

Граница на заморе, или Что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию

Д.И.Берман¹, Н.А.Булахова^{1,2}

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан, Россия)

²Томский государственный университет (Томск, Россия)



Определить факторы, лимитирующие распространение биологических видов на территориях без выраженных географических преград, — задача сложная. Именно такая ситуация сложилась с восточной границей ареала травяной лягушки (*Rana temporaria*), проходящая в Западной Сибири почти по меридиану между Уралом и Обью. Судя по результатам лабораторных экспериментов, сдерживать продвижение лягушки на восток могут заморы — катастрофическое уменьшение концентрации растворенного в воде кислорода зимой. В водоемах значительной части Обь-Иртышского бассейна содержание кислорода падает много ниже 3 мг/л, что не способна переносить зимующая в воде лягушка. Пример ограничения ареала травяной лягушки заморами может оказаться модельным и быть полезен при анализе формирования границ разнообразных гидробионтов Западной Сибири, характер распространения которых ранее объясняли иными факторами.

Ключевые слова: травяная лягушка, *Rana temporaria*, ареал, Западная Сибирь, концентрация кислорода в воде, заморы, гипоксия.



Даниил Иосифович Берман, профессор, доктор биологических наук, заведующий лабораторией биоценологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Специалист в области экологии северных организмов и палеоэкологии плейстоцена. Член редколлегии и постоянный автор журнала «Природа».
e-mail: aborigen@ibpn.ru



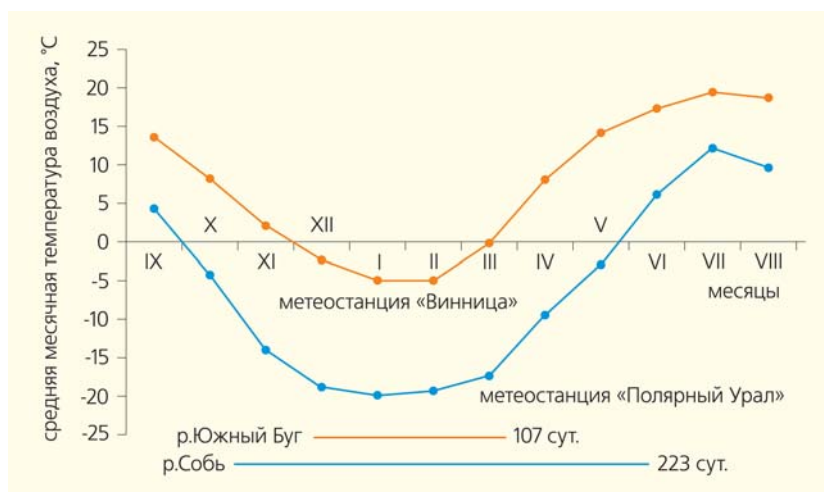
Нина Антоновна Булахова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник той же лаборатории и старший научный сотрудник лаборатории биоразнообразия и экологии Томского государственного университета. Область научных интересов — популяционная экология и адаптивные стратегии пойкилотермных животных на Севере.
e-mail: sigma44@mail.ru

«**П**устил стрелу Иван-царевич, и воткнулась она в землю рядом с лягушкой...», которая, скорее всего, была обыкновенной, или травяной (*Rana temporaria*), поскольку это один из самых распространенных и массовых в Европе видов семейства настоящих лягушек (Ranidae). Живет на лугах и во влажных перелесках, на речинах и в садах, нерестится в лужах, кюветах, прудах, причем поднимается она даже в горы — от севера Пиренеев до Урала, а зимует преимущественно в реках. Травяная лягушка нетребовательна к положительным температурам и к пище (как многие амфибии, может и вовсе обходиться без нее неделями). Многочисленна, легко добывается, неприхотлива в содержании, а потому — мечта исследователя. Из-за такой «покладистости» она стала универсальным лабораторным животным, подобно дрозофилам, сверчкам, аксолотлю, цветным мышам и крысам, теперь еще и планарии. Только не размножают лягушку в лаборатории, а ловят массами на нересте и зимовке в подходящих местах.

Ничем не примечательная на вид, одним словом — обыкновенная, или травяная, лягушка.

Фото Н.А.Петруниной

Не будем перечислять, какие черты анатомии, физиологии, генетики, филогеографии, экологии, разного рода изменчивости и т.д. изучены у травяной лягушки. Напротив, можно поставить в тупик зоолога, попросив его назвать плохо известные стороны жизни этого вида. Между тем такая сторона есть, она ярка, широко известна специалистам, но воспринимается ими как данность, и лишь изредка и лишь немногие пытаются ее объяснить.



Пример экологической валентности травяной лягушки. Она многочисленна в долине р.Южный Буг (юго-запад Украины), но и в р.Собь (которая впадает в Обь в ее низовьях) — не редка. Продолжительность сезона с отрицательными температурами отличается на северной и южной реках более чем вдвое. Во многих южных популяциях часть травяных лягушек проводят теплую зиму на суше. Но на севере и в горах из-за низких температур и малой холодостойкости они могут пережить длинную зиму (в некоторых регионах — более девяти месяцев) только в водоемах.



Ареал травяной лягушки (по: [4], с изменениями). Извилистые границы свойственны горным территориям, прямолинейные — равнинным. На северо-востоке граница ареала в общих чертах повторяет переход лесов в лесотундры, на юге Русской равнины — лесов в лесостепи и степи. Почему восточная граница ареала «сечет» Западную Сибирь по равнине почти с севера на юг, не доходя до Оби и Иртыша? — вопрос, на который мы пытаемся ответить в статье.

Речь идет о восточной границе ареала (южная — не в счет: что делать лягушке в степях?). Но прежде о самом ареале.

Травяная лягушка населяет почти всю Европу, не только лесную ее часть, но даже побережье Скандинавского п-ова. Местами весьма многочисленна. Так, в бассейне р.Южный Буг летом на увлажненных лугах можно насчитать почти 100 особей на гектар, а осенью в широколиственных лесах

и того больше — до 122 [1], т.е. на каждой сотке (10×10 м) по лягушке! На севере *R.temporaria* доходит вплоть до тундр, например по речным долинам — до центральной части основания п-ова Канин [2]. Населяет не самое комфортное место для амфибий на свете — долины рек Полярного Урала; у верхней границы лесного пояса Северного, Среднего и тем более Южного Урала травяная лягушка нередко встречается в большом числе [3]. Таким образом, Урал — не препятствие для нее: судя по значительной численности, она как бы не замечает этих невысоких гор.

Из приведенного краткого описания следует, что капризной эту лягушку в отношении климата уж никак не назовешь. Но восточная граница ее распространения в Зауралье идет с севера на юг, что, несомненно, свидетельствует о столь же почти «прямолинейном» препятствии. Оно вряд ли связано с климатом — уж очень весомым должен быть такой барьер. Более того, ареал травяной лягушки заканчивается не на Урале (что зоогеографически привычно: граница по горному водоразделу), а по ближайшей равнинной части Зауралья, едва (разумеется, в масштабах Западной Сибири) отступая от хребта на восток: где-то — почти вплотную к горам, где-то — немного уходя от них.

Может быть, дело в особенностях природы восточного склона, возникающих из-за экранирующего действия Урала на воздушные массы, идущие с Атлантики? Да, европейский и азиатский склоны Урала по климату несколько разнятся. Тому свиде-

тельство — высотное распределение лесной растительности: на восточном лес заканчивается примерно на 100 м выше, чем на западном. Но это же ничего не значащая мелочь для травяной лягушки по сравнению с климатической амплитудой в пределах ее ареала!

Таким образом, успешно преодолев Полярный, Северный и Средний Урал, травяная лягушка останавливается, и граница ее распространения без видимых причин «перерубает» поперек бассейны сбегающих с гор многочисленных рек. Лишь на самом севере она почти вплотную подходит к Оби, а по югу Зауралья продвигается на восток вплоть до Тобола, но не далее...

Уникальна ли травяная лягушка или другие виды амфибий тоже как-то реагируют на этот скрытый, пока непонятной природы, рубеж?

Попутчица до Урала

В Европе травяная лягушка на значительной части ареала обитает вместе с неизменной спутницей — остромордой лягушкой (*R. arvalis*). Вместе они достигают Урала, переваливают его, но в Зауралье травяная останавливается как вкопанная, а остромордая продвигается на восток. Она колонизовала почти всю Западную Сибирь, заселила не только долины, но и междуречья; в центре и на юге региона *R. arvalis* — «фоновый» вид [5]. Несмотря на суровый климат Сибири, остромордая лягушка зимует на суше — холод не препятствие для нее, и она идет много дальше, до Забайкалья, и по долине Лены узким языком проникает в Южную Якутию.

В Западной Сибири есть еще один широко распространенный вид — сибирская, или амурская лягушка (*R. amurensis*), пришедшая с Дальнего Востока и из Восточной Сибири. Это небольшая лягушка с бросающимися в глаза кроваво-красными пятнами на нижней стороне тела. Она связана с водой не только во время размножения, но и на зимовке. В поймах Оби местами обычна, но отсюда не выходит на водораздельные пространства, в отличие от остромордой [5].

Таким образом, двум из трех видов бурых лягушек Западно-Сибирская равнина подходит, а травяной — нет. Надо ли говорить о том, что эта равнина — колоссальная по размерам географическая страна, разумеется, с необозримым разнообразием вариантов поверхностных вод, климатов и их составляющих, ландшафтов и тем более биото-

пов. Есть из чего выбрать! Но восточная граница распространения травяной лягушки, напомним, «рублена по живому».

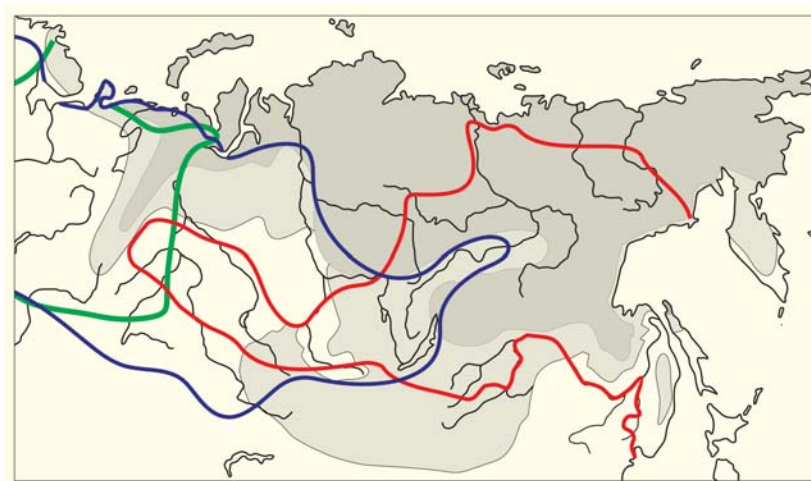
Что же служит столь четким, непреодолимым и в то же время невидимым барьером на пути экологически широковалентной травяной лягушки в северные и средние части Западной Сибири и вообще в Азию?

Но прежде зададимся отрезвляющим вопросом сухого реалиста: так ли важно это знать, не праздное ли любопытство, стоит ли игра свеч? Полагая, что ответом будет тройное «да»: важно, не праздное, игра стоит свеч, по крайней мере, в следующих отношениях.

Во-первых, травяная лягушка живет рядом с нами, буквально бок о бок, и потому мы должны знать о ней по возможности все: что любит, чего избегает, в конце концов — чего от этой лягушки ждать, например, при изменении климата.

Во-вторых, досадно же и подозрительно: много чего про вид можем рассказать, а на простейший, казалось бы, вопрос ответить не в состоянии. Это означает, что не учитываем, несомненно, что-то принципиально существенное.

В-третьих, выявление факторов, определяющих границы ареалов, — традиционная задача биогеографии, и она далеко не всегда проста. Особенно трудна она, когда граница проходит по территориям без явно выраженных географических рубежей. Именно таков случай с восточным краем распространения травяной лягушки: Урал преодолен, очевидная преграда позади, но что-то останавливает вид на однообразной (на наш, но не лягушачий взгляд) в физико-географическом плане территории. Если поймем, в чем причина, получим, помимо всего прочего, хорошую модель границ ареала на территориях без очевидных рубежей.



Границы ареалов травяной (зеленая линия), остромордой (синяя) и сибирской (красная) лягушек на фоне сплошной (темно-серая заливка) и прерывистой (светло-серая заливка) мерзлоты.

Конкуренция? Паводки?

Если понять разницу требований к среде живущих в Европе бок о бок травяной и остромордой лягушек, можно надеяться найти фактор, не пускающий первую на восток из «ближнего» Зауралья. Биотопическое распределение бурых лягушек в пределах ареалов обсуждалось не раз. Потребовались большие усилия разных авторов и коллективов, чтоб хотя бы частично разделить предпочтения видов, которые касаются заселяемых ландшафтов, биотопов, влажности, термических условий, сезонных особенностей, характера нерестовых водоемов и т.д.

Например, зоологи во главе с Ю.Г.Пузаченко проанализировали распространение трех видов лягушек — травяной, остромордой и сибирской — в зависимости от 126 параметров географической среды (108 — климата, 6 — рельефа, 12 — продуктивности) [6]. Да, некоторые различия есть, но они никак не объясняют, почему остромордая идет на восток, а травяная останавливается сразу за Уралом. Анализ структуры ниш и биотопических предпочтений проведен также крупнейшими знатоками обсуждаемых видов А.С.Северцовым с коллегами [7] и А.П.Кутенковым [8].

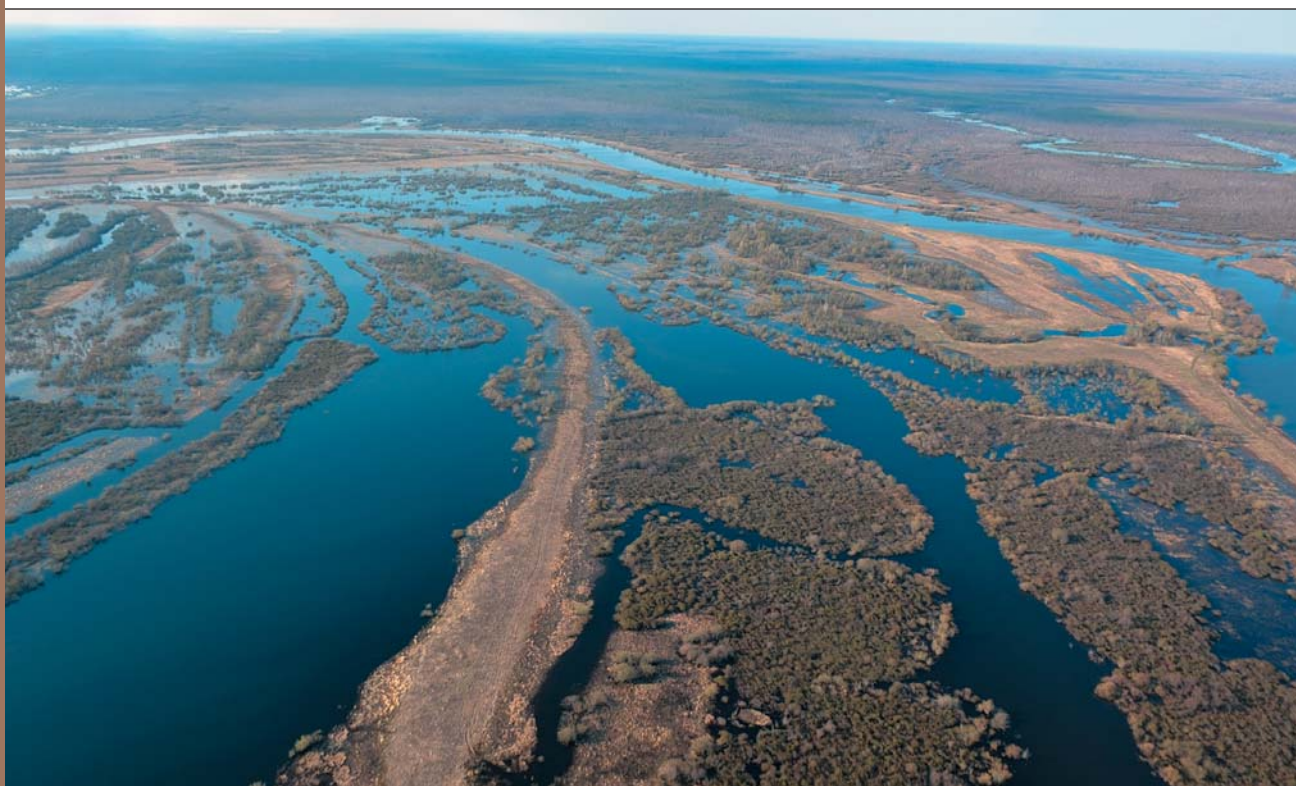
Патриарх советской и российской герпетологии В.И.Гаранин предположил, что одной из возможных причин отсутствия травяной лягушки в бассейне Оби могут быть конкурентные отношения с си-

бирской лягушкой [9]. Однако этому противоречит отсутствие первого вида в подходящих, казалось бы, для него местах даже там, где нет и второго.

А.П.Кутенков связывает ограниченное распространение травяной лягушки в Западной Сибири с огромными разливами во время половодий [8], которые могут служить «железным занавесом», не пускающим травяную лягушку дальше узкой полосы Зауралья. Ранее подобная идея была высказана М.М.Пикуликом, который отсутствие травяной лягушки в пойме р.Припять объяснял именно высокими паводками [10].

В Западной Сибири, в частности «...в Салехардской пойме Оби, по среднемноголетним данным, низины заливаются на 93.5, гривы на 75 и вся пойма на 7 дней» [11, с. 381]. Средняя продолжительность половодья в низовьях «пограничного» для травяной лягушки Иртыша почти такая же, как в Оби. Кроме того, в нижнем течении обычное явление — подпор уровня обскими водами, который в отдельные годы распространяется на 250–300 км по Иртышу.

Наводнения, конечно, — важный мощный фактор, обязывающий с собой считаться не только людей. Но широко известно, что травяная лягушка — отнюдь не облигатный обитатель пойм, она может жить и вне их, например на лугах, в разреженных мезофитных лесах внепойменных террас,



Половодье у стационара Томского государственного университета «Кайбасово» (Кривошеинский р-н, Томской обл.), снятое с мотодельтаплана. Даже в средний по водности год пейзаж выглядит катастрофично впечатляюще.

Фото А.А.Николенко

не заливаемых по определению. Таким образом, не в половодьях дело...

Остромордая лягушка тоже обычна не только на междуречьях и на внепойменных террасах, но и в поймах, однако столь категорично, как травяной, ей половодья, очевидно, не мешают. Более того, третий вид лягушек — сибирская — на Оби и ее крупных притоках живет исключительно в поймах, никуда не уходя от них [5]. Трудно представить механизм, связанный с половодьем, который не мешал бы жить сибирской лягушке, но абсолютно препятствовал бы самому существованию травяной на гигантской территории Обь-Иртышского бассейна. Так что половодья должны быть приняты во внимание, но пока не могут рассматриваться в качестве главного фактора, блокирующего колонизацию травяной лягушкой Западной Сибири.

Зимовка?

Все сказанное касается весенне-летней обстановки, но лягушки-то осенью не вымирают (как многие беспозвоночные) и не улетают с утками на юг, как в известной сказке, а только уходят на зимовку. Между тем в большинстве работ если и обсуждается этот сезон, то не принимаются во внимание реальные места расположения: на суше или в воде.

Но именно в этом вкусы травяной и остромордой лягушек расходятся радикально. Травяная в холодных регионах всегда зимует в воде, непременно проточной, т.е. в реках и речках. В это время лягушки вялые, но не «спят» и, будучи потревожены, удирают. Бывает, останутся с осени на суше под кучей прелых мокрых листьев; если не промерзнут, считай, повезло, но такой исход для холодных регионов — исключение, не правило. Травяная не переносит морозов, ее предел в этом отношении -2.5°C ; при -3.5°C она, безусловно, гибнет.

Почти такие же характеристики холодостойкости имеют дальневосточная и сибирская лягушки (табл.1). И та и другая зимуют, разумеется, в воде [12], первая — в реках, вторая — в озерах. Поэтому говорить о тяготении сибирской лягуш-

Таблица 1

Доля (%) выживших лягушек после их содержания в течение трех суток при отрицательных температурах [12].

Температура, $^{\circ}\text{C}$	Виды лягушек		
	травяная	дальневосточная	сибирская
-1.5	100	100	100
-2.5	40	50	100
-3.5	0	0	0

Примечание. В каждой выборке по 6–10 животных.



Река Сестра в окрестностях г.Дубна (Московской обл.). В ней, конечно, проводят зиму травяные лягушки. Речка для Подмоскovie и всей средней полосы — вполне обыкновенная. Как и травяная лягушка.

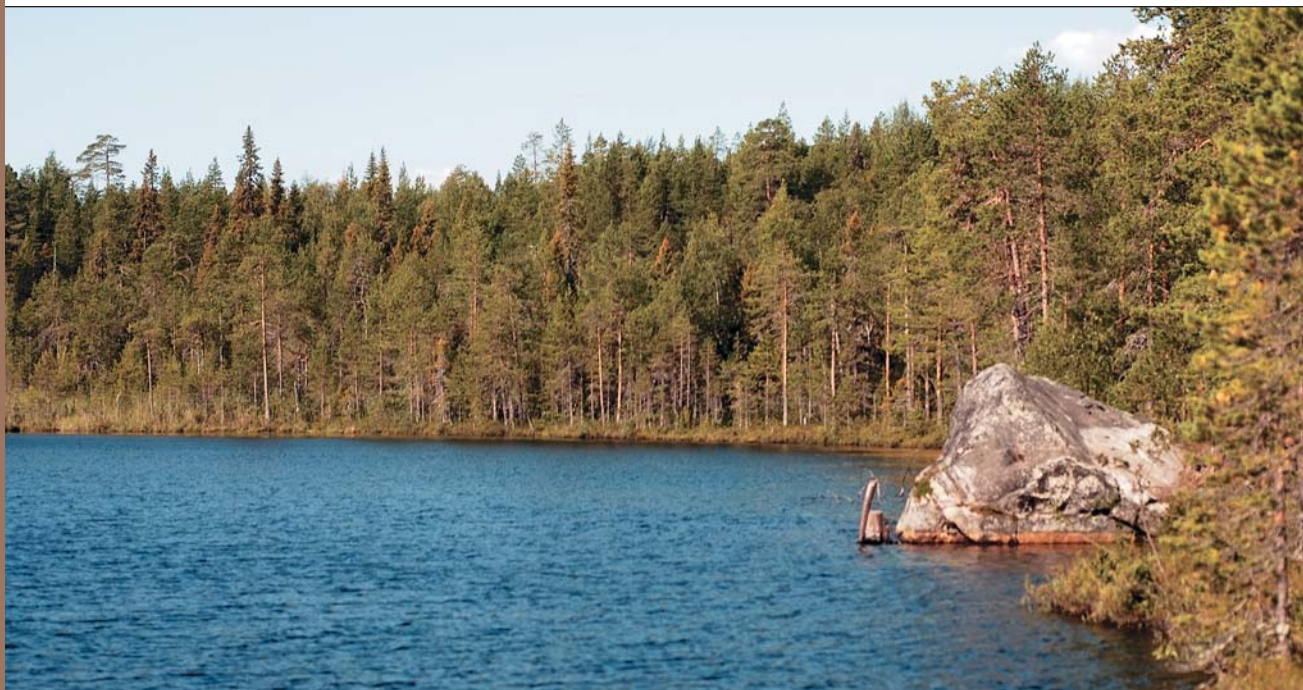
Фото Е.А.Дунаева



ки к наиболее холодным зимой регионам [6] можно лишь формально, замалчивая ее зимовку исключительно в водоемах (а не на суше). Когда она в воде, ей все равно, что «за бортом»...

Остромордая же лягушка, напротив, в подавляющем большинстве случаев остается на суше, забивается в ямы со слежавшимися влажными листьями, в мох, в осоковые кочки, в норки, под трухлявые пни, где зимой полностью промерзает. Так что зимняя жизнь тоже не касается ее до весны. Находили изредка остромордую лягушку зимующей в воде, и эти случаи нуждаются в специальном внимании.

Итак, остромордая зимует на суше, промерзая «в стекло»; травяная — в реках и речках, сибирская — исключительно в озерах. Что из этого полезно для поиска факторов, препятствующих колонизации нашей лягушкой Западной Сибири? Мы знаем ответ, он имеет прямое отношение именно к зимовке травяной лягушки, но, сохраняя интригу, сообщим его чуть позже.



Окрестности озер в Мурманской обл., в пригороде Кандалакши (вверху), и в Северной Карелии, у железнодорожной станции Пяконда (внизу), — обычные местообитания травяной лягушки. В Фенноскандии ареал далеко выдается на север, почти до 71° с.ш.

Фото Е.А.Дунаева



Самцы травяной лягушки покинули места зимовки и, поджидая самок, расположились на «нерестилищах» — не полностью освободившихся от льда мелководных стоячих водоемов, во временных лужах, залитых понижениях, канавах и т.д. «Брачные хоры» слышатся в это время почти круглые сутки. Московская обл., Звенигородская станция биофака МГУ имени М.В.Ломоносова.

Фото О.М.Германт

Оксюморон от географии

Он звучит так: *малоизвестный (широкой публике) крупнейший географический феномен не только Западной Сибири, но и всей Северной Азии*. В герпетологической литературе о нем есть упоминание буквально в одну строку (см. ниже), потому мы вслед за коллегами не рассматривали его в начале поисков причин «рубленности» восточной границы распространения травяной лягушки. Но поработав с этим видом в лаборатории, поняли очевидность связи ответа на вопрос с обсуждаемым феноменом. Итак.

Известно, что зимой большая часть рек Обь-Иртышского бассейна, занимающего Западно-Сибирскую равнину, объединена общей особенностью, которую одним из первых описал еще П.С.Паллас: они на значительном протяжении непригодны для жизни рыб. «...В сентябре, когда уже лед итить начинает, [рыбы] сплывают в низ, дабы зимою поспеть в Океан прежде, нежели вода в реках подо льдом замрет. Сие задхнение текущих рек (*) под льдом не только в тихих и небольших речках уже в декабре и в изходе ноября случается, как то выше Тобольска, в Оке, Оми, Ишиме, Вагае, в Березовском же уезде в Полуде,

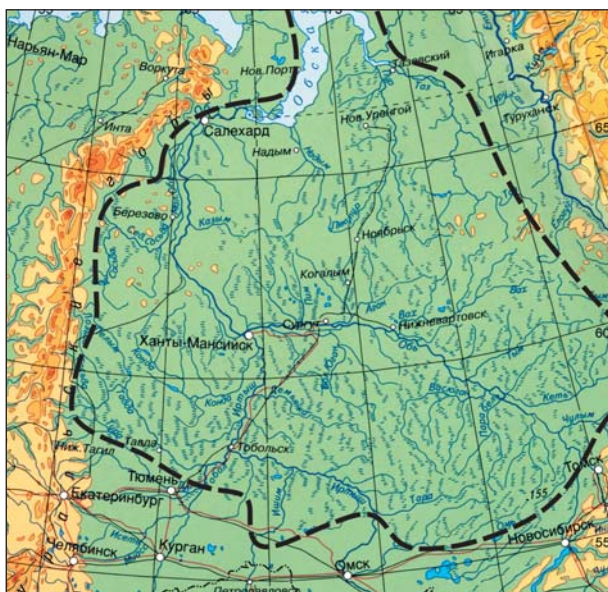
Надыме, Пуре и Тазе; но после нового году и в Оби на величайшем пространстве бывает... (*В Сибири называют сию мертвою водою, или реки замирают)» [13, с. 108].

Сведения об этой специфической черте Обь-Иртышского бассейна можно найти в более поздних отчетах путешественников по Сибири и статьях ученых в таких красочно воспринимаемых ныне выражениях, как: «река загорается»; «замирание рыб, мор, дух, загар, замор, ржавец»; «вода имеет цвет крепкого настоя чая»; «рыба становится белой как снег, на жабрах откладывается «ржавица», какой-то порошок темно-бурого цвета» [14–17]. Путешествующий по Туре, Тоболу, Иртышу и Оби А.Павлов приводит мнение местных жителей, согласно которому г.Сургут был основан не на берегу Оби, а на удалении от него, потому что «обская вода зимой негодна для пищи; тогда вода задыхается, бывает загарь» [14, с.110].

Долгое время причина «замирания» (или по современному *замора*) рек была неясна. Паллас, например, пишет: «...причиною ж тому не иное что, как иловатое дно, самое качество воды, тихое течение и примесившаяся из земли соль, которую Иртыш и Ишим приносят» [13, с.108]. Вероятно,



Распределение болот (выделены зеленым) на Западно-Сибирской равнине. Заболоченность особенно велика (до 70%) в междуречье Надыма и Пура, на водоразделах Оби, Иртыша и Конды [19].



«Великий замор» площадью около 1.3 млн км², детально очерченный Н.А. Мосевичем в 1947 г. — обширнейший заболоченный водосборный бассейн Западной Сибири [21]. Берущие начало вне его границ Обь, Иртыш, Тобол, Вагай, Ишим, Тура, Тавда и некоторые другие реки остаются на большем или меньшем протяжении незаморными. Для рек, полностью лежащих в пределах заболоченной территории, заморы, напротив, характерны от истоков и почти до устья.

только в 1929 г. Б.Н. Городков, опираясь на исследования сотрудников Научно-промысловой экспедиции и проведя собственные гидрохимические анализы, определил, что причина возникновения заморов в реках Западной Сибири — недостаток кислорода [18].

Городков же показал уникальность Оби в этом отношении по сравнению с Волгой и Енисеем: «К 1 декабря, когда поступление свободного кислорода из воздуха отрезано ледяной толщей и снеговым покровом, вода Енисея была насыщена им более чем на 100%, Волги на 91%, а подледные воды Оби имели дефицит растворенного кислорода в 25.5%, Васюган же даже в 74.6%. Дефицит кислорода в Оби достигает зимой 83%, а в Васюгане и др. притоках 98%, чем эти реки резко отличаются от Волги и, особенно, Енисея» [18, с. 469]. Добавим, что отличаются они и от рек Восточной Сибири, Якутии, Магаданской обл., Чукотки, Камчатки. Большая часть площади их бассейнов горная, а потому реки не знают заморов. Благодаря исследованиям многих натуралистов и ученых сейчас известно, что зимние заморы в водотоках Обь-Иртышского бассейна — результат, прежде всего, поступления в речную сеть болотных вод, из которых кислород извлечен в основном при окислении органики и продолжения этого процесса уже в речных водах. А средняя заболоченность территории Западно-Сибирской равнины достигает 50% [19]. Подобных по размеру регионов с такой долей болот в мире, вероятно, больше нет. Отсюда и масштаб заморов.

Еще в 1934 г. В.Иванчинов подробно описал процесс образования обского замора [20]. Наибольшую роль в его развитии играют притоки среднего течения Оби: Кеть, Чая, Парабель, Васюган, Тым и др., берущие начало в болотных массивах. Благодаря им к декабрю-январю в Оби у г. Колпашево скапливаются бедные кислородом воды и далее, принимая в себя по пути воды других болотных притоков, со скоростью 30–40 км в сутки распространяются вниз по течению до устья и далее — почти до середины Обской губы (это более 2 тыс. км!). Замору в Оби способствует приуроченность межени (самых низких уровней в реке за год) к зиме, когда значительную долю стока дают болотные притоки. Из-за влияния построенной в конце 1950-х годов Новосибирской ГЭС граница заморной зоны сместилась почти на 200 км вниз по течению — от Тогура к Тымску.

Переносят замор немногие виды (наиболее устойчивые среди них — караси), тогда как «благородная» рыба — осетровые, сиги (впрочем, как и большинство карповых) — не выдерживают [21].

Обратим внимание, что приведенные выше цитаты датированы концом первой трети XX в.; современные ихтиологи про заморы знают в дета-

лях. У людей, далеких от ихтиологии и гидрологии, разговоры о ежегодных зимних заморах Оби вызывают недоверие. Какие заморы, если в Оби немного ниже Новосибирска Рыбнадзору есть что охранять! Изредка даже такая роскошная, безусловно, чистоводная рыба, как нельма, ловится браконьерами у плотины Новосибирской ГЭС.

Номады

Но все именно так: заморы, нельма и другие прекрасные виды рыб совместимы! Ежегодные гигантские по протяженности заморы выработали особую стратегию сезонного поведения населения рыб — номадность, т.е. дальние сезонные миграции. Некоторые виды с приходом заморных вод мигрируют — порой на громадные расстояния, в притоки, дренирующие незаболоченные территории, или даже в Обскую губу. Кроме того, рыбы скапливаются на зимовку в известных от века рыбакам *живунах*, или *живцах*, — ограниченных по площади местах, где вода обогащается кислородом: например, под полыньями, образующимися у выходов более теплых, чем вода в реке, родниковых вод; участках с пустотами подо льдом, образующихся при снижении уровня реки, и т.п. Рыба уходит также в притоки с не столь значительным падением содержания кислорода. Кто куда от заморов!

С наступлением весны и сопутствующим обогащением русловых вод через полыньи кислородом рыбы трогаются в обратный путь, некоторые опять на громадные расстояния. Потому и номадность.

Парадоксально, что при этом, по мнению Н.А. Мосевича, «Обь-Иртышский бассейн был и остается продуктивнейшим бассейном Сибири, а в его заморной зоне, и в частности там, где заморные условия наиболее выражены, находятся его наиболее продуктивные районы» [21, с.51]. Увы, находились...

К настоящему времени ихтиофауна Оби, Иртыша и их уральских притоков фундаментально изучена. Наиболее значительные итоги изложены в коллективной монографии «Экология рыб Обь-Иртышского бассейна» [22]. Существует много «бассейновых» книг по притокам Оби и Иртыша. Однако заморы в реках — крупнейшая географическая и биогеографическая закономерность не только Запад-

ной Сибири, но и России — «не по чину» скупо отражены за пределами специальной литературы.

Хотим предостеречь читателя: сказанное в данном разделе про уникальность заморов в бассейне Оби относится к их масштабности, но не означает, что они случаются только здесь. Это явление распространено и в других холодных регионах: в Северном Казахстане и Северном Китае, в Приамурье, в Якутии и т.д. Но там оно свойственно прежде всего непроточным и неглубоким водоемам, в основном озерам, в том числе и термокарстовым. Реки, дренирующие заболоченные территории, тоже могут быть заморными.

Граница на заморе

После знакомства с предыдущим разделом читателю, как и нам в свое время, уже нетрудно догадаться, что причина, обуславливающая восточную границу ареала травяной лягушки, может лежать в отношении вида к недостатку кислорода (гипоксии) в зимовочных водоемах.

Поиски в литературе были недолгими, так как этот раздел физиологии амфибий относительно мало разработан, причем в основном на американских видах. Принято считать, что амфибии малоустойчивы к гипоксии, по способности переносить недостаток кислорода в воде они находятся между млекопитающими, с одной стороны, и черепахами и карасями, с другой [23]. Самой толерантной к не-



Река Медведка (север Томской обл.). Малые водотоки из дренируемых ими болот — основа Обского замора. Цвет их воды коричневатый из-за растворенной и взвешенной органики. Таков он и в Оби от Васюгана до впадения Иртыша. Ниже на значительном протяжении правая часть течения остается коричневой («Обской»), а левая — не окрашенной («Иртышской»).

Фото Л.Г. Колесниченко

достатку кислорода среди европейских видов семейства настоящих лягушек до последнего времени считалась именно травяная, которую исследователи, естественно, не обошли повышенным вниманием. По экспериментальным данным наших коллег, она способна прожить безбедно не менее четырех месяцев в воде с содержанием кислорода 5.1 мг/л при температуре 3°C [24]. В результате наших экспериментов выяснилось, что порог минимальной концентрации кислорода, при котором травяная лягушка может длительно (месяцами) благополучно существовать во время зимовки, лежит в диапазоне 3–4 мг/л (данные получены при участии Е.Н.Мещеряковой). И в тех и в других исследованиях животные погибали в течение одной-двух недель при снижении содержания кислорода до 2–2.6 мг/л.

Полное (100%) насыщение воды кислородом при 3°C — 13.5 мг/л, и, как нетрудно подсчитать, 3–4 мг/л составляют 22–30%, а 2–2.6 мг/л — лишь 15–19%. Много это или мало? Смотря кому, разумеется. Для большинства карповых рыб минимально приемлемая концентрация — 4 мг/л;

для сигов и осетровых — 6 мг/л. Но в «зоне великого замора» на Оби содержание кислорода нередко измеряется долями миллиграмма! В таблице, приведенной для примера, отчетливо видно, как сильно от юга к северу (от верхней границы формирования замора к низовьям) перед вскрытием рек падает концентрация кислорода, достигая минимума у устья Оби (табл.2). Поэтому каково точное значение порога содержания кислорода, лежащее между 3 и 2.6 мг/л и достаточное для «бесконечно длительного» благополучия травяной лягушки (т.е. для зимовки, длящейся более полугода), в данном случае значения не имеет.

Травяная лягушка, зимующая в реках и нуждающаяся в воде хотя бы с четвертью от полного насыщения кислородом, не способна к дальним (подобно рыбам-номадам) миграциям. Не путешественница она на дальние расстояния, не осетр и не нельма, потому и погибает.

В экологических работах порой встречаются натуралистические замечания о том, что эта лягушка чувствительна к содержанию кислорода в воде зимой. Однако подобные публикации не дополняют выводов строгих экспериментальных работ. Единственное краткое упоминание, которое необходимо привести, принадлежит В.И.Гаранину. Он писал, что травяная лягушка не идет в бассейн Оби, «...возможно, из-за тех же причин, которые ограничивают распространение в Сибирь озерной лягушки» [9, с.28]. А отсутствие озерной лягушки, по его мнению, «...может быть связано с частыми заморами, имеющими место в реках бассейна Оби» [9, с.26]. Удивительно прозорливое предположение, но, к сожалению, далее приведенной строки не развито, потому и забыто.

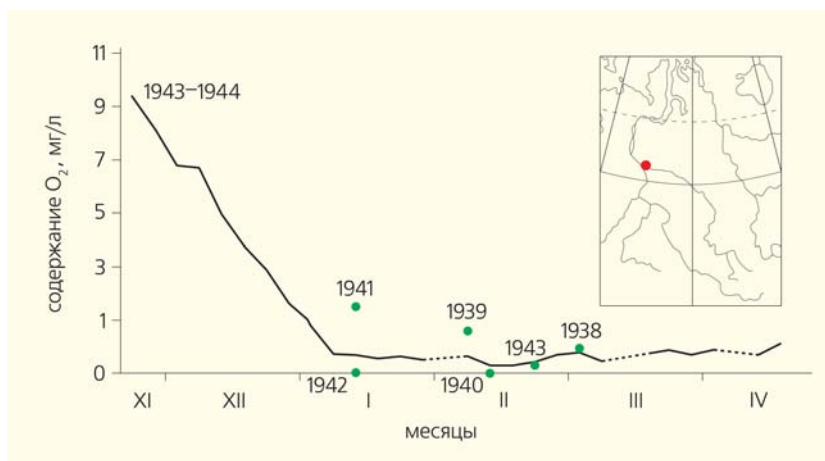


График изменения содержания растворенного кислорода в Оби напротив д.Белогорье зимой 1943–1944 гг., построенный по данным Н.А.Мосевича [21]. Зеленые точки — минимальные значения концентрации в 1938–1943 годы. Красная точка на схеме Обь-Иртышского бассейна — место проведения измерений.

Таблица 2

Содержание растворенного кислорода (мг/л) в 1975 г. в воде крупных рек (пункты расположены с юга на север) на восточной границе ареала травяной лягушки (цветом выделен подледный период) [25, 26].

Река	гидропост	месяцы				
		январь	февраль	март	апрель	май
Тобол	Ялуторовск	—	—	6.4	8.6	14.1
Тура	Тюмень	8.7	2.7	3.4	9.6–11.4	10.4
Иртыш	Тобольск	—	—	—	3.4	6.4
Иртыш	Ханты-Мансийск	—	2.1	—	1.7	11.7
Северная Сосьва	Сосьва	—	—	1.8	—	10.1–11.4
Полуй	Салехард	—	—	—	0.5	1–3.4
Обь	Салехард	—	—	—	0.6	5.9–6.2

В ближнем Зауралье

Внимательный читатель возразит, что реки, берущие начало на восточном склоне Урала, по определению горные, а значит — их воды богаты кислородом. Кроме того, земля слухом полнится (особенно среди рыбаков): широко известна прекрасная сеговая рыбалка в этом крае на многих реках. Более того, и с травяной лягушкой здесь местами все хорошо.

Никакого противоречия в этом нет. В верховьях уральских рек, благодаря их горному характеру, вода богата кислородом, и травяная лягушка, перевалив через Урал и благополучно зимуя, закрепилась здесь. Опасность для гидробионтов представляют маловодные годы, когда реки и их притоки в верхнем течении промерзают до дна на значительном протяжении или только на мелководьях и перекатах, из-за чего «задыхаются» плесы, лишенные протока и ставшие изолированными [27, 28]. В средних и нижних частях рек (по выходу их на равнину) ситуация с кислородом может складываться зимой по-разному. Заморы наступают в декабре-январе — в зависимости от водности осени и температур, определяющих ледостав. Случаются годы с меньшей их выраженностью: по времени наступления, продолжительности, степени падения содержания кислорода и т.д. Лишь на части левых притоков Оби и Иртыша заморы ежегодны и охватывают значительные участки рек. Подробное или скупое их описание можно найти чуть ли не в любой монографии, посвященной рекам восточного склона Урала. Объем статьи не позволяет провести анализ по каждой из них отдельно, хотя литература дает возможность это сделать достаточно подробно.

В зависимости от времени и места наступления замора лягушка, по-видимому, продвигается больше или меньше вниз по течению конкретных рек. Обобщенная картина такова. В пределах Ямало-Ненецкого автономного округа, где расстояние между Уралом и долиной Оби минимально, травяная лягушка живет на четырех притоках Оби (Щучьей, Соби, Войкаре и в верховьях Сыни), причем во всех обнаруженных местообитаниях она — обычный вид [29, 30].

Южнее, в Ханты-Мансийском автономном округе, лягушки встречаются чаще, но только в горах и предгорьях Урала [31]. В нижнем или среднем течении рек, уже на равнине, барьером оказываются заморы, возникающие за счет притока бедных кислородом вод. Реки принимают их, дренируя почти 250 км заболоченных пространств от Урала до долины Оби. К примеру, «река Конда загорается ежегодно; замор здесь держится три недели. Замору подвержена так называемая местными рыбаками «черная рыба»: язь, щука, чебак, а нельма, осетр и стерлядь уходят вверх по Ирты-

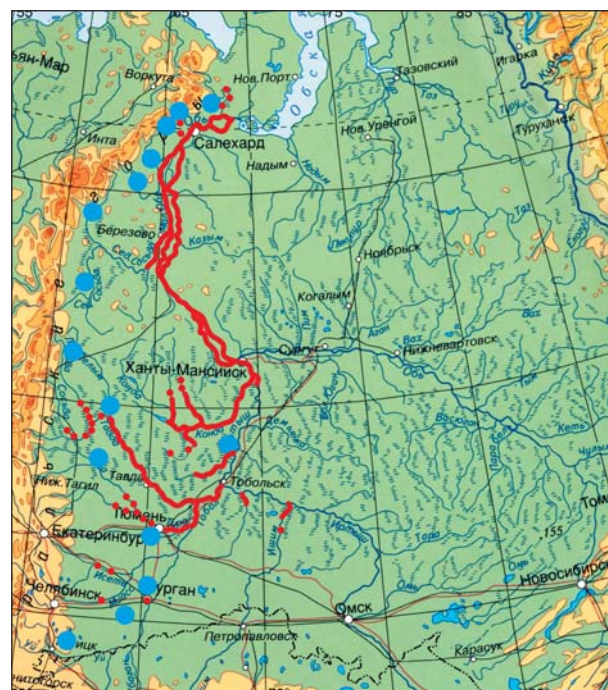
шу» [16, с.25]. Надо ли объяснять значение Иртыша для рыб Оби!

В Тюменской и Курганской областях на отдельных участках течения наиболее крупного притока Иртыша — Тобола, а также в берущих начало на Урале Тавде, Туре и Исети заморы зимой не редкость [26].

Эшелонированная оборона

Таким образом, зимние заморы в низовьях текущих с восточного склона Урала (кроме самой северной и его южной частей) реках — первый рубеж, который должна преодолеть травяная лягушка при расселении на восток.

Протяженность восточной границы ее ареала едва ли меньше 1.5 тыс. км по прямой. Речек, берущих начало на восточном склоне Урала, многие десятки. Время для попыток проникнуть из Зауралья на правобережье Оби — весь голоцен, т.е. не менее 10 тыс. лет. Если все сложить, у травяной лягушки набирается как минимум сотня тысяч попыток проникнуть на восток Западной Сибири! Не так и безнадежно, не такая уж непроницаемая завеса. Казалось бы, травяная лягушка могла бы прорвать заморную блокаду и двинуться на восток. Наверное, и прорывается время от времени, но до второго рубежа не доходит.



Находки травяной лягушки (синие кружки) на восточной границе ее ареала (по: [32]). В воде участков рек (выделено красным) содержится зимой меньше 2 мг/л O_2 (по: [25, 26]). Более того, «в Оби и целом ряде ее притоков ежегодно в зимний период появляются воды, содержащие кислород в количествах ниже 5% нормального зимнего насыщения» [21].



Река Пяку-Пур. Равнинность всего бассейна Пура и высокая его заболоченность (около 70%) обуславливают резкое начало, глубокое падение концентрации кислорода и значительную — порой более полугода — продолжительность замора.

Фото Л.Г. Колесниченко

Второй рубеж — низовья Иртыша и Обь к северу от его устья. Почти ежегодно зимой в нижнем течении Оби концентрация кислорода падает ниже 4 мг/л (т.е. воды непригодны для обитания большинства видов рыб), а зачастую — ниже 2.5 мг/л, т.е. пороговых значений для травяной лягушки. Более того, вверх от устья по Иртышу на расстояние около 250 км периодически поднимаются заморные воды Оби... На этом участке лягушке делать нечего.

Выше по Иртышу все замечательно — тут заморы не бывает. И рыба из Оби «сбегает» сюда на зиму. Но травяная лягушка не встречается даже на левобережье Иртыша — не доходит она сюда из Зауралья. Чтоб быть точным, помянем одну находку в низовьях этой реки [3], но и ту поставили под сомнение [30]. А хорошие зоологи работали тут немало.

Казалось бы, на равнине между Уралом и Иртышом могли бы сложиться хоть где-то «островные» популяции травяной лягушки. Но их нет, что, вероятно, свидетельствует о мощности заморных процессов на притоках в этом районе.

Допустим, что и Иртыш лягушка, перезимовав в нем, прошла, однако вряд ли она была бы обнаружена восточнее. Водосборные бассейны правых притоков Иртыша и левых притоков Оби, лежащие на Среднеобской низменности и Васюганской равнине, — сплошные необозримые топи, имеющие мировую известность. Тут тоже в воде не перезимуешь.

Как видно в результате, двойной, «эшелонированный», барьер надежно преграждает травяной лягушке путь из «ближнего Зауралья» на восток. Но и к востоку от Южного Урала она проникает недалеко — лишь до Тобола. Так, в пределы Курганской обл. травяная лягушка едва заходит по северо-западной границе из Свердловской обл.; кроме того, известны отдельные ее находки у Кургана и в Северном Казахстане, в окрестностях Петропавловска [32]. Вероятно, и этот участок ареала контролируется зимним падением концентрации кислорода меньше переносимой, которое периодически отмечается в Тоболе выше Ялуторовска и в Ишиме у г.Ишима [26].

Кто еще?

Подведем краткий итог. Граница распространения травяной

лягушки, секущая поперек долины и целые бассейны рек, — лишь одно из проявлений своеобразия Обь-Иртышской водной системы. В его основе лежит уникальная степень заболоченности территории Западно-Сибирской равнины, а отсюда — чуть ли не повсеместное проявление удушающего влияния заморы, породившее, в частности, как рыб-номады, так и восточную границу ареала травяной лягушки — вида, нетерпимого к гипоксии.

Рассмотренный пример может оказаться модельным, важным для анализа распространения других групп организмов, выявление которых — замечательно интересная проблема. Среди ярких аналогов — «известная депрессия моллюсков» в донной фауне Обь-Иртышского бассейна [33, с.115] и, в частности, — отсутствие перловиц (*Unio*). Автор, как и ее коллеги ныне, связывают и депрессию в целом, и распространение пресноводных моллюсков всего семейства Unionidae, прежде всего, с последствиями плейстоценового оледенения. Недавние находки перловиц в реках восточного макросклона Урала рассматриваются как единственный случай современного расширения ареала двустворчатых моллюсков на территории Западной Сибири [34]. Пример травяной лягушки позволяет осторожно предположить, что дело и тут может быть не в оледенениях, а в заморах. Кого еще они не пускают восточнее Урала?

Синтез результатов лабораторного эксперимента с полевыми наблюдениями на гигантской территории, конечно, связан с риском. Мы рискнули...■

Авторы признательны А.В.Алфимову за климатические оценки, Е.Н.Мещеряковой — за участие в экспериментах, Е.А.Дунаеву, О.М.Гармант, И.А.Гыранову, Л.Г.Колесниченко, А.А.Николенко, Н.А.Петруниной — за фотографии.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 19-04-00312).

Литература / References

1. Гончаренко Г.Е. Земноводні Побужжя. Київ, 2002. [Goncharenko G.E. Amphibians of Pobuzhya. Kiev, 2002. (In Ukr.).]
2. Житков Б.М. По Канинской тундре. Отчеты экспедиции Императорского русского географического общества на Канин п-ов в 1902 году. Зап. Импер. рус. геогр. об-ва по общей географии. 1904; 41(1). [Zhitkov B.M. On Kanin tundra. Reports of the expedition of the Imperial Russian Geographical Society on the Kanin Peninsula in 1902. Notes of the Imperial Russian Geographical Society in General Geography. 1904; 41(1). (In Russ.).]
3. Топоркова Л.Я. Амфибии и рептилии Урала. Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973; 84–117. [Toporkova L.Ya. Amphibians and reptiles of the Urals. Marvin M.Y. (ed.) The fauna of the European North, the Urals and Western Siberia. Sverdlovsk, 1973; 84–117. (In Russ.).]
4. Kuzmin S., Ishchenko V., Tuniyev B. et al. *Rana temporaria* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species. 2009; e.T58734A86470817. Doi:10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T58734A11834246.en.
5. Равкин Ю.С., Панов В.В., Вартапетов Л.Г. и др. Особенности распределения земноводных на Западно-Сибирской равнине. Вопросы экологии и охраны позвоночных животных. Киев; Львов, 1998; 2: 49–77. [Ravkin Yu.S., Panov V. A., Vartapetov L.G. et al. The features of the distribution of the Amphibians on the West Siberian Plain. Issues of ecology and protection of vertebrates. Kiev; Lviv, 1998; 2: 49–77. (In Russ.).]
6. Пузаченко Ю.Г., Кузьмин С.Л., Сандлерский Р.Б. Количественная оценка параметров ареалов (на примере представителей рода *Rana*). Журнал общей биологии. 2011; 72(5): 339–354. [Puzachenko Yu.G., Kuzmin S.L., Sandlerskiy R.B. Quantitative estimation of distribution area parameters: A case study of members of the genus *Rana*. Biol. Bull. Rev. 2012; 2(3): 197–210. Doi:10.1134/S2079086412030048.]
7. Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia). Журнал общей биологии. 1998; 59(3): 279–301. [Severtsov A.S., Lyapkov S.M., Surova G.S. Comparative analysis of ecological niches of common frog (*Rana temporaria* L.) and moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) (Anura, Amphibia). Zhurnal Obshchei Biologii. 1998; 59 (3): 279–301. (In Russ.).]
8. Кутенков А.П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов. Принципы экологии. 2017; 1(22): 4–51. [Kutenkov A.P. Spatial-ecological divergence of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) within their geographic ranges. Principy ecologii. 2017; 1(22): 4–51. (In Russ.).] Doi:10.15393/j1.art.2017.5065.
9. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М., 1983. [Garanin V.I. Amphibians and reptiles of the Volga-Kama region. Moscow, 1983. (In Russ.).]
10. Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии. Минск, 1985. [Pikulik M.M. Amphibians of Belorussia. Minsk, 1985. (In Russ.).]
11. Максимов А.А., Мерзлякова Е.П. Характеристика половодий в пойме Оби. Биологические ресурсы поймы Оби. Ред. А.А.Максимова. Новосибирск, 1972. [Maksimov A.A., Merzlyakova E.P. Characteristics of floods in the floodplain of the Ob. Biological resources of the Ob floodplain. Maximov A.A. (ed.). Novosibirsk, 1972. (In Russ.).]
12. Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н. Адаптивные стратегии бурых лягушек (Amphibia, Anura, *Rana*) в отношении зимних температур на севере Палеарктики. Зоол. журн. 2017; 96(11): 1392–1403. [Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. Adaptive strategies of brown frogs (Amphibia, Anura, *Rana*) in relation to winter temperatures in the Northern Palaearctic. Zoologicheskyy Zhurnal. 2017; 96(11): 1392–1403. (In Russ.).] Doi:10.7868/S0044513417110034.
13. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб, 1788; 3(1). [Pallas P.S. Travel to different provinces of the Russian state. St. Petersburg, 1788; 3(1). (In Russ.).]
14. Павлов А. 3000 верст по рекам Западной Сибири: Очерки и заметки из скитаний по берегам Туры, Тобола, Иртыша и Оби А.Павлова. Тюмень, 1878. [Pavlov A. 3,000 versts along the rivers of Western Siberia: Essays and notes from the wanderings along the banks of Tura, Tobol, Irtysh, and Ob River of A. Pavlov. Tyumen, 1878. (In Russ.).]
15. Поляков И.С. Письма и отчеты о путешествии в долину р.Оби, исполненном по поручению Академии Наук (Приложение к XXX тому записок Академии Наук, №2). СПб., 1877. [Polyakov I.S. Letters and reports on the journey to the valley of Ob River, performed on behalf of the Academy of Sciences (Suppl. 2 to XXX of the notes of the Academy of Sciences). St. Petersburg, 1877. (In Russ.).]
16. Киселева Е.Ф. Отчет о командировке для фаунистического обследования бассейна реки Оби. Известия Института исследования Сибири №2. Труды естественноисторического отдела. 1920; 1: 15–28. [Kiseleva E.F. Travel report for the faunistic survey of the Ob River basin. Proceedings of the Institute for the study of Siberia №2. Proceedings of the natural history department, 1920; 1: 15–28. (In Russ.).]
17. Шульц Л.Р. Очерк Кондинского района. Свердловск, 1926. [Schulz L.R. Essay Kondinsky district. Sverdlovsk, 1926. (In Russ.).]
18. Городков Б.Н. Замор. Природа. 1929; 5: 469. [Gorodkov B.N. Winterkill. Priroda. 1929; 5: 469. (In Russ.).]

19. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Ред. В.В.Воробьев, А.В.Белов. Новосибирск, 1985. [Vegetation cover of the West Siberian Plain. Vorobev V.V., Belov A.V. (eds). Novosibirsk, 1985. (In Russ.).]
20. Иванчинов В. Замор р.Оби и его значение для рыбного хозяйства Обь-Иртышского бассейна. Тобольск, 1934. [Ivanchinov V. Winterkill in Ob River and its importance for the fisheries of the Ob-Irtysh basin. Tobolsk, 1934. (In Russ.).]
21. Мосевич Н.А. Зимние заморные явления в реках Обь-Иртышского бассейна. Изв. ВНИОРХ. 1947; 25(1): 5–55. [Mosevich N.A. Winter kill events in rivers of the Ob-Irtysh basin. Izvestiya VNIORKH. 1947; 25(1): 5–55. (In Russ.).]
22. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. Ред. Д.С.Павлов, А.Д.Мочек. М., 2006. [Ecology of fish of the Ob-Irtysh basin. Pavlov D.S., Mochek A.D. (eds). Moscow, 2006. (In Russ.).]
23. Bickler P.E., Buck L.T. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability. Annu. Rev. Physiol. 2007; 69: 145–70. Doi:10.1146/annurev.physiol.69.031905.162529.
24. Donohoe P.H., Boutilier R.G. The use of extracellular lactate as an oxidative substrate in the oxygen-limited frog. Respiration Physiology. 1999; 116(2–3). 171–179. Doi:10.1016/S0034-5687(99)00036-5.
25. Гидрологический ежегодник. 1975 г. Бассейн Карского моря (западная часть). Омск, 1977; 6(4–6, 8, 9). [Surface water year-book. 1975. The Kara Sea Basin (western part). Omsk, 1977; 6(4–6, 8, 9). (In Russ.).]
26. Гидрологический ежегодник. 1975 г. Бассейн Карского моря (западная часть). Бассейн р.Тобола. Свердловск, 1977; 6(7). [Surface water year-book. 1975. The Kara Sea Basin (western part). Sverdlovsk, 1977; 6(7). (In Russ.).]
27. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Сыня, Войкар, Сось). Екатеринбург, 2002. [Bogdanov V.D., Bogdanova E.N., Gorskova O.A. et al. The ecological status of the tributaries of the Lower Ob (Synya, Voikar, Sob). Ekaterinburg, 2002. (In Russ.).]
28. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург, 2005. [Bogdanov V.D., Bogdanova E.N., Gorskova O.A. et al. The ecological state of the tributaries of the Lower Ob (Kharbei, Longyotegan, Shchuchya). Ekaterinburg, 2005. (In Russ.).]
29. Ищенко В.Г. Травяная лягушка. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. Ред. С.Н.Эктова, Д.О.Замятин. Екатеринбург, 2010; 67–68. [Ishchenko V.G. *Rana temporaria*. Jektova S.N., Zamjatin D.O. (eds) The Red List of the Yamal-Nenets Autonomous County: Animals, Plants, Mushrooms. Yekaterinburg, 2010; 67–68. (In Russ.).]
30. Стариков В.П. Особенности распространения травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на восточной границе ареала и сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) на западной границе ареала. Вестник СУрГУ. 2014; 2(4): 37–39. [Starikov V.P. Peculiarities of common frog's distribution (*Rana temporaria* L., 1758) at the eastern border area and Siberian wood frog (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) at the western border area. Vestnik SurGU. 2014; 2(4): 37–39. (In Russ.).]
31. Ищенко В.Г. Травяная лягушка. Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. Ред. О.А. Петрова. Екатеринбург, 2004; 76. [Ischenko V.G. Common frog. The Red Book of the Tyumen Region: Animals, plants, mushrooms. Petrova O.A. (ed.). Ekaterinburg, 2004; 76. (In Russ.).]
32. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М., 2012. [Kuzmin S.L. The Amphibians of the former USSR. Moscow, 2012. (In Russ.).]
33. Иоффе Ц.И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение. Изв. ВНИОРХ. 1947; 25(1): 116–123. [Ioffe Ts.I. Bottom fauna of the Ob-Irtysh basin and its fisheries value. Izvestiya VNIORKH. 1947; 25(1): 116–123. (In Russ.).]
34. Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И. и др. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор. Российский журнал биологических инвазий. 2015; (8)2: 2–18. [Vinarski M.V., Andreev N.I., Andreeva S.I. et al. Alien mollusk species in the aquatic ecosystems of Western Siberia: a review. Russian Journal of Biological Invasions. 2015; (6)3: 137–147. Doi:10.1134/S2075111715030078.]

How Winterkill Suffocations Stop the Common Frog Spreading from Europe to Asia

D.I.Berman¹, N.A.Bulakhova^{1,2}

¹Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of RAS (Magadan, Russia)

²Tomsk State University (Tomsk, Russia)

It is difficult to determine the factors limiting the distribution of biological species in areas without pronounced geographic barriers. Exactly this kind of situation is with the eastern border of the range of the common frog (*Rana temporaria*), spreading in Western Siberia almost along the meridian between the Urals and the Ob River. According to the results of laboratory experiments, winterkill suffocations — a catastrophic decrease in the concentration of oxygen dissolved in water in winter — may limit the frog's distribution to the east. In water bodies of a significant part of the Ob-Irtysh basin, the oxygen content falls well below 3 mg/L, which could not undergo the frog hibernating in the water. An example of limiting the range of the common frog by winterkill suffocations can be a model one and can be useful in analyzing the formation of the boundaries of various hydrobionts in Western Siberia, which distribution was previously explained by other factors.

Keywords: common frog, *Rana temporaria*, range, Western Siberia, oxygen concentration in water, winterkill suffocations, hypoxia.