколесных 13).

5. Таежно-степная балтийско-амурская подобласть (таежных 167, подтаежных и широколиственностепных 23 и 14, степных и лесостепных 55 и 20, редколесных 3).

5.1 – Северная таежно-степная провинция (северо- и среднетаежных 29 и 62, южно- и подтаежных 19 и 16, горно-таежных 25, лесостепных и степных 6 и 7, редколесных и широколиственностепных 3 и 1).

Округа

5.1.1 – Северо-западный таежный (северо- и среднетаежных 28 и 39, южно- и подтаежных 9 и 1, лесостепных 2);

5.1.2 – Восточный таежный (редколесных 3, таежных 46);

5.1.3 – Юго-западный южнотаежно-подтаежный (южно- и подтаежных 7 и 16, широколиственностепных и лесостепных 1 и 3);

5.1.4 – Срединный таежно-степной (степных 7, лесостепных 1, таежных 6).

Провинции

5.2 – Юго-западная широколиственностепная (степных и лесостепных 31 и 14, широколиственностепных 13, южно- и подтаежных по 2);

5.3 – Срединная степная (степных 11);

5.4 – Юго-восточная таежно-степная (таежных 30, подтаежных и степных 5 и 6).

Подобласти

6. Крымско-кавказская горная (горно-лесных 13, степных 12, полупустынных 4);

7. Таежно-лесная юго-восточная притихоокеанская уссурийско-сахалинско-курильская (средне- и южнотаежных 2 и 8, подтаежных и широколиственных по 2);

8. Пустынно-степная казахстанско-среднеазиатская (пустынных 51, полупустынных 33, степных 25).

Провинции

8.1 – Северо-западная степная (степных 14);

8.2 – Северо-восточная пустынно-полупустынная (полупустынных 9, пустынных 5);

8.3 – Срединная полупустынно-пустынная (пустынных 35, полупустынных 18);

8.4 – Южная полупустынно-пустынно-горностепная (горностепных 13, пустынных 11, полупустынных 6).



Рис. 1. Флоро-фаунистическое районирование Северной Евразии.

Характеристики таксонов см. выше в тексте классификации; границы: 1 – подобластей, 2 – провинций, 3 – округов, 4 – максимальной диагональности

Fig. 1. Floro-faunistic zoning of Northern Eurasia.

Characteristics of the taxa listed above in the text on classification; borders of: 1 – subregions; 2 – provinces; 3 – districts; 4 – maximum diagonality

Анализ зонально-подзональной принадлежности участков предварительного разделения, включенных в таксоны классификации, показывает значительное сходство их с зональным и подзональным делением территории, хотя стопроцентного совпадения состава зон и подобластей по участкам нигде нет. Так, в Полярно-пустынно-тундровой островной подобласти 64 % участков приходится на полярно-пустынные, а остальное – на тундровые. В Тундровой материковой подобласти номинальных (тундровых) участков 98 %, в Тундрово-таежной притихоокеанской их 74 %, а в Предтундрово-редколесной – 96 % редколесных участков. В Таежно-степной подобласти 72 % участков лесной зоны, а степных (если лесостепь считать подзоной степной зоны) – 27 %. Крымско-кавказская подобласть представлена преимущественно горно-лесными и степными участками (45 и 41 %), а юго-восточная притихоокеанская – на 100 % лесными участками. Почти половина Пустынно-степной казахстанско-среднеазиатской подобласти приходится на территорию пустынных участков (47 %), на 30 % это полупустыни, на 23 % степи. Сопоставляя подобный анализ по таксонам частного районирования, можно говорить о большей плавности флоро-фаунистических изменений и большей степени совпадения их с зональными.

Есть еще одна особенность неоднородности общего состава флоры и фауны. При частном районировании отдельно по группам животных и растений четко и в разной степени проявляется диагональность, то есть смещение границ выделяемых таксонов с северо-запада к юго-востоку, причем под разным углом к границам природных зон (с различной дифференциальностью). При комплексном районировании северо-западная диагональная граница в пределах Европы и Западной Сибири смещена к юго-западу и приближается к зональному разделению. В то же время ранее не значимое диагональное смещение в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (в связи с более слабым отепляющим влиянием Тихого океана по сравнению с Атлантическим) при комплексном районировании четко прослеживается вплоть до Забайкалья, хотя в северной части Приохотья из-за горных хребтов южная граница Предтундрово-редколесной подобласти смещена к югу. Провинциальность, определяемая континентальностью и горными массивами, прослежена и при первом формализованном разбиении,

хотя и в виде непредставительных включений. Так, в островной подобласти самая западная и самая восточная части (Земля Франца Иосифа и остров Врангеля) не приняты в качестве самостоятельных подобластей только из-за малой их представительности (соответственно два и один участок). То же самое отмечено и в Тундровой подобласти (Кольский полуостров), но в ней, в отличие от первой подобласти, восточное отклонение уже достаточно представительно и дает основание для выделения отдельной подобласти – Северо-восточной притихоокеанской. В таежно-степной части территории таких подобластей две: Крымско-кавказская на западе и Юго-восточная притихоокеанская на востоке.

Таким образом, можно констатировать наличие четырех широтных флоро-фаунистических полос, примерно соответствующих полярным пустыням, тундрам, предтундровым редколесьям и широтной полосе от северной тайги до северных (луговых) степей. Кроме того, имеются как минимум два клинальных включения – более южных флор и фаун: средиземноморских в Крым и на Кавказ, а на востоке, в юго-восточной притихоокеанской подобласти, японско-китайских флор и фаун в Уссурийский край, на Сахалин и Курилы. Причины этих проникновений – в тепляющем влиянии Средиземноморья на западе и муссонов на юго-востоке. Казахстанско-среднеазиатскую подобласть тоже можно рассматривать как клинальное включение полупустынно-пустынных условий с юга и соответствующей специфичности флор и фаун. Тепляющее влияние Атлантики приводит к диагональному смещению границ с северо-запада на юго-восток, а Тихого океана – с северо-востока на юго-запад. При этом отклонение от этого тренда четко видно в Северном Приохотье из-за влияния горных хребтов Восточной Сибири и Дальнего Востока.

По отношению к карте Г. Д. Рихтера (1964) диагональ юго-восточного смещения сначала отсекает на западе часть южнотаежно-подтаежной полосы, затем восточнее Тулы опускается до границы широколиственно-лесостепной полосы. Далее за Омском диагональная граница пересекает эту полосу и идет почти вдоль границы со степной зоной, слегка заходя в ее северную оконечность. Таким образом, диагональ пересекает с северо-запада на юго-восток три подзональных полосы. Аналогичное смещение с северо-востока на юго-запад от Тихого океана сначала идет по южной границе полосы темнохвойно-лиственничных лесов и редколесий, затем пересекает ее и примыкает к западным таежным елово-березовым редколесьям с тундрами и лугами Забайкалья. Таким образом, и это диагональное смещение тремя ступенями пересекает две природно-географические полосы.

Пространственно-типологическая структура и экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности

На структурном графе флоро-фаунистической изменчивости в Северной Евразии четко прослеживаются два основных тренда (рис. 2).

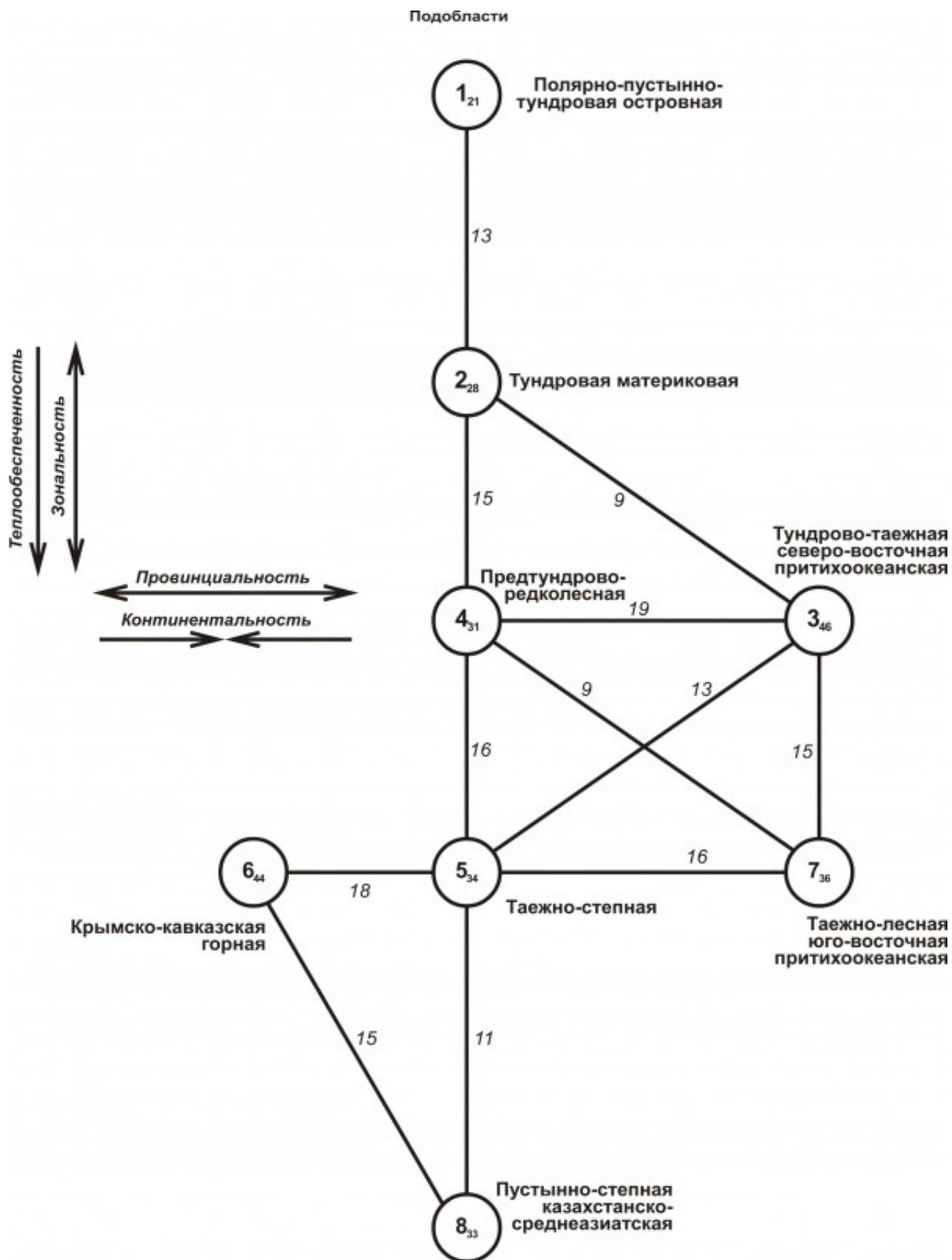


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии на уровне подобласти. Внутри значков приведены номера таксонов классификации (см. в тексте), в виде подстрочного индекса показана величина внутригруппового сходства. Между таксонами обозначена величина межгруппового сходства. Стрелки у перечня основных

структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и флоро-фаунистические тренды

Fig. 2. Spatial-typological structure of the Floro-faunistic heterogeneity of northern Eurasia at the level of subregion. The numbers of the taxa see in the text, a subscript shows the value of intra-group similarity.

Between the taxa the value of intergroup similarity is indicated. The arrows near the list of basic structure-forming environmental factors indicate the direction of increasing their influence and floro-faunistic trends

Первый из них иллюстрирует широтный характер изменений (от полярных до жарких пустынь через тундры, предтундровые редколесья, тайгу, леса, лесостепь и степи). Вторым трендом имеет долготное анклавное простираение, представленное Крымско-кавказской подобластью на юго-западе, а также северо- и юго-восточными притихоокеанскими подобластями на востоке. Первое определяет отепляющая роль Средиземноморья и барьерная защита горными массивами от северного переноса холодных воздушных масс. Второе связано с отепляющим воздействием Тихого океана.

Оценка связи пространственной изменчивости факторов среды с неоднородностью флоры и фауны Северной Евразии

Estimates of correlation between of the spatial variability of environmental factors and floro-faunistic heterogeneity in Northern Eurasia

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Теплообеспеченность (зональность+ провинциальность + поясность)	62
Зональность	50
Провинциальность	20
Островной эффект	4
Высотная поясность	0.6
Все факторы	72
Режимы:	
классификационные	63
структурные	57
Все режимы	70
Все факторы и режимы	83
Районирование*:	
климатическое	42
биогеографическое (биомное)	39
флористическое	33
физико-географическое	27
лесорастиельное	22

Примечание. * - варианты районирования заимствованы из литературы (Флора СССР, 1937; Курнаев, 1973; Udvardy, 1975; Воронов, Кучерук, 1977; Атлас СССР, 1983).

Итак, судя по классификации, можно говорить о влиянии на изменчивость флоры и фауны пяти скоррелированных факторов среды. Все они носят сборный характер, но в итоге могут быть сведены к различиям в теплообеспеченности (таблица). С нею можно связать 62 % дисперсии матрицы коэффициентов флоро-фаунистического сходства. Отдельно зональность и провинциальность учитывают соответственно 50 и 20 % дисперсии. Островной эффект и наличие гор определяют существенно меньшую часть неоднородности из-за относительно небольшой площади островов и горных массивов. Всеми перечисленными факторами можно объяснить 72 % дисперсии сходства, т. е. приращение к влиянию теплообеспеченности составляет по отдельным факторам среды всего 10 % дисперсии. Классификационные и структурные режимы, как неразделимые сочетания факторов, определяют 70 % дисперсии и добавляют к объяснению теплообеспеченностью еще 13 %.

Обсуждение

Биомное (по растительности и животному населению) экспертно-умозрительное деление Палеарктики (Udvardy, 1975; Воронов, Кучерук, 1976) на общей части территории заметно отличается от выполненного нами строго формализованного биотического (флоро-фаунистического) районирования. Если не принимать во внимание частности в местах проведения границ, различия сводятся к следующему. Указанные выше авторы, в отличие от нас, не выделяют полярные пустыни, включая их полностью в тундровый биом. То же следует сказать о предтундровых редколесьях, отнесенных

частично в тундровый или таежный биомы. Территория выделенных ими отдельно летнезеленых широколиственных лесов и степной биом входят в состав Таежно-степной подобласти биотического деления. Остальные биомы с несколько иными границами и названиями примерно совпадают с выделенными нами биотическими провинциями. Таким образом, можно считать, что принципиальные отличия прослеживаются в основном в арктической и субарктической части Северной Евразии и в меньшей степени в юго-западной части Таежно-степной провинции флоро-фаунистического деления. Степной биом при флоро-фаунистическом районировании разделен примерно пополам. Его северная часть (луговые степи) входит в Таежно-степную подобласть, а южная (сухие или настоящие степи) вместе с полупустынями – в Пустынно-степную.

Биотическое районирование этой части Палеарктики в 1.6 раза полнее аппроксимирует матрицу флоро-фаунистической неоднородности, чем биомное разделение. Последнее ближе к зональным представлениям, но, скорее всего, потому, что оно в значительной степени задано авторами, а не выявлено ими в процессе анализа. Результаты фаунистического районирования по позвоночным животным на уровне регионов и флоро-фаунистических подобластей в целом весьма сходны, если не принимать во внимание локальные несовпадения в местах проведения границ. Значимые отличия сводятся к следующему. Предтундрово-редколесная флоро-фаунистическая подобласть разделена по фауне позвоночных между Субарктическим тундровым и Таежно-степным регионами, а Тундрово-таежная притихоокеанская подобласть объединена с последним из них, который включает также часть южнее расположенных полупустынь и северных пустынь, а не только лесостепь и северные степи. Среднеазиатская часть южных пустынь занимает меньшую площадь, образуя по фауне отдельные регион и подобласть. Сихотэ-Алиньский и Сахалино-Курильский фаунистические округа при флоро-фаунистическом делении образуют самостоятельную подобласть так же, как крымско-кавказские округа.

Таким образом, флоро-фаунистическое деление отличается от фаунистического в основном рангом и представительностью ряда таксонов, а также принадлежностью предтундрово-редколесных территорий к двум соседним фаунистическим подобластям и регионам. То есть они не образуют единую подобласть, как при флоро-фаунистическом районировании. Это дает основание утверждать, что дифференциация указанной территории по флоро-фаунистической неоднородности выше, чем по позвоночным, и четче совпадает с зональным делением.

По фауне короедов сходство с результатами флоро-фаунистического районирования очень велико. Отличия в общем сводятся к объединению по короедам в отдельную подобласть территории Тундрово-таежной притихоокеанской флоро-фаунистической подобласти с приохотской частью редколесий, а также отделению фауны Курильских островов от сахалинской и уссурийской из-за большей близости их к таковой на Камчатке (Курильско-Камчатско-Охотская подобласть). При разделении территории Северной Евразии по остальным видам жуков как части эталонной группы беспозвоночных эти территории, кроме Уссурийского края и южной части Сахалина, входят в Балтийско-Тихоокеанскую лесную подобласть. Кроме того, по беспозвоночным Крымско-Кавказская подобласть занимает бóльшую, чем совместно по флоре и фауне, площадь за счет включения в ее состав южного Причерноморья, Крыма и Предкавказья. Итак, результаты районирования по выбранной группе жуков ближе к флоро-фаунистическому делению, чем к выполненному по позвоночным.

Результаты районирования по видам древесных растений на уровне региона и подобласти отличаются от флоро-фаунистического разделения очень сильно. Так, Полярно-пустынно-тундровый регион объединяет две подобласти, в первую из которых входит Земля Франца Иосифа, где, по данным портала Биодат, древесных растений нет. Вторая включает все остальные острова Ледовитого океана и большую часть тундровых и редколесных материковых участков. Третий регион образуют остальные редколесья, а также таежные и отчасти лесостепные и степные участки. К этому же региону отнесены все притихоокеанские территории, включая Сахалин и Курилы, которые по флоро-фаунистическому делению выделены как самостоятельные подобласти и не включают северо-восточные тундры и приохотскую материковую часть. На западе, напротив, лесные, степные и полупустынные участки входят в лесопустынно-степную подобласть Юго-Западного региона. Территория Кавказа, пустынно-горно-степные участки Средней Азии, так же как Приморье с Курилами, составляют отдельные подобласти. Главным отличием разделения территории по флоре древесных растений от комплексного флоро-фаунистического можно считать отделение в самостоятельную подобласть юго-западной части, вместе с территорией настоящих степей, полупустынь и северных пустынь.

В итоге можно говорить о вариабельности (подвижности) границ на стыке крупных регионов, подобластей и провинций в зависимости от состава анализируемой группы растений и животных.

Объединение всех проанализированных выборок приводит к более четкому по зональности выделению биотических таксонов, но не снимает необходимости дальнейших работ в этом направлении. При этом возможны два варианта. Первый, наиболее желательный, сводится к следующему: дальнейшее дополнение групп уже не будет значимо менять результаты районирования. Вторым сведется к продолжению различий в прохождении границ. В этом случае аналогичные работы следует продолжать, пока существенная вариабельность границ не прекратится.

В целом предлагаемое нами районирование в большей степени объясняет неоднородность усредненной матрицы флоро-фаунистического сходства, чем результаты климатического, биогеографического, флористического и особенно физико-географического и лесорастительного районирования соответственно в 1.5–1.9 и 2.3–2.9 раза (в среднем вдвое). Общей множественный коэффициент корреляции всей системы наших объяснений равен примерно 0.91.

Заключение

Результаты проведенного кластерного анализа флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии при сделанных допущениях в общем сходны с ранее полученными представлениями об изменчивости флоры и фауны этой территории. Однако использование методов непараметрической статистики позволило подтвердить некоторые утверждения по флористическому и фаунистическому разделению указанной территории, отвергнуть другие из них или показать невысокую информативность ряда традиционных представлений, например, о высокой значимости Урала и Енисея как рубежей в неоднородности флоры и фауны. Кроме того, состав подобластей по числу участков, как правило, весьма сходен с зональным (от 45 до 100 % в каждом из выделенных таксонов), хотя никогда не совпадает со списком их в целом по зоне. Высокой сборностью в этом плане отличаются Таежно-степная, Крымско-Кавказская и Казахстанско-Среднеазиатская подобласти, поскольку 23–47 % участков в них относятся к соседним зонам. Относительно новым можно считать и выявление диагональных смещений под разным углом по отношению к границам природных зон в результате тепляющего влияния Северо-Атлантического течения и, в меньшей степени, Тихого океана. Главная новизна, как нам представляется, заключается в количественных оценках связи между флоро-фаунистической неоднородностью и изменчивостью основных факторов среды и их сочетаний (природно-географических режимов), как по отдельности, так и по суммарной оценке информативности представлений, рассчитанной через учитываемую ими дисперсию коэффициентов сходства комплекса флор и фаун. При этом не только показано преобладание влияния зональности по сравнению с провинциальностью (континентальностью), но и оценено их интегральное влияние через изменения теплообеспеченности территорий. Поэтому большее совпадение выявлено не с физико-географическим, а с климатическим районированием (соответственно 27 и 42 % дисперсии).

Библиография

Атлас СССР [The Atlas of the USSR]. М.: ГУГК, 1983. 260 с.

Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии [Ornithofaunistic Zoning of Northern Eurasia] // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 1. С. 101–121.

Бобров В. В., Алещенко Г. М. Схема герпетогеографического районирования России и сопредельных стран [Scheme of herpetogeographic regionalization of Russia and neighbouring countries] // Вопросы герпетологии. Пущино; Москва, 2001. С. 31–34.

Воронов А. Г., Кучерук В. В. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны [Biotic diversity in the Palaearctic: problems of study and protection] // Биосферные заповедники: Труды I советско-американского симпозиума, СССР, 5–17 мая 1976 г. Л.: Гидрометеоздат, 1977. С. 7–20.

Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР [Essey on zoogeographical regionalization of the USSR]. М.: Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1950. 176 с.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР [Forest vegetation zoning of the USSR]. М.: Наука, 1973. 203 с.

Малышев Л. И. Моделирование флористического районирования кластерным анализом элементарных

выделов Северной Азии и Европы [Modelling floristic zoning by cluster analysis of elementary allotments in northern Asia and Europe] // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Материалы V рабочего совещания по сравнительной флористике. СПб., 2000. С. 20–36.

Мекаев Ю. А. Зоогеографические комплексы Евразии [Zoogeographical complexes of Eurasia]. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 125 с.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Фаунистическое районирование Северной Евразии [Faunistic Zoning of Northern Eurasia] // Изв. РАН. Сер. геогр. 2015а. № 3. С. 29–40.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Сравнительное районирование Северной Евразии по древесным растениям и наземным позвоночным [Comparative regionalization of Northern Eurasia by woody plants and ground vertebrates] // Сибирский лесной журнал. 2015б. № 5. С. 42–53.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Легалов А. А. Районирование Северной Евразии по фауне короедов (Scolytidae) [The zoning of Northern Eurasia on the fauna of bark beetles] // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Т. 13. Вып. 3. С. 271–279.

Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц [Spatial arrangement of birds population] // Птицы лесной зоны Приобья / Ю. С. Равкин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253–269.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография [Factor zoogeography]. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.

Равкин Ю. С., Седельников В. П., Сергеев М. Г., Титлянова А. А., Хмелев В. А., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение V. Экосистемы суши [Spatial-typological differentiation of the ecosystems of the West Siberian plain. Message V. terrestrial ecosystems] // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18. № 6. С. 773–788.

Рихтер Г. Д. Физико-географическое районирование СССР [Physico-geographical zoning of the USSR] // Физико-географический атлас мира. М.: Изд-во АН СССР и Главного управления геодезии и картографии СССР, 1964. С. 248–249.

Северцов Н. А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка [On zoological (mostly ornithological) regions in extra-tropical parts of our continent] // Изв. Русск. геогр. об-ва. СПб., 1877. Т. 13. Вып. 3. С. 125–155.

Семенов-Тянь-Шанский А. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых [Borders and zoogeographical zones of Palearctic region of terrestrial animals on the basis of the geographical division of Coleoptera]. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.

Трофимов В. А. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи [Models and methods of factor qualitative analysis of communication matrix] // Проблемы анализа дискретной информации. Ч. II. Новосибирск, 1976. С. 24–36.

Трофимов В. А. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой [Quality factor analysis of connections matrix in the space of partitions with structure] // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск: Наука, 1978. С. 91–106.

Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды [Express-method of estimating the connection between the heterogeneity of animals population and environmental factors] // Количественные методы в экологии. Л., 1980. С. 113–115.

Равкин Ю. С. , Богомолова И. Н. , Цыбулин С. М. Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 145–159. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6142

Флора СССР [Flora of the USSR]. М.; Л., 1934. Т. 1. 302 с.

Челинцев Н. Г. Математические основы учета животных [Mathematical principles of animals census]. М.: ГУ Центррохотконтроль, 2000. 431 с.

Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Legalov A. A. Zoning of Northern Eurasia based on the fauna of pine flower, fungus and leaf-rolling weevils (Coleoptera: Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2015. № 14 (4). С. 367–373.

Holt Ben G., Lessard Jean-Phitippe, Borregaard Michael K., Fritz Susanne A., Araújo Miguel B., Dimitrov Dimitar, Fabre Pierre-Henri, Graham Catherine H., Graves Gary R., Jensson Knud A., Nogués-Bravo David, Wang Zhiheng, Whittaker Robert J., Fjeldsá Jon, Rahbek Carsten. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World // Science. 2013. Vol. 339. № 4. P. 74–79.

Udvardy M. D. F. Classification of the Biogeographic Provinces of the World Occasional № 18 Int. Union for Conservation of Nature. Morges. Switzerland, 1975. P. 1–48.

www.biodat.ru

Благодарности

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, выполнены по программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.8, и частично в рамках «Программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета».

Ecological arrangement of floro-faunistic heterogeneity of northern Eurasia

RAVKIN
Yury

ISEA SB RAS Tomsk State University, zm@eco.nsc.ru

BOGOMOLOVA
Irina

ISEA SB RAS, i3335907@mail.ru

TSYBULIN
Sergey

ISEA SB RAS, tcsm_tomsk@mail.ru

Keywords:

flora
fauna
northern Eurasia
regionalization
cluster analysis
qualitative approximation
factors
assessment of connection
informative value

Summary:

In the previous articles on the faunistic and floristic zoning of the northern Eurasia the results were summed up. At first, in was done on all classes of terrestrial vertebrate animals separately, then on fishes and cyclostomes and after that on all these groups together (Ravkin, Bogomolova, Tsybulin, 2015a) as well as on invertebrate animals and flora of woody plants (Ravkin et. al., 2014, 2015b). The main aim of this analysis is a complex biotic zoning apart from comparing the variants of the local zoning produced on the same basis and using the same approaches and computing instruments.

The analysis of biota as a whole is rather difficult, as the number of even vascular plants species and, consequently, their similarity due to flora can be significantly greater than that of invertebrate animals. Moreover, the number of species and diversity of invertebrate animals is greater than that of vertebrate ones. For this reason in joining species lists the regularities of flora heterogeneity may suppress the specificity of fauna variability in the case of their divergence. It seems that at first it is necessary to carry out the local zoning on the certain classes of terrestrial animals, and then on the whole group of the animals which fauna is described comprehensively. The data on the distribution of invertebrate animals are scarce, therefore, it is more reasonable to analyze a reference sampling of well studied species; for example, a part of beetle species. For that, we used the data on the species of Nemonichids, bark beetles, Anthribus and leaf-roller weevils (Ravkin et al., 2014; Ravkin et al., 2015). As a reference floristic group some woody plants were taken. These three samplings were conventionally considered as equal ranking. Thereto matrixes calculated for them were averaged out. This approach was effective in simultaneous analyzing soils, mort-, phito- and zoomass the values of which significantly differ (Ravkin et al., 2011).

Materials, methods and approaches to these investigations have been presented in the papers listed in the Introduction. The territory of the northern Eurasia (within the confines of the USSR, 1991) was divided into 597 regions, as it was in database "Biodat" (<http://www.biodat.ru>)

As a result, it can be stated that there are four latitudinal floristic faunistic zones more or less corresponding to polar desert, tundra, open boreal woodland and latitudinal zone from the northern taiga to the northern (meadow) stepper. In addition, there are at least two wedge inclusions of southern flora and fauna: Mediterranean ones - to the Caucasus and Crimea; and in the East in the southeastern coastal Pacific sub-region, those of Japanese and Chinese flora and fauna - to the Ussuriland, Sakhalin island and the Kurils. Such a

penetration is caused by the heating effect of the Mediterranean in the West and by monsoons in the East. Kazakhstani and Central Asian sub-region can be considered as a wedge inclusion of semi-desert and desert conditions from the South and appropriate specificity of flora and fauna. The heating effect of the Atlantic results in diagonal boundary displacement from the Southwest to the Southeast, and that of the Pacific – from the Northeast to the Southwest. At that, the deviation from this trend is clearly seen in northern coast of the Sea of Okhotsk due to the effect of mountain ranges of Eastern Siberia and Far East. In the spatial typological structure and ecological organization of heterogeneity of flora and fauna, two main trends can be retraced. The first one exhibits the latitudinal character of changes (from polar deserts to hot ones across tundra, open boreal woodland, taiga, woods, forest-steppe and steppe). The second trend has a longitudinal enclave spreading such as Crimean and Caucasian sub-region in the Southwest as well as the northern and southern Pacific coastal sub-regions in the East.

According to the classification, there are five correlated factors influencing the variability of fauna and flora. All of the factors are of integrated character, but their difference may be restricted by heat supply. It can be connected with dispersion of fauna and flora matrix similarity coefficients by 62%. Zonality and provinciality take into account 50% and 20%, respectively. Island effect and mountings determine a significantly less part of heterogeneity due to relatively small area of islands and mountain group. All these factors can explain 73% similarity dispersion, that is the excess in heat supply due to environmental factors is 10% dispersion. Classificational and structural regimens, as inseparable combination of factors, determine 79% dispersion and add 13% to the explanation of heat supply.

In general, the results of cluster analysis of the heterogeneity of fauna and flora in northern Eurasia confirm with the concept on the spatial variability of flora and fauna in this region presented earlier. However, nonparametric statistical methods enable not only to confirm some previous conclusions, but to reject some of them as well as to show the low informative value of the number of common concepts, for example, about the significance of the Urals and the Yenisei as borders in fauna and flora heterogeneity. In the distinguished sub-regions a number of regions belong to a greater or lesser extent to certain zones and sub-zones (45 – 100% in each taxon, although their composition never coincides completely with zonal and sub-zonal one. Due to the difference in tolerance of animals and plants the boundary lines run out on the basis of plants do not always coincide with floristic and faunistic ones. At that, some diagonal displacements are retraced in relation to the natural zone boundaries; they are associated with various reactions of different species to the heat supply of the territory. The received results coincide with those received by climatic zoning to a greater extent than by complex physical geographic one.

References

The Atlas of the USSR. M.: GUGK, 1983. 260 p.

Blinova T. K. Ravkin Yu. S. Ornithofaunistic Zoning of Northern Eurasia, *Sib. ekol. zhurn.* 2008. T. 15. No. 1. P. 101-121.

Bobrov V. V. Aleschenko G. M. Scheme of gerpetogeografic regionalization of Russia and neighbouring countries, *Voprosy gerpetologii*. Puschino; Moskva, 2001. P. 31–34.

Voronov A. G. Kucheruk V. V. Biotic diversity in the Palaearctic: problems of study and protection, *Biosfernye zapovedniki: Trudy I sovetsko-amerikanskogo simpoziuma, SSSR, 5–17 maya 1976 g. L.: Gidrometeoizdat, 1977. P. 7–20.*

Kuznecov B. A. Essey on zoogeographical regionalization of the USSR. M.: Izd-vo Mosk. ob-va ispytateley prirody, 1950. 176 p.

Kurnaev S. F. Forest vegetation zoning of the USSR. M.: Nauka, 1973. 203 p.

Malyshev L. I. Modelling floristic zoning by cluster analysis of elementary allotments in northern Asia and Europe, *Sravnitel'naya floristika na rubezhe III tsysyacheletiya: dostizheniya, problemy, perspektivy: Materialy V rabochego soveschaniya po sravnitel'noy floristike*. SPb., 2000. P. 20–36.

Mekaev Yu. A. Zoogeographical complexes of Eurasia. L.: Nauka. Leningr. otd-nie, 1987. 125 p.

Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Tsybulin S. M. Faunistic Zoning of Northern Eurasia, *Izv. RAN. Ser. geogr.* 2015a. No. 3. P. 29–40.

Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Tsybulin S. M. Comparative regionalization of Northern Eurasia by woody plants and ground vertebrates, *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 2015b. No. 5. P. 42–53.

Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Tsybulin S. M. Legalov A. A. The zoning of Northern Eurasia on the fauna of bark beetles, *Evraziatskiy entomologicheskoy zhurnal*. 2014. T. 13. Vyp. 3. P. 271–279.

Ravkin Yu. S. Kupershtoh V. L. Trofimov V. A. Spatial arrangement of birds population, *Pticy lesnoy zony Priob'ya*, Yu. P. Ravkin. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1978. P. 253–269.

Ravkin Yu. S. Livanov S. G. Factor zoogeography. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 2008. 205 p.

Ravkin Yu. S. Sedel'nikov V. P. Sergeev M. G. Titlyanova A. A. Hmelev V. A. Bogomolova I. N. Tsybulin S. M. Soobschenie V. Spatial-typological differentiation of the ecosystems of the West Siberian plain. *Message V. terrestrial ecosystems, Sib. ekol. zhurn.* 2011. T. 18. No. 6. P. 773–788.

Rihter G. D. Physico-geographical zoning of the USSR, *Fiziko-geograficheskoy atlas mira*. M.: Izd-vo AN SSSR i Glavnogo upravleniya geodezii i kartografii SSSR, 1964. P. 248–249.

Severcov N. A. On zoological (mostly ornitological) regions in extra-tropical parts of our continent, *Izv. Russk. geogr. ob-va. SPb.*, 1877. T. 13. Vyp. 3. P. 125–155.

Semenov-Tian-Shanskiy A. Borders and zoogeographical zones of Palearctic region of terrestrial animals on the basis of the geographical division of Coleoptera. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1936. 16 c.

Trofimov V. A. Models and methods of factor qualitative analysis of communication matrix, *Problemy analiza diskretnoy informacii. Ch. II*. Novosibirsk, 1976. P. 24–36.

Trofimov V. A. Quality factor analysis of connections matrix in the space of partitions with structure, *Modeli agregirovaniya social'no-ekonomicheskoy informacii*. Novosibirsk: Nauka, 1978. P. 91–106.

Trofimov V. A. Ravkin Yu. S. Express-method of estimating the connection between the heterogeneity of animals population and environmental factors, *Kolichestvennyye metody v ekologii*. L., 1980. P. 113–115.

Flora of the USSR. M.; L., 1934. T. 1. 302 p.

Chelincev N. G. Mathematical principles of animals census. M.: GU Centrohotkontrol', 2000. 431 p.

Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Legalov A. A. Zoning of Northern Eurasia based on the fauna of pine flower, fungus and leaf-rolling weevils (Coleoptera: Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae), Evraziyskiy entomologicheskiy zhurnal. 2015. No. 14 (4). P. 367–373.

Holt Ben G., Lessard Jean-Philippe, Borregaard Michael K., Fritz Susanne A., Araújo Miguel B., Dimitrov Dimitar, Fabre Pierre-Henri, Graham Catherine H., Graves Gary R., Jansson Knud A., Nogués-Bravo David, Wang Zhiheng, Whittaker Robert J., Fjeldsá Jon, Rahbek Carsten. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World, Science. 2013. Vol. 339. No. 4. P. 74–79.

Udvardy M. D. F. Classification of the Biogeographic Provinces of the World Occasional No. 18 Int. Union for Conservation of Nature. Morges. Switzerland, 1975. P. 1–48.

www.biodat.ru



УДК 929

Биографические материалы о С. С. Либерман и Н. В. Покровской – авторах статьи по термобиологии прыткой ящерицы 1943 г., и людях, сопричастных к этой работе

ЧЕРЛИН

Владимир

Александрович
Ключевые слова:

С. С. Либерман
Н. В. Покровская
биография

*Петрозаводский государственный университет,
cherlin51@mail.ru*

Аннотация:

В статье приведены биографические данные об авторах замечательной, знаковой статьи по термобиологии прыткой ящерицы, опубликованной в 1943 г., которая была, по нашему мнению, первой серьезной статьей по термобиологии рептилий, с которой стоило бы отсчитывать начало исследований в этом научном направлении. С. С. Либерман и Н. В. Покровская были в 1940-х гг. студентками биологического факультета МГУ и работали на кафедре зоологии позвоночных. Вместе со всей страной они мужественно перенесли период Великой Отечественной войны и приближали Великую Победу. Их научными руководителями были такие замечательные биологи, работавшие на той же кафедре, как преподаватель А. М. Сергеев, профессор А. Н. Формозов и профессор Б. С. Матвеев, что, видимо, и помогло их работе стать столь значимой. В дальнейшем, однако, они не связали свою деятельность с герпетологией и работали в других областях биологии. Симу Либерман и Нину Покровскую связывала многолетняя преданная дружба, которая продолжалась всю их жизнь, до самой смерти. Их дети и внуки знакомы и поддерживают хорошие, добрые отношения по сей день.

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Получена: 06 октября 2016 года

Опубликована: 11 апреля 2017 года

Материалы

Много лет назад произошло мое знакомство со статьей С. С. Либерман и Н. В. Покровской «Материалы по экологии прыткой ящерицы» (1943). С самого первого раза она обратила на себя внимание обстоятельностью, прекрасным методическим обеспечением и натуралистической наблюдательностью, глубоким анализом материала, новаторскими выводами. Постепенно в моих исследованиях по термобиологии рептилий накопилось достаточно много материала и появилась возможность сформировать целостную концепцию этого научного направления. И вот тогда я с удивлением обнаружил, что авторы статьи, опубликованной в самом начале изучения связи биологии пресмыкающихся с температурным фактором, обратили внимание на ключевые методологические, методические и фактологические аспекты, которые большинством последующих исследователей экологии этой группы животных просто забылись. При дальнейших исследованиях термобиологии рептилий становилось все более очевидно, что в статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской 1943 г.

обнаруживалось все больше важного и нового. В ней действительно раскрыты такие экологические и физиологические закономерности, которые ранее нигде не встречались: выделение статусов активности (полное и неполное активные состояния), температура тела при полной активности, методика определения оптимальной температуры и др. Это заставило меня особо внимательно проанализировать данную знаковую статью, оценить ее слабые и особенно сильные стороны, ее новаторство, изложить результаты анализа в отдельной, специальной работе (Черлин, 2014).

Но и после публикации у меня оставались важные вопросы: если статья 1943 г. такая серьезная и важная, то кто же такие С. С. Либерман и Н. В. Покровская? Откуда взялась такая замечательная работа, если упоминания об этих авторах не встречались ни до, ни после этой публикации? Кто они? Откуда они появились и куда исчезли? Ведь память о таких исследователях не должна пропасть!

Первоначальные поиски приносили мало результатов. Об авторах статьи почти не было доступной информации. Но после публикации моей статьи в 2014 г. неожиданно на нее откликнулась внучка С. С. Либерман, которая обнаружила мою статью в Интернете. Между нами завязалась оживленная переписка. Через нее я познакомился с дочерьми Н. В. Покровской. От всех них было получено много ценной биографической информации и фотографии, которые позволили ответить на те вопросы, которые я изначально перед собой поставил. Теперь я видел свою задачу в том, чтобы донести до современных исследователей биографическую информацию о самих авторах этой замечательной работы и тех людях, которые вдохновили, способствовали и руководили ею.

Таким образом, данная статья – логическое продолжение моей первой публикации о работе С. С. Либерман и Н. В. Покровской (Черлин, 2014). Она смогла появиться только после того, как (и – вследствие того, что) моя первая публикация уже вышла.

По моей просьбе заведующий отделом герпетологии Зоологического музея МГУ В. Ф. Орлова провела в архивах Московского государственного университета поиск данных об авторах статьи. В книге об истории Зоологического музея МГУ (Любарский, 2009) на стр. 99 есть фотография 1941 г., на которой среди известных лиц кафедры зоологии позвоночных есть С. С. Либерман и Н. В. Покровская.

Я искренне благодарю В. Ф. Орлову за помощь в поиске этого исторического материала. Впоследствии копия с одного из оригиналов этой фотографии вместе с другими ценными биографическими материалами была предоставлена мне внучкой С. С. Либерман – Мариной Либерман (Smith).



Кафедра зоологии позвоночных МГУ 1941 г. Белой рамкой мы выделили С. С. Либерман (слева и выше) и Н. В. Покровскую (справа и ниже). В нижнем ряду слева направо: преподаватель А. М. Сергеев, проф. А. Н. Формозов, проф. С. И. Огнев и проф. Б. С. Матвеев (фотография из архива Марины Либерман)

Department of vertebrate zoology, Moscow state University, 1941. In the frame – S. S. Liberman (left and above) and N. V. Pokrovskaya (right and below). In the bottom row from left to right: A. M. Sergeev, prof. A. N. Formozov, prof. S. I. Ognev and prof. B. S. Matveev (courtesy of Marina Lieberman)

Серафима Соломоновна Либерман – Сима – родилась 20 ноября 1919 г. в Москве. Ее мать Елизавета Ильинична Рамм (1886 г. р.) была родом из Стародуба (Брянская область). Она училась в Европе. Вернувшись в Россию, получила медицинское образование и начиная с 1920 г. всю жизнь проработала больничным врачом. Отец Симы Солонин Наумович Либерман был родом из Бобруйска (Белоруссия), работал фармакологом. С. Н. Либерман скончался в 1970 г., Е. И. Рамм – в 1976 г.

Семья жила в коммунальной квартире в центре Москвы на Остоженке, где с 1927 г. Сима училась в средней школе во 2-м Обыденском переулке. Ее одноклассниками были дети известных большевиков. В школе, несмотря на трагические события 1930-х гг., царил атмосфера дружбы, которая связала многих школьников на всю жизнь.

Окончив школу, Сима поступила в Московский государственный университет (МГУ), где училась с 1936 по 1941 г. После окончания вуза с дипломом по специальности «зоология позвоночных» работала в МГУ под руководством профессора А. Н. Формозова и преподавателя кафедры зоологии А. М. Сергеева. В одной группе с ней училась одна из ее ближайших подруг Нина Покровская. Сима была участником нескольких экспедиций по исследованию экологии различных животных и опубликовала ряд статей.

Выпускной вечер курса состоялся в ночь с 21 на 22 июня 1941 г., как раз в момент начала Великой Отечественной войны.



Серафима Либерман. Слева – апрель 1941 г., справа – 1946 г. (фотографии из архива Марины Либерман)

Serafima Liberman. Left – in April of 1941, right – in 1946 (courtesy of Marina Liberman)

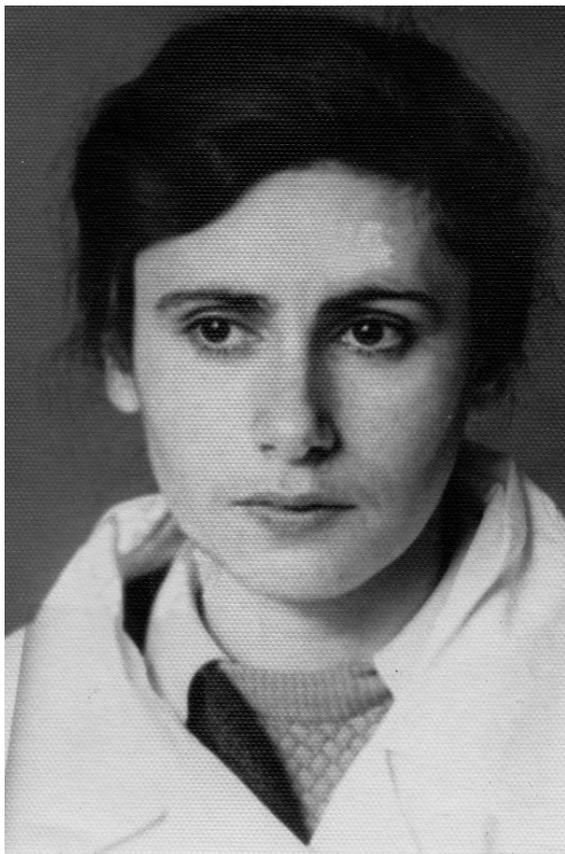
С первых дней войны Сима работала в военном госпитале медсестрой, а ее мать – врачом. В выданной ей характеристике отмечалось, как «несмотря на наступление врага, Либерман С. С. продолжала оказывать помощь раненым, а по ночам работала на дежурствах ПВО».

В книге о жизни А. Н. Формозова (Формозов, 1980) на стр. 105 есть следующая информация: «Студенты старались как-то облегчить жизнь своего профессора. Жившая по соседству, на Остоженке, Серафима Соломоновна Либерман приходила к нему пилить дрова, а он в другие дни помогал в этом ей». Это относится к 1942-1943 гг.

В октябре 1942 г. у Симы родился сын. Когда в результате напряженных боев немцы были отброшены от Москвы и поток раненых в московские госпитали ослаб, она поступила научным сотрудником в ВНИХФИ (Всесоюзный научно-исследовательский химико-фармацевтический институт имени С. Орджоникидзе), расположенный на Зубовской площади. Выбор места работы был обусловлен близостью к дому – важный фактор при наличии новорожденного сына.

Серафима Соломоновна Либерман проработала во ВНИХФИ почти 59 лет: с декабря 1942 г. по день смерти – 20 сентября 2001 г. В июне 1949 г. С. С. Либерман защитила кандидатскую диссертацию. В 1952 г. решением ВАК С. С. Либерман было присвоено звание старшего научного сотрудника.

В июне 1965 г. успешно прошла защита ее докторской диссертации. С 1965 по 1972 г. С. С. Либерман была заведующим лабораторией во ВНИХФИ. Она выполнила много работ совместно с М. Д. Машковским, автором знаменитого фармакологического справочника, над которым она также активно работала. В 1967 г. решением ВАК С. С. Либерман было присвоено звание профессора по фармакологии.



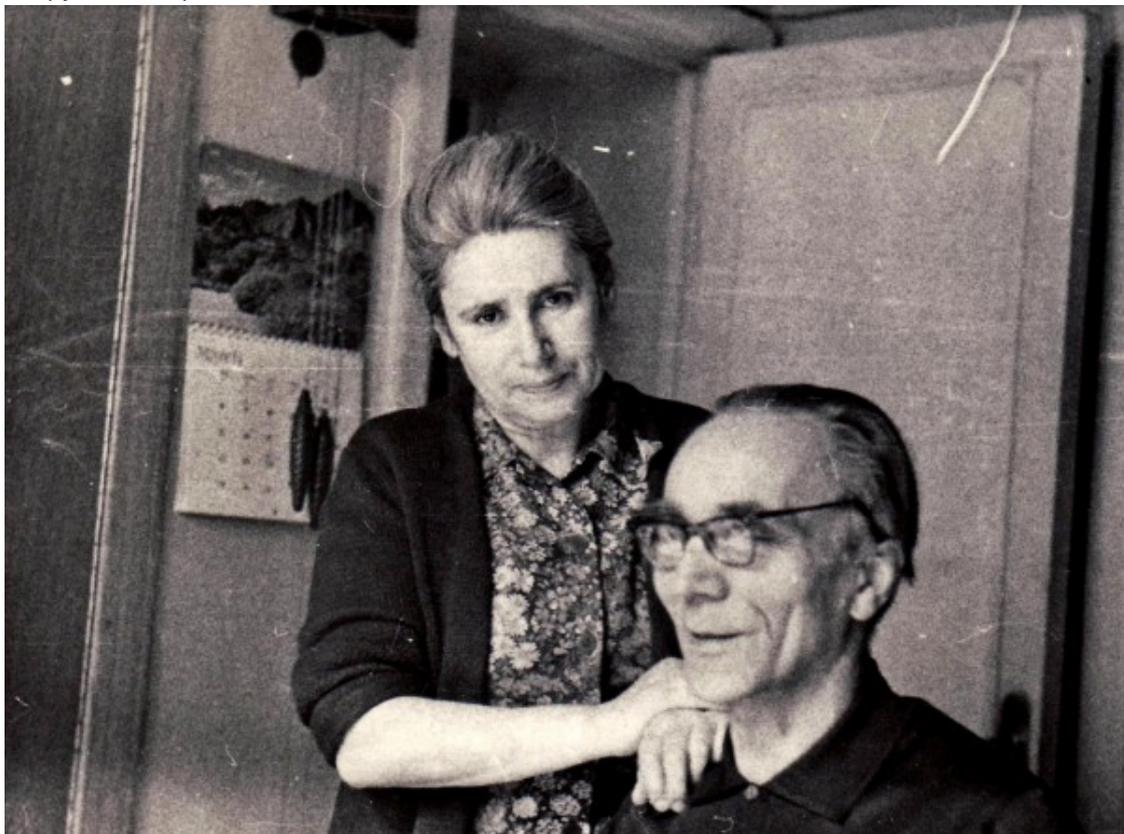
Серафима Соломоновна Либерман, 1950 г. (фотография из архива Марины Либерман)
Serafima S. Liberman, 1950 (courtesy of Marina Lieberman)



Серафима Соломоновна Либерман и Михаил Давыдович Машковский во ВНИХФИ, 1954 г.
(фотография из архива Марины Либерман)
Serafima S. Liberman and Michail D. Mashkovskiy in the Institute, 1954 (courtesy of Marina Liberman)

Серафима Соломоновна Либерман была замужем три раза. В одном случае супруги развелись, а в двух других Серафима Соломоновна овдовела. Последний раз, уже в возрасте около шестидесяти лет, она вышла замуж за своего бывшего одноклассника Юрия Васильевича Шарвина (24.06.1919–1990),

замечательного советского физика- экспериментатора. Его основные труды – по физике низких температур (сверхпроводимость, электрические свойства металлов – частично с И. Л. Ландау). Юрий Васильевич окончил МГУ в 1941 г. С 1943 г. работал в Институте физических проблем АН СССР. С 1965 г. – профессор Московского физико-технического института. С 1987 г. – академик АН СССР. Награжден орденом Трудового Красного Знамени и медалями.



С. С. Либерман с мужем Юрием Васильевичем Шарвиным, Москва, март 1982 г. (фотография из архива Марины Либерман)

S. S. Liberman with her husband Yuriy V. Sharvin, Moskow, March 1982 (courtesy of Marina Liberman)

После брака ее сына с дочерью академика А. Д. Сахарова гонения на Сахарова затронули и С. С. Либерман. В 1972 г., после создания А. Д. Сахаровым Комитета прав человека, ее вызвали в партком и попросили оставить должность заведующего лабораторией «в связи с выходом на пенсию». Ей разрешили остаться на работе в должности консультанта, в которой она и продолжала воспитывать аспирантов и вести научно-производственную работу.

С 1970 г. С. С. Либерман работала также в Фармакологическом комитете СССР, в составе комиссии по развитию новых лекарственных средств.

С. С. Либерман опубликовала более 70 научных работ и является обладателем многочисленных авторских свидетельств (около 20) за изобретение новых лекарственных средств. Она получала государственные награды и медали за доблестный труд в здравоохранении.

Серафима Соломоновна Либерман скоропостижно скончалась 20 сентября 2001 г. в возрасте 81 года, вернувшись с работы. На ее похороны пришли почти все сотрудники института, многочисленные друзья, коллеги и родные. Она была любящей и заботливой матерью и бабушкой, верным и щедрым другом, терпеливым наставником многих десятков молодых ученых и блестящим, высокоэрудированным научным работником.

Многолетняя дружба связывала двух подруг – Симу Либерман и Нину Покровскую. Они познакомились в университете, и эта дружба продолжалась всю их жизнь, до самой смерти. Их дети и внуки знакомы и поддерживают хорошие, добрые отношения по сей день.

Материалы о жизни Нины Викторовны Покровской любезно предоставлены ее дочерьми – Татьяной Геннадьевной Цветковой и Ольгой Геннадьевной Куликовой, Мариной Либерман и Николаем

Александровичем Формозовым.

Нина Викторовна Покровская родилась 29 декабря 1917 г. в Москве. Отец Нины Виктор Петрович Покровский был царским офицером и погиб в Москве в начале 1918 г. Вырастили ее мама Валерия Валентиновна Покровская, проработавшая почти всю жизнь в Гослитиздате, и отчим Семен Борисович Шерн-Борисов, писатель-журналист «Известий», погибший в Московском писательском ополчении осенью 1941 г. под Москвой. С 1936 по июнь 1941 г. Нина Покровская училась на биологическом факультете МГУ.



Нина Покровская, 1941 г.

(фотография из архива Марины Либерман)

Nina Pokrovskaya, 1941

(courtesy of Marina Liberman)

Нина Покровская. Начало 40-х гг.

(фотография из архива Н. А.

Nina Pokrovskaya. The

(courtesy of N.

Формозова)
beginning of 40-s
A. Formozov)



С. Либерман и Н. Покровская. Звенигород, весна 1941 г. (фотография из архива Марины Либерман)
S. Liberman and N. Pokrovskaya, Zvenigorod, spring 1941 (courtesy of Marina Liberman)

Во время войны в эвакуации работала учителем биологии и химии в школе села Криулино Красноуфимского района Свердловской области. С октября 1942 по март 1944 г. – в одной из лабораторий Министерства сельского хозяйства СССР, занимавшейся грибами. С 1948 по 1952 г. работала на Витебской биофабрике, в ВИЛАР (Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений) и на Кашинской биофабрике МСХ СССР. С сентября 1952 по ноябрь 1955 г. была аспирантом Института микробиологии АН СССР. В 1955 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Влияние углекислоты на размножение дрожжей и брожение». С ноября 1955 по декабрь 1974 г. работала во ВНИИПБП (Всесоюзный научно-исследовательский институт пивоваренной, безалкогольной и винодельческой промышленности) в лаборатории ферментных препаратов старшим научным сотрудником, а затем и заведующим лабораторией. Н. В. Покровская опубликовала более 60 научных работ в области микробиологии. В 1975 г. вышла на пенсию. У нее две дочери. Скончалась Нина Викторовна 16 мая 1992 г.



Нина Покровская с одной из дочерей (фотография из архива Марины Либерман)
Nina Pokrovskaya with one of her two daughters (courtesy of Marina Liberman)

Хочется отметить, что в те годы, когда С. С. Либерман и Н. В. Покровская учились и были активными участниками научных работ на кафедре зоологии МГУ, там преподавали замечательные российские-советские биологи: профессора Александр Николаевич Формозов, Борис Степанович Матвеев и Сергей Иванович Огнев, преподаватель Алексей Михайлович Сергеев.

Как следует из статьи, непосредственным руководителем работы С. С. Либерман и Н. В. Покровской по прыткой ящерице был преподаватель кафедры Алексей Михайлович Сергеев. Материалы о его жизни взяты из статьи Б. Д. Васильева и Ф. Б. Васильевой (2012). Алексей Михайлович Сергеев родился в Москве в 1913 г. в семье известных искусствоведов (отец – первый директор Оружейной палаты в советское время, мать была хранителем коллекции Музея новой западной живописи). Ходил в кружок юных биологов Московского зоопарка, где выполнил свою первую научную работу. Свободно владел тремя европейскими языками. Поступил на биологический факультет МГУ на кафедру зоологии позвоночных. Еще в студенческие годы участвовал во многих научных экспедициях. Окончил аспирантуру и представил к защите кандидатскую диссертацию, которая Ученым советом единодушно была оценена как докторская. В 1939 г. участвовал в освобождении Западной Украины от белополяков, а в первые же дни Великой Отечественной войны прямо с полевой практики отправился добровольцем на фронт (хотя как доктор наук мог воспользоваться бронью). Воевал под Киевом, попал в окружение, но вывел из него свой взвод. По навету был арестован и находился в Усольском фильтрационном лагере, где в 1943 г. в возрасте 30 лет покончил с собой.



Алексей Михайлович Сергеев
Alexey M. Sergeev

Он прожил короткую, но яркую жизнь. По воспоминаниям людей, которые его знали, во время учебы и работы на кафедре зоологии позвоночных МГУ все уважали и любили его, называли не по имени и отчеству, а Алешей. Его вклад в науку оценивается очень высоко. Лично знавшие его люди до сих пор считают, что если бы судьба сложилась по-другому и Алексей Михайлович остался жив и продолжал работать, то он, безусловно, стал бы одним из самых значимых биологов в Советском Союзе. Но жизнь человеческая, увы, не имеет сослагательного наклонения... Судя по работе С. С. Либерман и Н. В. Покровской, которой он руководил, его научный талант и потенциал не вызывают никаких сомнений. Его научные идеи, в частности в области биологии рептилий (понятия «термобиология» тогда еще не было), явно опережали то, что в тот момент было сделано за границей. Некоторые из них как раз нашли свое подтверждение и развитие в работе С. С. Либерман и Н. В. Покровской.

По материалам внучки С. С. Либерман Марины, куратором работы по прыткой ящерице был также профессор Александр Николаевич Формозов.



Проф. А. Н. Формозов, Н. В. Покровская и С. С. Либерман, 1940-1941 гг. (фотография из архива Марины Либерман)

Prof. A. N. Formozov, N. V. Pokrovskaya and S. S. Liberman, 1940-1941 (courtesy of Marina Liberman)

Александр Николаевич Формозов родился 13 февраля 1899 г. в Нижнем Новгороде. Его отец Николай Елпидифорович Формозов (1871-1928), родом из Арзамаса, окончил семинарию в Нижнем Новгороде и служил мелким чиновником в ряде учреждений. Сотрудничал в газете «Волгарь» и в «Нижегородской земской газете». Он был страстным охотником. Таким же любителем природы был и его дед. Наверное, именно от них Александр Николаевич унаследовал любовь к природе и желание писать о ней художественные очерки.

С 1909 по 1917 г. учился в Нижегородской мужской гимназии, где упор делался на гуманитарное образование. В 1917-1918 гг. учился на химическом отделении Варшавского политехнического института, который был эвакуирован в Нижний Новгород.

В 1919-1920 гг. служил в Красной армии на Южном фронте в армии командарма И. П. Уборевича. Демобилизовался, после этого служил на речном транспорте. Одновременно слушал курс на биологическом отделении Нижегородского университета. Осенью 1922 г. перевелся в Московский университет. В это же время работал в Дарвиновском музее художником-анималистом и инструктором по таксидермии. После окончания университета в 1925 г. был оставлен в аспирантуре при Научно-исследовательском институте зоологии Московского университета, которую окончил в 1929 г.

В 1926-1928 гг. в качестве члена зоологического отряда участвовал в экспедициях АН СССР в Монголию и на Дальний Восток, а позже – во многие регионы СССР и за границу.

В 1929-1930 гг. – доцент Института прикладной зоологии и фитопатологии в Ленинграде. С 1930 по 1956 г. служил в МГУ: 1930-1935 гг. – доцент, с 1935 г. – профессор (докторская степень присуждена без защиты диссертации). Параллельно с этим с 1930 по 1934 г. – доцент Всесоюзного зоотехнического института пушно-сырьевого хозяйства.

В 1931-1932 гг. – заведующий сектором в НИИ птицеводства и птицепромышленности; в 1932-1935 гг. – заведующий научной частью, заместитель директора, консультант ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства. С 1945 г. работал в Институте географии АН СССР, где в 1946 г. организовал Отдел биогеографии, которым и заведовал до 1962 г.

Александр Николаевич Формозов был блестящим популяризатором зоологических и экологических знаний. Своими невероятно популярными книгами «Шесть дней в лесах», «Спутник следопыта»,

«История вывоза белки», «Зверинные гнезда, норы и логовища», «В Монголии», работой издававшегося огромными тиражами журнала «Юный натуралист», которым он многие годы руководил и который сам иллюстрировал, он воспитывал в людях с самого детства любовь и уважение к природе.

Учениками А. Н. Формозова, защитившими у него дипломные работы и кандидатские диссертации после Великой Отечественной войны, были замечательные советские исследователи: Р. П. Зимица, И. В. Зильберминц, К. С. Ходашова, Ю. Н. Куражковский, А. М. Чельцов, Т. В. Кошкина, Л. Г. Динесман, К. М. Эфрон, Л. П. Никифоров, Л. А. Гибет, А. Н. Солдатова, С. А. Крассова (Шилова), Б. Е. Карулин, И. А. Шилов, В. В. Лебедева, Б. А. Голов, Г. Е. Королькова, В. М. Смирин, Ю. А. Дубровский.

Александр Николаевич Формозов был автором работ по зоогеографии Поволжья, Кавказа, степных районов СССР, Монголии, в которых сделал обобщения экологического плана, устанавливающие сложную систему взаимоотношений климата, почв, растительности и животного мира. Рассматривал проблему жизненных или адаптивных форм. Он впервые рассмотрел деятельность позвоночных животных в степных и полупустынных районах, их влияние на особенности почв и растительного покрова степей и показал, что их деятельность – неотъемлемое условие существования более или менее стабильного степного сообщества. Он осуществил важнейшие исследования по изучению роли снежного покрова в эволюции, распространению и экологии млекопитающих и птиц, по динамике численности промысловых животных, вел работы по охотоведению и охране природы. Научные и научно-популярные труды А. Н. Формозова иллюстрировал собственными рисунками.

Научная деятельность А. Н. Формозова во многом была связана с познанием животного мира в его естественной, природной среде. В этом смысле он, безусловно, продолжал традиции основоположников российской экологической школы Карла Францевича Рулье и Николая Алексеевича Северцова, которых называл своими прадедом и дедом за их призыв изучать животных не в кабинетах, а в природной обстановке. Н. А. Северцова он воспринимал как «последнего неинструментального эколога». Это вовсе не означало, что А. Н. Формозов выступал против применения в экологических исследованиях современных технических средств. Он говорил о важности «натуралистического» компонента, который невозможно заменить никакими техническими средствами.

За время своей деятельности он опубликовал более 200 научных работ.

Скончался Александр Николаевич 22 декабря 1973 г. в Москве. Похоронен на Новодевичьем кладбище, на его надгробии изображен горностаи работы его ученика, биолога и скульптора Вадима Моисеевича Смирин (1931-1989).

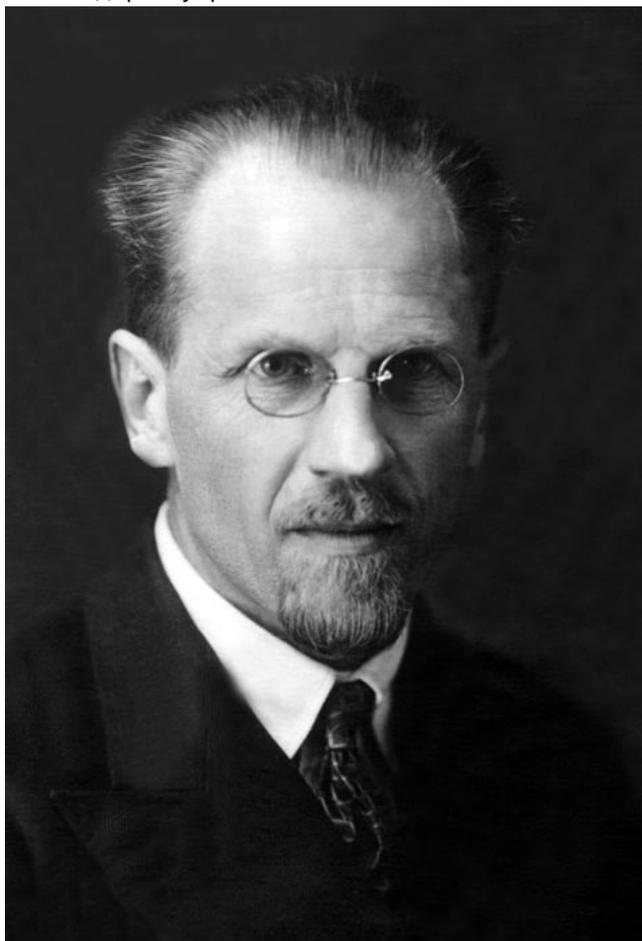
Александр Николаевич Формозов очень тепло относился к талантливым студенткам Симе и Нине. Они платили ему тем же, и когда настали действительно тяжелые военные времена, они все помогали друг другу чем только могли (Формозов, 1980). Судя по работе С. С. Либерман и Н. В. Покровской, влияние на них исследовательской идеологии и внимательного, тонкого натурализма (в самом лучшем смысле этого слова) А. М. Сергеева и А. Н. Формозова было сильным и благотворным.

Мало того, по воспоминаниям Николая Александровича Формозова об услышанном в юности от отца, у известной нам статьи о прыткой ящерице изначально должно было быть три автора: А. М. Сергеев, С. С. Либерман и Н. В. Покровская. Но поскольку к моменту ее предполагаемой публикации А. М. Сергеев уже был осужден и находился в Усольском фильтрационном лагере, то дабы не «хоронить» научный материал, не губить карьеру и не создавать в перспективе проблем двум молодым и ни в чем не повинным девушкам Симе и Нине, имя Алексея Михайловича Сергеева (Алеши) из числа авторов было исключено. Хотя к чести оставшихся авторов нужно отметить, что имя А. М. Сергеева не было категорически вычеркнуто из текста самой статьи, в ней осталось упоминание о том, что он являлся руководителем работы, были также оставлены ссылки на его статьи, опубликованные ранее, еще до ареста, в 1937 и 1939 годах. Надо представлять себе всю жестокость того времени, чтобы согласиться, что это было тяжелое, в чем-то несправедливое, но единственное разумное решение!

Организационно помогал и осуществлял общее кураторство работы С. С. Либерман и Н. В. Покровской заведующий кафедрой зоологии и сравнительной анатомии позвоночных биологического факультета МГУ профессор Борис Степанович Матвеев.

Борис Степанович Матвеев родился 20 сентября 1889 г. на хуторе своего отца Степана Григорьевича Матвеева в Бобровском уезде Воронежской губернии. Его отец был земским служащим, мать Анна Петровна – учительница гимназии. В 1908 г. он закончил Московскую гимназию им. Г. Шелапутина и поступил на естественное отделение физико-математического факультета Московского университета. В 1913 г. окончил университет по специальности «зоология и сравнительная анатомия». Выполнял специальные работы под руководством профессора Михаила Александровича Мензбира, а затем профессора Алексея Николаевича Северцова. В 1913 г. был оставлен при университете, а в 1915-м

избран внештатным, а затем штатным ассистентом в Институте сравнительной анатомии МГУ. В 1914 г. был отправлен в заграничную командировку, работал на Неаполитанской зоологической станции.



Профессор Борис Степанович Матвеев
Professor Boris S. Matveev

С 1918 г. Борис Степанович занимал должность старшего ассистента и заведующего хозяйством Института сравнительной анатомии МГУ; в 1923 г. был избран штатным научным сотрудником НИИ зоологии (НИИЗ) МГУ; в 1926 г. стал приват-доцентом МГУ; в 1927 г. утвержден в должности доцента МГУ по сравнительной эмбриологии; в 1930 г. назначен действительным членом НИИЗ МГУ. С 1930 по 1935 г. был старшим зоологом и заместителем директора лаборатории эволюционной морфологии Академии наук СССР (ныне Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН); с 1935 г. – заведующий лабораторией онтогенеза этого института.

В феврале 1931 г. назначен профессором, заведующим кафедрой зоологии и сравнительной анатомии позвоночных биологического факультета МГУ и заведующим лабораторией морфологии позвоночных НИИЗ МГУ. В 1934 г. утвержден наркоматом просвещения в должности профессора МГУ и действительного члена НИИЗ МГУ, получил ученую степень доктора биологических наук по разделу «зоология и эволюционная морфология».

Борис Степанович Матвеев принимал участие в написании учебника «Зоология» для педагогических вузов, редактировал учебник «Общая биология» А. Ф. Шелла (1933) и «Руководство по зоологии» в восьмитомном издании МГУ. Кроме того, занимался редактированием трудов Института эволюционной морфологии, трудов А. Н. Северцова. В 1923–1935 гг. состоял членом редакции «Зоологического журнала», в 1935–1937 гг. – членом редакционного совета журнала «Успехи современной биологии». В 1934–1938 гг. заведовал отделом морфологии в реферативном «Биологическом журнале». С 1942 г. был заместителем ответственного редактора «Зоологического журнала».

Скончался Борис Степанович на своей даче в Подмоскowie 21 сентября 1973 г., похоронен на Новодевичьем кладбище.

В заключение хотелось бы сердечно поблагодарить тех людей, которые откликнулись на мой призыв восстановить память о Серафиме Соломоновне Либерман и Нине Викторовне Покровской – авторах одной из первых серьезных и важных статей по термобиологии рептилий. Все они вложили свой труд, поделились воспоминаниями и предоставили материалы из своих семейных архивов. Это Валентина Федоровна Орлова, внучка Серафимы Соломоновны Либерман – Марина Либерман (Smith), дочери Нины Викторовны Покровской – Татьяна Геннадьевна Цветкова и Ольга Геннадьевна Куликова, а также Николай Александрович Формозов.

Библиография

Васильев Б. Д., Васильева А. Б. Жизнь и научное наследие Алексея Михайловича Сергеева (1912–1943) [Life and scientific legacy of Alexei Mikhailovich Sergeyev (1912–1943)] // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 11. С. 1283–1290.

Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы [Materials on ecology of sand lizard] // Зоологический журнал. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.

Любарский Г. И. История Зоологического музея МГУ: Идеи, люди, структуры [The history of Zoological museum of Moscow state university: Ideas, people, structure]. М.: КМК, 2009. 744 с.

Формозов А. А. Александр Николаевич Формозов (1899–1973) [Alexander Nikolaevich Formozov (1899–1973)] / Отв. ред. д-р геогр. наук А. А. Насимович. М.: Наука, 1980. 152 с.

Черлин В. А. О статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской по термобиологии прыткой ящерицы (1943 г.) [About the article by S. S. Liberman and N. V. Pokrovskaya on the thermal biology of sand lizard (1943)] // Принципы экологии. 2014. Т. 3. № 3. С. 25–32.

Шелл А. А. Общая биология. Пособие для мединститутков и университетов [Common biology. A manual for medical institutes and universities]. М.; Л.: Медгиз, 1933.

Biographical material about S. S. Liberman and N. V. Pokrovskaya – the authors of the article on thermal biology of the sand lizard, 1943, and about the people involved in that work

**CHERLIN
Vladimir**

Petrozavodsk state university, cherlin51@mail.ru

Keywords:

S. S. Liberman
N. V. Pokrovskaya
biography

Summary:

The article gives some biographical data about the authors of wonderful, landmark article on the thermal biology of the sand lizard. It was published in 1943, and in our opinion it was the first serious article on thermal biology of reptiles, which should consider the beginning of the researches in this scientific field. In 1940-s Serafima S. Lieberman and Nina V. Pokrovskaya were the students of the biological faculty of Moscow state University and worked in the Department of vertebrate zoology. Together with the whole country, they bravely endured the difficulties of the great Patriotic war and, as best they could, contributed to the victory. Their scientific supervisors were the remarkable biologists who worked at the same Department: A. M. Sergeev, Prof. A. N. Formozov and Prof. B. S. Matveev, and that perhaps helped their work to become so important. Later, however, they did not link their activities with Herpetology and worked in other fields of biology. Sima Lieberman and Nina Pokrovskaya were warm friends all their lives. Their children and grandchildren maintain good relations up today.

References

- Vasil'ev B. D. Vasil'eva A. B. Life and scientific legacy of Alexei Mikhailovich Sergeev (1912–1943), *Zoologicheskij zhurnal*. 2012. T. 91. No. 11. P. 1283–1290.
- Liberman S. S. Pokrovskaya I. V. Materials on ecology of sand lizard, *Zoologicheskij zhurnal*. 1943. T. 22. No. 2. P. 247–256.
- Lyubarskiy G. I. The history of Zoological museum of Moscow state university: Ideas, people, structure. M.: KMK, 2009. 744 p.
- Formozov A. A. Alexander Nikolaevich Formozov (1899–1973), *Otv. red. d-r geogr. nauk A. A. Nasimovich*. M.: Nauka, 1980. 152 p.
- Cherlin V. A. About the article by S. S. Liberman and N. V. Pokrovskaya on the thermal biology of sand lizard (1943), *Principy ekologii*. 2014. T. 3. No. 3. P. 25–32.
- Shell A. A. Common biology. A manual for medical institutes and universities. M.; L.: Medgiz, 1933.



Слово о ГИС в экологии

КОРОСОВ
Андрей Викторович

*Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru*

© 2017 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 12 апреля 2017 года

В издательстве Петрозаводского университета недавно вышла книга о принципах и методах использования ГИС в экологии ([Коросов, Зорина, 2016](#)).

Рассмотрены приемы создания географических информационных систем (ГИС), ориентированных на изучение пространственной структуры растительности, животного населения и определяющих их факторов. На конкретных примерах эколого-биологических исследований показано использование ГИС-технологии: картирование результатов полевых наблюдений, дешифрирование и анализ аэро- и космических снимков, построение векторных карт, картограмм, получение пространственной информации с карт, перевод изображенных объектов в числовую форму, считывание с карты атрибутивной информации, формирование выборок, доступных для количественной и статистической обработки, дешифрирование, районирование, зонирование, интерполяция, экстраполяция, оверлей и т. д.

Все примеры выполнены с использованием QuantumGIS (QGIS) – условно-бесплатной программы настольной картографии. Целый ряд достоинств позволяет ей конкурировать с известными продуктами MapInfo и ArcGis; в их числе – доступность, возможность работать на платформе Windows и Linux, работы с файлами разных форматов, множество конверторов, интуитивно понятный интерфейс, русифицированное электронное руководство пользователя, интеграция с GDAL и GRASS, большое число дополнительных модулей, бесплатный доступ к картам и снимкам через Интернет и многое другое.

Книга представляет собой базовое учебное пособие для дисциплин, связанных с применением ГИС в экологии. Она адресована студентам, преподавателям, научным сотрудникам биологических специальностей и всем, кто интересуется ГИС-технологиями.



Библиография

Коросов А. В., Зорина А. А. Экологические приложения Quantum GIS [Ecological applications of Quantum GIS]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 211 с.

A word about GIS in ecology

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

References

Korosov A. V. Zorina A. A. Ecological applications of Quantum GIS. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2016. 211 p.