

# РЕГИОНАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ

Институт комплексного анализа  
региональных проблем  
Дальневосточного отделения  
Российской академии наук

Том 26 № 1  
2023

Журнал основан в 1995 г.  
Выходит 4 раза в год  
ISSN 2618-9593

Главный редактор  
чл.-корр. РАН Е.Я. Фрисман

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

зам. гл. редактора: к.г.н. Д.М. Фетисов; ответственный секретарь: к.г.н. Е.В. Стельмах;  
члены редколлегии: к.г.н. А.В. Аношкин, акад. РАН П.Я. Бакланов, чл.-корр. РАН Б.А. Воронов,  
д.э.н. Н.В. Гальцева, к.б.н. Е.А. Григорьева, к.э.н. В.С. Гуревич, д.ф.-м.н. О.Л. Жданова,  
акад. РАН Ю.Н. Журавлёв, к.г.н. В.Б. Калманова, к.г.н. Т.М. Комарова, д.г.н. Б.А. Красноярова,  
д.г.н. З.Г. Мирзеханова, к.э.н. С.Н. Мишук, д.г.н. А.В. Мошков, д.э.н. С.Н. Леонов, к.б.н. Т.А. Рубцова,  
к.с.н. С.А. Соловченко, д.э.н. С.А. Сукнёва, д.б.н. Л.В. Фрисман, д.ф.н. А.М. Шкуркин,  
д.э.н. А.Г. Шеломенцев, проф. Алтэн-Аоцир, проф. Ван Цзюанлэ, проф. Син Гуанчэн

Научный журнал «Региональные проблемы» зарегистрирован Федеральной службой по надзору  
в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций 1 апреля 2019 г. ЭЛ № ФС77-75434

С а й т ж у р н а л а: [regional-problems.ru](http://regional-problems.ru), [региональныепроблемы.рф](http://региональныепроблемы.рф)

А д р е с р е д а к ц и и: 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4  
ИКАРП ДВО РАН, тел./факс: 8(42622) 4-15-71, 6-00-97, <http://икарп.рф>  
E-mail: [reg.probl@yandex.ru](mailto:reg.probl@yandex.ru)

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| <b>МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ</b> .....  | 3  |
| <b>Суходоев И.Г., Курилова Е.В., Зубарев В.А., Фрисман Е.Я.</b> <i>Анализ и моделирование распределения тяжелых металлов по руслу водного объекта вблизи зоны мелиорации</i> ..... | 3  |
| <b>Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.</b> <i>Генетическая дивергенция в системе смежных популяций при плотностно-зависимом лимитировании гаметопродукции</i> .....                         | 12 |
| <b>Хомченко О.С.</b> <i>О содержании ртути в дикорастущих грибах (город Хабаровск и Хабаровский район)</i> .....   | 28 |
| <b>Медведева Л.А.</b> <i>Новые сведения о составе цианобактерий и водорослей заповедника «Бастак»</i> .....  | 36 |
| <b>Трухин А.М.</b> <i>Рост численности и перераспределение репродуктивной нагрузки между лежбищами в популяции ларги залива Петра Великого</i> .....                               | 45 |
| <b>ГЕОЛОГИЯ</b> .....  | 52 |
| <b>Жирнов А.М.</b> <i>О вертикальном росте земной коры на окраине Восточной Азии и затоплении ее Мировым океаном 6 тыс. лет назад</i> .....  | 52 |
| <b>СОЦИОЛОГИЯ</b> .....  | 65 |
| <b>Ливенец А.С.</b> <i>Распространенность нестандартной занятости населения в Еврейской автономной области</i> .....   | 65 |

---

---

# REGIONAL PROBLEMS

---

Institute for Complex Analysis  
of Regional Problems  
Far Eastern Branch  
Russian Academy of Sciences

**Volume 26 Number 1**  
**2023**

Established in 1995  
Published 4 times a year  
ISSN 2618-9593

---

---

## CONTENTS

|  |    |
|--|----|
| <b>MATHEMATICAL MODELING. BIOLOGY</b> .....  | 3  |
| <b>Sukhodoev I.G., Kurilova E.V., Zubarev V.A., Frisman E.Ya.</b> <i>Analysis and modeling of heavy metals distribution along the river course beside the reclamation zone</i> ..... | 3  |
| <b>Kulakov M.P., Frisman E.Ya.</b> <i>Genetic divergence in the system of adjacent populations with density-dependent limitation of gamete production</i> .....                      | 12 |
| <b>Khomchenko O.S.</b> <i>On mercury concentration in wild mushrooms (Khabarovsk and the Khabarovsk Territory)</i> .....   | 28 |
| <b>Medvedeva L.A.</b> <i>New data on the cyanobacteria and algae composition in the Bastak State Nature Reserve</i> .....  | 36 |
| <b>Trukhin A.M.</b> <i>Population growth and redistribution of reproductive burden between spotted seal rookeries in Peter the Great Bay</i> .....                                   | 45 |
| <b>GEOLOGY</b> .....   | 52 |
| <b>Zhirnov A.M.</b> <i>On the vertical growth of the earth's crust in the East Asia outskirts and its flooding by the world ocean six thousand years ago</i> .....                   | 52 |
| <b>SOCIOLOGY</b> .....   | 65 |
| <b>Livenets A.S.</b> <i>Popularity of non-standard employment of the population in Jewish Autonomus Region</i> .....   | 65 |

---

Технический редактор *Г.В. Матвейчикова*  
Перевод *А.Л. Воронина*

---

*Системные требования: PC не ниже класса Pentium III; 256 Mb RAM;  
свободное место на HDD 32 Mb; Windows 98/XP/7/10; Adobe Acrobat Reader;  
дисковод CD-ROM 2X и выше; мышь*

Объем данных (19 974 Кб)  
Дата размещения на сайте: 22.03.2023 г.  
Дата подписания к использованию: 13.03.2023 г.

Birobidzhan

© ICARP FEB RAS, 2023

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 517.2:504.4.054(571.621)

### АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ПО РУСЛУ ВОДНОГО ОБЪЕКТА ВБЛИЗИ ЗОНЫ МЕЛИОРАЦИИ

И.Г. Суходоев, Е.В. Курилова, В.А. Зубарев, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,  
e-mail: sukhodoevv@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8399-3359>,  
e-mail: katkurilova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9104-1032>  
e-mail: zubarev\_1986@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6245-5401>,  
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>,

*Работа посвящена изучению миграции тяжелых металлов по руслу водного объекта с одним мелиоративным каналом. Рассмотрена простая математическая модель, позволяющая анализировать характер распределения концентрации поллютантов, тяжелых металлов по руслу реки при наличии сброса в этот водоем вод из зоны мелиорации. Предложен простой метод оценки интенсивности снижения концентрации металлов, по речному стоку. Предполагается, что основными параметрами, влияющими на распространение металлов являются скорость течения воды и интенсивность осаждения металла при перемещении его по руслу реки. По предложенной модели были выполнены расчеты концентрации металлов вдоль русла реки Ульдура в Еврейской автономной области. Проведена оценка интенсивности уменьшения концентрации металла вдоль водоема при удалении от зоны мелиорации. В частности, показано, что падение концентрации железа (Fe) за счет осаждения металла по руслу рассматриваемого водного объекта достигает ее фоновых значений на расстоянии около 20 км. Также проведено исследование, основанное на обработке данных осенних проб, взятых в трех разных участках по руслу реки Ульдура. В результате анализа данных показано, что изменение концентрации выявленных металлов в разные годы наблюдаемого периода имеют сильные отклонения как в сторону резких скачков, так и падения значений, что может быть описано достаточно простой моделью, представленной в данной работе.*

**Ключевые слова:** водный объект, тяжелые металлы, концентрация, динамика, математическая модель.

**Образец цитирования:** Суходоев И.Г., Курилова Е.В., Зубарев В.А., Фрисман Е.Я. Анализ и моделирование распределения тяжелых металлов по руслу водного объекта вблизи зоны мелиорации // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 3–11. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-3-11.

Одним из важных направлений исследований качества водной среды является изучение динамики концентрации примеси тяжелых металлов в воде [19]. Несмотря на то, что значительная доля загрязнений образуется в результате деятельности промышленных предприятий, немалый вклад в загрязнение водных объектов принадлежит современному сельскому хозяйству, использующему для защиты растений интенсивное внесение

удобрений и ядохимикатов [14]. Так как тяжелые металлы входят в состав многих удобрений и пестицидов, они могут попадать в водоемы вблизи зон мелиорации вместе со стоком с сельскохозяйственных участков.

Следует отметить, что термин «тяжелые» в данном случае относится не столько к массе конкретного металла, сколько к степени влияния его концентрации на загрязнение окружающей среды,

так как при попадании в водную среду их токсичность возрастает, что представляет серьезную опасность с точки зрения их биологической активности и токсических свойств [15]. К таким металлам относят свинец, ртуть, кадмий, цинк, висмут, кобальт, никель, медь, олово, сурьму, ванадий, марганец, хром, молибден и мышьяк.

Многие металлы образуют устойчивые прочные комплексы с органикой, которые являются одной из важнейших форм их миграции в водных объектах на значительные расстояния [2, 10, 13], распределяя различную концентрацию металлов между отдельными компонентами водных систем. Таким образом, изучение динамики концентрации водорастворимых форм металлов необходимо для понимания свойств и реакций, протекающих в водной системе.

Количественное исследование процессов в водной среде, таких как транспорт растворов, химических соединений, включающих тяжелые металлы, описываются различными математическими моделями, что позволяет спрогнозировать скорость и ареал распространения токсинов при ограниченном количестве исходной информации с помощью учета основных факторов [8].

Распространение примесей в текучей среде – это результат конвекционного процесса в связи с движением воды и диффузии тяжелых металлов. Получение аналитических зависимостей концентрации загрязняющих веществ по длине русла водного объекта позволяет выявить экологически неблагоприятную зону речного стока. Также благодаря изучению данных зависимостей можно более точно спрогнозировать динамику поллютантов и их примесей в бассейне реки. Таким образом, исследование бассейна рек с применением математических моделей является одной из актуальных задач экологической безопасности [11].

#### **Распределение тяжелых металлов вдоль водного объекта в зоне мелиорации**

Природные водоемы описываются динамической системой, отличительным свойством которой является способность к самоочищению, причем в водоемах с проточной водой самоочищение происходит быстрее, чем в водоемах с замедленным стоком. При количественном анализе и построении математической модели пространственного распределения концентрации некоторого побочного элемента в данном водном объекте необходимо учитывать такие естественные процессы, как течение воды в водоеме и процессы осаждения элемента.

Рассмотрим изменение концентрации какого-либо тяжелого металла вдоль некоторого линейно протяженного водоема при наличии сброса в него вод из зоны мелиорации, т.е. предполагается, что в водоем впадает мелиоративный канал. Будем следить за изменением концентрации в водоеме только в некоторой окрестности впадения этого мелиоративного канала. Зафиксируем три точки вдоль водоема: точку I до зоны мелиорации, точку II в месте впадения мелиоративного канала и точку III на некотором расстоянии после зоны мелиорации. Предположим, что нам известны концентрации данного тяжелого металла в этих точках:  $C_1$  в точке I,  $C_2$  – в II и  $C_3$  – в III. Опишем возможный вид распределения концентрации между точками I и III.

В настоящее время одной из основных моделей для определения концентрации тяжелых металлов в водных ресурсах является уравнение конвекции-диффузии вида [1, 3]:

$$u \cdot \frac{\partial}{\partial x} C(x, t) + \frac{\partial}{\partial t} C(x, t) = \frac{\partial}{\partial x} \left( E_x \frac{\partial}{\partial x} C(x, t) \right) + f, \quad (1)$$

где  $u$  – продольный компонент скорости реки, м/с;  $C(x, t)$  – концентрация тяжелого металла, мг/л;  $E_x$  – горизонтальная дисперсия, м<sup>2</sup>/с;  $x$  – расстояние между контрольными точками по руслу реки, м;  $t$  – время, с;  $f$  – плотность объемных источников.

На начальном этапе исследования для упрощения математической модели будем считать, что вся наблюдаемая среда является однородной и стационарной. Далее положим, что коэффициент горизонтальной дисперсии намного меньше скорости потока, следовательно, можно исключить его влияние. Кроме того, предполагается, что на распределение металлов по руслу водного объекта влияют только скорости течения природных вод и осаждения металла. В этом случае для изучения динамики концентрации тяжелых металлов по длине русла реки можно рассмотреть несколько упрощенный вариант модели (1) в виде [3]:

$$u \cdot \frac{\partial}{\partial x} C(x, t) + \frac{\partial}{\partial t} C(x, t) = -k \cdot C(x, t), \quad (2)$$

где  $u$  – средняя скорость течения в живом сечении м/с;  $C(x, t)$  – концентрация тяжелого металла, мг/л;  $k$  – скорость осаждения, 1/с;  $x$  – расстояние по руслу реки, м;  $t$  – время, с. Предположим, что в живом сечении потока скорость течения реки мало отличается от средней и принимается равной  $u$ , при этом тяжелые металлы осаждаются с некоторой постоянной скоростью. Общее решение дифференциального уравнения (2) имеет вид:

$$C(x,t) = F\left(\frac{t \cdot u - x}{u}\right) \cdot e^{\frac{-k \cdot x}{u}}, \quad (3)$$

где  $F$  – дифференцируемая функция.

Для однозначного определения вида функции необходимо добавить граничные условия. Применительно к рассматриваемой задаче это задание закона изменения концентрации рассматриваемого металла в некоторой фиксированной точке. Примем за  $x=0$  координату точки I, находящейся на участке реки до зоны мелиорации, и будем считать, что в этой точке концентрация формируется естественным фоном и не меняется во времени, т.е.  $C(0,t)=C_1$ . Подстановка предложенного условия в общее решение позволяет получить классическую экспоненциальную зависимость изменения концентрации тяжелых металлов по руслу реки при постоянных скоростях течения реки и оседания металла:

$$C(x,t) = C_1 \cdot e^{\frac{-k \cdot x}{u}}. \quad (4)$$

Эту формулу можно применять для описания распределения концентрации металла по руслу водотока от точки I до впадения мелиоративного канала. В месте впадения мелиоративного канала в точке II концентрация металла меняется скачком и оказывается равной  $C_2$ . При постоянном сбросе эту концентрацию также можно считать независимой от времени. Обозначим координату  $x$  точки II через  $a$ , получаем граничное условие для распределения концентрации на участке после впадения мелиоративного канала:  $C(a, t) = C_2$ , где  $a$  и  $C_2$  соответственно координата точки сброса

(относительно  $x = 0$ , т.е. расстояние между точками I и II) и концентрация тяжелых металлов в зоне мелиорации. Тогда распределение концентрации металла по руслу реки на участке после впадения мелиоративного канала будет описываться следующей функцией:

$$C(x,t) = C_2 \cdot e^{\frac{-k \cdot (x-a)}{u}}. \quad (5)$$

Формула (5) позволяет оценить скорость осаждения металла  $k$  в случае, когда кроме значения концентрации металла в зоне мелиорации (т.е. значения  $C_2$ ) известна также концентрация в какой-либо точке после зоны мелиорации. Поскольку концентрация  $C_3$  в точке III считается известной, то, обозначив координату этой точки через  $b$ , из формулы (5) получаем:

$$k = \frac{u}{b-a} \ln\left(\frac{C_2}{C_3}\right). \quad (6)$$

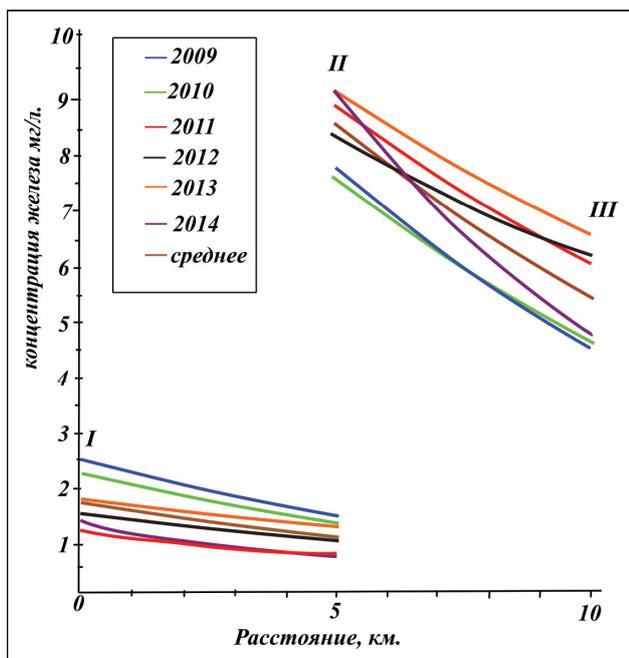
Далее по предложенной модели были выполнены расчеты концентрации железа по руслу р. Ульдура в Еврейской автономной области с одним мелиоративным каналом (рис. 1). Данные для расчета (табл.) взяты из работы [4]. Отбор проб воды производился в течении ряда лет в осенний период; были выбраны три контрольные точки на расстоянии пяти километров друг от друга ( $a=5$ ,  $b=10$ ), соответствующие различным участками загрязнения тяжелыми металлами: I – до зоны мелиорации, II – в зоне впадения мелиоративного канала и III – после зоны мелиорации.

На основании данных о концентрации железа в точках II и III с учетом скорости течения реки по формуле (6) были рассчитаны значения скоро-

Таблица  
Table

Значение концентрации железа в р. Ульдура в трех контрольных точках и скорости течения реки  
Values of iron concentration and water-flow speed at the Uldur River three control points

| Годы | Концентрация железа, мг/л |                                |                            | Скорость течения реки, м/с | Скорость оседания металла, 1/с |
|------|---------------------------|--------------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------------|
|      | Верхнее течение (точка I) | Мелиоративный канал (точка II) | Нижнее течение (точка III) |                            |                                |
| 2009 | 2,5                       | 7,77                           | 4,6                        | 0,35                       | 0,036                          |
| 2010 | 2,22                      | 7,62                           | 4,68                       | 0,36                       | 0,035                          |
| 2011 | 1,19                      | 8,93                           | 6,04                       | 0,36                       | 0,028                          |
| 2012 | 1,54                      | 8,35                           | 6,16                       | 0,36                       | 0,022                          |
| 2013 | 1,8                       | 9,16                           | 6,62                       | 0,37                       | 0,024                          |
| 2014 | 1,4                       | 9,16                           | 4,8                        | 0,34                       | 0,044                          |



**Рис. 1. Модельное распределение концентрации Fe вдоль р. Ульдур между контрольными точками в различные годы: точка I – до мелиорации, II – в зоне мелиорации, III – после зоны мелиорации**

**Fig. 1. Model distribution of Fe concentration along the Uldur River between control points in different years: point I – before reclamation, II – in the reclamation zone, III – after the reclamation zone**

сти оседания металла в различные годы. Результаты этих расчетов приведены в последнем столбце табл. Как видно из таблицы, скорость оседания железа изменяется в разные годы от 0,022 до 0,044 1/с. Это, по-видимому, связано с наличием дополнительных примесей и с сопровождающимися химическими реакциями при оседании.

Рис. 1 демонстрирует модельную динамику миграции тяжелых металлов на примере изменения концентрации железа по руслу р. Ульдур. Из рис. 1 видно, что изменение концентрации тяжелых металлов на участках до и после зоны мелиорации происходит в соответствии с экспоненциальным законом. На участке в районе контрольной точки II, соответствующей присутствию мелиорационного канала, происходит всплеск концентрации (например, для Fe концентрация достигает 9,16 мг/л при ПДК 0,3 [4]). Далее по течению она постепенно уменьшается по экспоненте.

Логично предположить, что на участке до области, соответствующей контрольной точке I,

концентрация тяжелых металлов изменяется по тому же закону, что и после этой точки. На участке после контрольной точки III концентрация металла уменьшается в соответствии с продолжением модельной динамики, представленной в области между точками II и III, пока не достигнет следующей зоны мелиорации. На основе результатов моделирования, представленных на рис. 1, можно сделать вывод, что, для того чтобы концентрация тяжелых металлов уменьшилась до фоновой, необходимо расстояние, равное 20 км.

Интересно, что кривая изменения концентрации железа, соответствующая 2014 г., изменяет свою динамику с плавной на более резкое падение значений на наблюдаемом участке реки. При этом кривая, соответствующая 2013 г., в котором отмечалось сильнейшее наводнение [12], напротив, демонстрирует плавное изменение концентрации между двумя наблюдаемыми точками, совпадающее с общей динамикой за весь период наблюдения, хотя начальные значения концентрации железа во второй контрольной точке в эти годы совпадают. Такое поведение динамики можно объяснить тем, что в 2013 г. отмечались сильные дожди на протяжении всего летнего периода, что привело к сильному наводнению, постоянному вымыванию тяжелых металлов с сельскохозяйственных земель и способствовало постоянному пополнению уровня концентрации металла. Июль 2014 г. также отмечен сильными дождями, отсюда следует совпадение начальных значений концентрации железа со значениями 2013 г., однако последующие месяцы были относительно сухими, что дало время на распределение его концентрации по руслу реки за счет течения и осаждения.

На рис. 2 прослеживается динамика концентрации шести различных элементов тяжелых металлов, обнаруженных в пробах воды, взятых в р. Ульдур в трех контрольных точках в различные годы.

Как видно из рис. 2, концентрации таких металлов, как железо и марганец, в десятки раз, свинец в несколько раз превышают значение предельно допустимой концентрации (ПДК), обозначенное на рис. 2 розовой линией, что указывает на сильную степень загрязнения наблюдаемого водного объекта этими металлами.

Если железо и марганец являются типоморфными элементами природных вод Среднеамериканской низменности [7] и относятся к нетоксичным металлам [19], то свинец принадлежит к I классу опасности на основании высокой токсичности.

Марганец в свою очередь считается одним

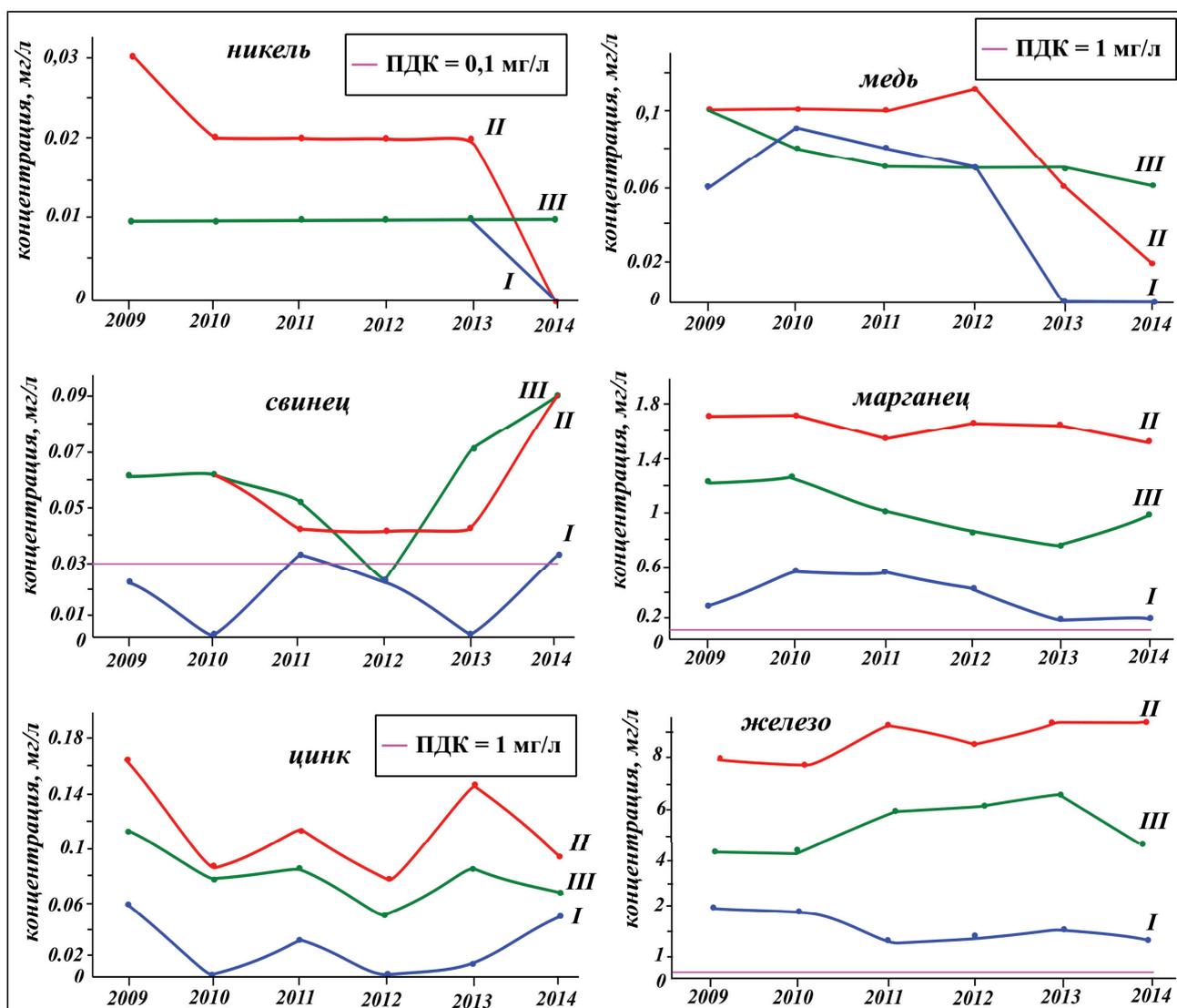


Рис. 2. Изменение концентрации тяжелых металлов в р. Ульдура в трех различных точках по годам: I – до мелиорации, II – зона мелиорации, III – после зоны мелиорации

Fig. 2. Change in the Uldur River heavy metals concentration at three different points by years: I – before reclamation, II – reclamation zone, III – after the reclamation zone

из основных питательных элементов, играющих важную роль в процессах жизнеобеспечения [18], его высокие концентрации являются особенно рассматриваемого региона и связаны в основном с процессами выщелачивания железомарганцевых руд и других минералов. Значительные количества марганца поступают в процессе разложения водных животных и растительных организмов, особенно сине-зеленых и диатомовых водорослей, а также высших водных растений.

Причиной высоких концентраций железа в речных водах округа является повсеместная заболоченность водосборных бассейнов [16]. Содержание железа в воде выше 1–2 мг/л значительно

ухудшает органолептические свойства, придавая ей неприятный вяжущий вкус, и делает воду малопригодной для использования в технических целях [5].

Свинец является составным элементом некоторых пестицидов и сравнительно легко вступает в реакции с водными примесями, образуя малорастворимые соединения, что объясняет его нахождение и миграцию в природных водах в результате вымывания с сельскохозяйственных угодий. Это подтверждается динамикой концентрации свинца в контрольных точках, находящихся в зоне (II) и после зоны (III) мелиорации, значения проб которых в несколько раз превышают

допустимое значение ПДК в 2009, 2013 и 2014 гг. (рис. 2). Указанные годы отмечены сильными паводками, способствующими вымыванию тяжелых металлов с полей и береговой линии в ближайшие водные объекты.

В то же время в наблюдаемых контрольных точках отмечается малая концентрация меди, никеля и цинка, во много раз меньше ПДК.

Присутствие никеля и цинка в природных водах в значительной степени обусловлено составом пород, через которые проходит вода. Основными источниками поступления соединений меди в природные воды следует считать горные породы, сточные воды химических и металлургических производств, шахтные воды, различные реагенты, содержащие медь, а также сельскохозяйственные стоки [9].

Несмотря на то, что в больших концентрациях медь и цинк относятся к средне- и высокотоксичным элементам [20], они являются биофильными элементами, играющими важную роль в жизнедеятельности организмов. Таким образом, недостаток их концентрации, как и избыток, приводит к нежелательным последствиям, например, способствует развитию анемии [17].

Также исходя из результатов отбора проб за весь наблюдаемый период, отраженных на рис. 2, можно сделать вывод, что в годы, отмеченные большими паводками (2009, 2011, 2014 гг.) и наводнением (2013 г.), происходит всплеск концентрации многих из представленных металлов, и снижение этих значений в более засушливый период. Максимальные значения концентраций регистрируются в зоне мелиорации (точка II), на некотором расстоянии от нее по руслу реки (точка III) отмечается небольшое их снижение. Однако указанные значения в несколько раз превышают начальную концентрацию металлов, соответствующую зоне реки до мелиорации (точка I), в которой они не только не изменились, но даже уменьшились по сравнению с 2009 г. Это указывает на то, что близость мелиоративных зон к водоемам играет значительную роль в загрязнении наблюдаемых водных объектов.

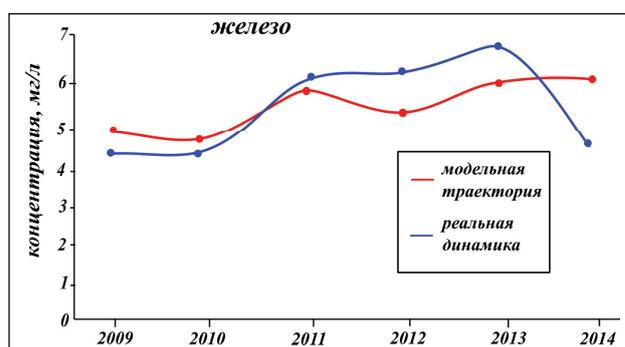
Под влиянием осушения происходит изменение рН воды в сторону слабощелочной реакции среды, что способствует увеличению концентрации наиболее токсичных аквакомплексов и образованию труднорастворимых гидроксидов некоторых тяжелых металлов, оказывающих вредное воздействие на мальков рыб, осаждаясь на жабрах, что значительно ухудшает эколого-токсикологическое состояние водотоков [6].

Из рис. 2 видно, что изменение концентрации тяжелых металлов в каждой из наблюдаемых контрольных точек имеет сложную динамику, подчиняющуюся своим внутренним законам и зависящую от многих дополнительных факторов, которые иногда трудно предугадать (сильные паводки и наводнения). Однако, несмотря на свою простоту, предложенная нами модель, учитывающая только скорости течения реки и осаждения металлов, улавливает общую динамику распределения концентрации по руслу водного объекта.

На рис. 3 представлены графики изменения по годам реальных и модельных значений концентрации железа в III контрольной точке р. Ульдура при постоянном значении скорости оседания железа.

Модельные значения концентраций были получены на основании расчетов по формуле (5) путем подстановки в качестве  $C_2$  реальных значений в годы наблюдения, взятых в контрольной точке II,  $x = b=10$ ,  $a=5$ , при этом значение скорости оседания железа  $k$  не менялось по годам и полагалось равной среднеарифметическому модельных значений  $k$ , приведенных в табл. Как видно из рис. 3, модельная траектория улавливает основную динамику распространения железа: на обоих графиках наблюдается всплеск концентрации в годы паводков (2011, 2013 гг.) и падение ее значений в более засушливые годы.

Таким образом, можно сделать вывод, что простые модели, учитывающие только основные факторы, оказываются достаточно полезными на начальных этапах исследования динамики реальных объектов.



**Рис. 3.** Динамика концентрации железа по годам в р. Ульдура в III контрольной точке, на основе статистических и модельных данных

**Fig. 3.** Dynamics of iron concentration by years in the Uldura River at the control point III, based on statistical and model data

## Заключение

В работе рассмотрена простая математическая модель, позволяющая анализировать характер распределения концентрации поллютантов – тяжелых металлов по руслу реки при наличии сброса в этот водоем вод из зоны мелиорации. Предложен простой метод оценки интенсивности снижения концентрации металлов вдоль речного стока. По представленной модели были выполнены расчеты концентрации железа по руслу р. Ульдура в Еврейской автономной области. Проведена оценка интенсивности уменьшения концентрации металла вдоль водоема при удалении от зоны мелиорации. В частности, показано, что падение концентрации железа (Fe) за счет осаждения металла по руслу р. Ульдура приводит к ее фоновому значению на расстоянии около 20 км.

Исследование, основанное на обработке и анализе данных, полученных в результате взятия осенних проб в трех разных участках по руслу р. Ульдура, показало, что изменение концентрации металлов в разные годы наблюдаемого периода имеют сильные отклонения как в сторону резкого увеличения, так и падения значений. Неожиданно оказалось, что эта сложная динамика может быть описана относительно простой моделью, учитывающей только скорости реки и осаждения металлов по руслу рассматриваемого водного объекта, а также начальное значение концентрации изучаемого металла. Также исходя из динамики концентрации железа на основе данных источника [4] был сделан вывод, подтверждающий влияние мелиоративных зон на увеличение концентрации тяжелых металлов в водной среде.

Данная работа является начальным этапом для дальнейшего исследования изменения концентрации тяжелых металлов как в водной среде, так и в донных отложениях.

**Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.**

### ЛИТЕРАТУРА:

1. Алексеев Г.В., Вахитов И.С., Соболева О.В. Оценка устойчивости в задачах идентификации для уравнения конвекции-диффузии-реакции // Журнал вычислительной математики и математической физики. 2012. Т. 52, № 12. С. 2190–2205.
2. Астафьева Л.С. Экологическая химия: учебник для студ. сред. проф. учеб. заведений. М.: Академия. 2006. 224 с.
3. Бекман И.Н. Математика диффузии: учеб. пособие. М.: ОнтоПринт, 2016. 402 с.
4. Зубарев В.А. Влияние осушительной мелиорации на содержание тяжелых металлов в пойменных почвах Среднеамурской низменности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4. С. 6–16. DOI: 10.17223/19988591/28/1.
5. Зубарев В.А. Оценка состояния малых рек Еврейской автономной области в районах осушительной мелиорации в периоды с различным уровнем затопления пойм // Региональные проблемы. 2015. Т. 18, № 4. С. 70–75.
6. Зубарев В.А., Коган Р.М. Влияние крупномасштабного наводнения 2013 г. на химический состав воды малых рек Среднего Приамурья в районах осушительной мелиорации // Вода: химия и экология. 2015. № 3 (81). С. 3–10.
7. Левшина С.И. Распределение железа в поверхностных водах бассейна Среднего и Нижнего Амура // Водные ресурсы. 2012. Т. 39, № 4. С. 377–384.
8. Михайлов С.А. Диффузное загрязнение водных экосистем. Методы оценки и математические модели: аналит. обзор. Барнаул: День, 2000. 130 с.
9. Мониторинг качества вод: оценка токсичности / А.М. Никаноров, Т.А. Хоружая, Л.В. Бражникова, А.В. Жулидов. СПб.: Гидрометеопиздат, 2000. 159 с.
10. Мур Дж.В. Тяжелые металлы в природных водах: контроль и оценка влияния: пер. с англ. / Дж.В. Мур, С. Рамамурти. М.: Мир, 1987. 286 с.
11. Муратова Г.В., Глушанин М.В. Исследование процессов переноса, диффузии и трансформации радиоактивных примесей, поступающих в атмосферу при авариях на объектах энергетики // Вычислительные технологии. 2009. Т. 14, № 2. С. 85–97.
12. Наводнение-2013. Талакан, 2014. 144 с.
13. Папина Т.С. Транспорт и особенности распределения тяжелых металлов в ряду: вода – взвешенное вещество – донные отложения речных экосистем: аналит. обзор. Новосибирск, 2001. 58 с. (Сер. Экология. Вып. 62).
14. Селезнева А.В. Антропогенная нагрузка на реки от точечных источников загрязнения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2003. Т. 5, № 2. С. 268–277.
15. Смоляков Б.С., Жигула М.В. Экологические последствия трансформации химических форм металлов-поллютантов в реальном прес-

ном водоеме // Химия в интересах устойчивого развития. 2001. № 9. С. 283–291.

16. Суриц О.В. Дефицит фтора, кальция и магния в питьевой воде и его отражение на заболеваемости населения ЕАО: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Владивосток, 2009. 23 с.
17. Темерев С.В., Галахов В.П., Плотникова Ю.Е. Формирование и распределение химического стока реки Барнаулки // Известия Алтайского государственного университета. 2001. Т. 21, № 3. С. 32–37.
18. Чудаева В.А., Шестеркин В.П., Чудаев О.В. Микроэлементы в поверхностных водах бассейна реки Амур // Водные ресурсы. 2011. Т. 38, № 5. С. 606–617.
19. Шулькин В.М. Изменчивость химического состава речных вод Приморья как индикатор антропогенной нагрузки и ландшафтной структуры водосборов // Вестник ДВО РАН. 2009. № 4 (146). С. 103–114.
20. Wood J.M. Biological cycles for toxic elements in the environment // Science. 1974. Vol. 183. P. 1049–1052.

#### REFERENCES.

1. Alekseev G.V., Vakhitov I.S., Soboleva O.V. Stability Estimates in Identification Problems for the Convection-Diffusion-Reaction Equation. *Zhurnal vychislitel'noi matematiki i matematicheskoi fiziki*, 2012, vol. 52, no. 12, pp. 2190–2205. (In Russ.).
2. Astaf'eva L.S. *Ekologicheskaya khimiya: uchebnik dlya stud. sred. prof. ucheb. Zavedenii* (Ecological chemistry: a textbook for students. avg. prof. textbook institutions). Moscow: Akademiya Publ., 2006. 224 p. (In Russ.).
3. Bekman I.N. *Matematika diffuzii: ucheb. posobie* (Mathematics of diffusion: textbook). Moscow: OntoPrint Publ., 2016. 402 p. (In Russ.).
4. Zubarev V.A. Analysis of Heavy Metal in Bottom Deposits of Small Rivers Effected by Agricultural Reclamation on Sredneamurskaya Lowland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2014, no. 4, pp. 6–16. (In Russ.). DOI: 10.17223/19988591/28/1.
5. Zubarev V.A. Evaluation of Small Rivers Condition in the Drainage Reclamation Areas of Jewish Autonomous Region in Different Flood Periods. *Regional'nye problemy*, 2015, vol. 18, no. 4, pp. 70–75. (In Russ.).
6. Zubarev V.A. The Impact of Large-Scale Flooding in 2013 on the Chemical Composition of the Water of the Small Rivers of the Middle Amur Region in the Areas of Amelioration. *Voda: khimiya i ekologiya*, 2015, no. 3, pp. 3–10. (In Russ.).
7. Levshina S.I. Iron Distribution in Surface Waters in the Middle and Lower Amur Basin. *Vodnye resursy*, 2012, vol. 39, no. 4, pp. 377–384. (In Russ.).
8. Mikhailov S.A. *Diffuznoe zagryazneniya vodnykh ekosistem. Metody otsenki i matematicheskie modeli: analit. obzor* (Diffuse pollution of aquatic ecosystems. Evaluation methods and mathematical models: an analytical review). Barnaul: Den' Publ., 2000, 130 p. (In Russ.).
9. *Monitoring kachestva vod: otsenka toksichnosti* (Water quality monitoring: toxicity assessment), A.M. Nikanorov, T.A. Khoruzhaya, L.V. Brazhnikova, A.V. Zhulidov. Saint-Petersburg: Gidrometeoizdat Publ., 2001. 159 p. (In Russ.).
10. Mur Dzh.V. *Tyazhelye metally v prirodnykh vodakh: kontrol' i otsenka vliyaniya: per. s angl.* (Heavy Metals in Natural Waters. Applied Monitoring and Impact Assessment), J.W. Moore, S. Ramamoorthi, Moscow: Mir Publ., 1987. 286 p. (In Russ.).
11. Muratova G.V., Glushanin M.V. Study of Transport, Diffusion and Transformation Processes of Radioactive Admixtures Released Into the Atmosphere During Emergencies at Energy Stations. *Vychislitel'nye tekhnologii*, 2009, vol. 14, no. 2, pp. 85–97. (In Russ.).
12. *Navodnenie-2013* (Flood-2013). Talakan, 2014. 144 p. (In Russ.).
13. Papina T.S. *Transport i osobennosti raspredeleniya tyazhelykh metallov v ryadu: voda – vzveshennoe veshchestvo – donnye otlozheniya rechnykh ekosistem: analit. obzor* (Transport and distribution features of heavy metals in the series: water – suspended matter – bottom sediments of river ecosystems: an analytical review). Novosibirsk, 2001, no. 62, 58 p. (Ser. Ekologiya, no. 62). (In Russ.).
14. Selezneva A.V. Anthropogenic Load on Rivers by Point Springs of Pollution. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2003, vol. 5, no. 2, pp. 268–277. (In Russ.).
15. Smolyakov B.S., Zhigula M.V. Ecological consequences of the transformation of chemical forms of pollutant metals in a real fresh water body. *Khimiya v interesakh ustoichivogo razvitiya*, 2001, no. 9, pp. 283–291. (In Russ.).
16. Surits O.V. Deficiency of fluorine, calcium and magnesium in drinking water and its impact on the incidence of the population of the EAO. Extended Abstract of Cand. Sci. (biolog.) Dissertation. Vladivostok, 2009. 23 p. (In Russ.).

17. Temerev S.V., Galakhov V.P., Plotnikova Yu.E. Input and Distribution of Chemical Load Barnaulka River. *Izvestiya Altaiskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2001, vol. 21, no. 3, pp. 32–37. (In Russ.).
18. Chudaeva V.A., Shesterkin V.P., Chudaev O.V. Trace Elements in Surface Water in Amur River Basin. *Vodnye resursy*, 2011, vol. 38, no. 5, pp. 606–617. (In Russ.).
19. Shulkin V.M. Variability of chemical composition of waters of Primorye rivers as an indicator of anthropogenic load and landscape structure of watersheds. *Vestnik DVO RAN*, 2009, no 4, pp. 103–114. (In Russ.).
20. Wood J.M. Biological cycles for toxic elements in the environment. *Science*, 1974, vol. 183, pp. 1049–1052.

## ANALYSIS AND MODELING OF HEAVY METALS DISTRIBUTION ALONG THE RIVER COURSE BESIDE THE RECLAMATION ZONE

I.G. Sukhodoev, E.V. Kurilova, V.A. Zubarev, E.Ya. Frisman

*The paper considers the migration of heavy metals along the riverbed with one reclamation channel. The authors use a simple mathematical model to analyze a distribution of pollutants concentration, including heavy metals, along the river bed in the presence of water discharge from the reclamation zone into the river. A simple method is proposed for estimating the metals concentration reduction intensity along the river runoff. It is assumed that the main parameters affecting the distribution of metals are the speed of water flow and the intensity of metal deposition along the riverbed. The proposed model was used to calculate the concentration of metals along the Uldura River in the Jewish Autonomous region. It was made an assessment of the metal concentration decrease intensity along the river course when moving away from the reclamation zone. In particular, it was shown that concentration of iron (Fe) reaches its background value at a distance of about 20 km, due to metal deposition along the channel. The authors also made a research based on data processing of the autumn samples from three different sites along the Uldura River which showed strong deviations in the concentration of detected metals in different years of the observed period either to sharp jumps in values or to their falls. This process can be described by a fairly simple model presented in this paper.*

**Keywords:** water body, heavy metals, concentration, dynamics, mathematical model.

**Reference:** Sukhodoev I.G., Kurilova E.V., Zubarev V.A., Frisman E.Ya. Analysis and modeling of heavy metals distribution along the river course beside the reclamation zone. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 9–11. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-9-11.

*Поступила в редакцию 02.02.2023*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья  
УДК 575.174:517.925

### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ В СИСТЕМЕ СМЕЖНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМОМ ЛИМИТИРОВАНИИ ГАМЕТОПРОДУКЦИИ

М.П. Кулаков, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,  
e-mail: k\_matvey@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7060-2731>  
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

*В работе изучаются механизмы, приводящие к возникновению генетической дивергенции (устойчивых генетических различий) между двумя миграционно связанными популяциями. Рассматривается «классическая» система панмиктических популяций с менделевскими правилами наследования и монокусным отбором, направленным против гетерозигот. Для лимитирования роста численности предложено считать, что гаметопродукция и общая фертильность (рождаемость) падает с ростом численности за счет ограниченности ресурсов. Предложена дискретная по времени нелинейная математическая модель, описывающая динамику концентрации одного из аллелей и общую численность в каждой из популяций. Описана процедура вычисления координат всех неподвижных точек, соответствующих разным типам предельной генетической структуры и соотношению численностей. Показано, что при плотностно-зависимом лимитировании рождаемости в модели возможно множество неподвижных точек, соответствующих однородному и неоднородному распределению. При однородном распределении обе популяции оказываются мономорфными, т.е. представлены особями лишь с одним генотипом. Предельные численности при этом не всегда совпадают. Неоднородность проявляется в том, что смежные популяции оказываются полиморфными, т.е. содержат особей с разными генотипами, но существенно отличаются частотами альтернативных аллелей и предельными численностями. Описаны бифуркации рождения неподвижных точек, соответствующих неоднородному распределению и генетической дивергенции. Обнаружено, что движение к одной из возможных предельных генетических структур сопровождается изменением репродуктивных возможностей популяций. Показано, что при пониженной приспособленности гетерозигот мономорфные популяции имеют более высокую рождаемость, чем полиморфные, в которых, очевидно, присутствуют особи с разными репродуктивными возможностями. В результате мономорфным и полиморфным популяциям соответствуют разные предельные численности и циклы с разными периодами и фазами колебаний в случае потери устойчивости даже при полной идентичности популяций.*

**Ключевые слова:** генетическая дивергенция, популяция, динамика, миграция, бифуркации, мультистабильность.

**Образец цитирования:** Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Генетическая дивергенция в системе смежных популяций при плотностно-зависимом лимитировании гаметопродукции // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 12–27. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-12-27.

## Введение

Изучение условий, приводящих к формированию и поддержанию существенных генетических различий или первичной генетической дивергенции между несколькими пространственно обособленными популяциями, является сложной междисциплинарной задачей с давней и богатой историей [15, 19]. Для реальных популяций, для которых отмечают дивергенцию, как правило, пытаются найти связь между географической изменчивостью, проявляющуюся в значимых филогенетических различиях на разных участках, и степенью действия какого-либо природного фактора [8, 22, 23]. Кроме того, примеры дивергентных популяций известны именно потому, что такая связь достоверно обнаружена.

Вместе с тем теоретические исследования математических моделей этого явления показывают, что дивергенция может быть связана со свойствами самой популяционной системы, а внешние факторы лишь направляют ее развитие в одно из возможных состояний предельной генетической структуры [11, 27]. В одних состояниях никаких различий между популяциями нет, а в других генетические различия формируются в узком диапазоне начальных условий и при достаточно специфичных ограничениях, накладываемых на рост популяции. Например, показано, что для достижения дивергенции между разными популяциями недостаточно только лишь генетических механизмов – необходим еще сильный экологический механизм, обеспечивающий регулирование роста численности, который должен существенно влиять на эволюционные процессы [9, 11, 13]. Ранее нами показано, что генетическая дивергенция возникает и сохраняется, если соотношение численностей ограничено и не меняется во времени [5]. В других работах показано, что генетические и экологические процессы должны действовать с сопоставимыми скоростями [14, 21]. Ограничения роста могут быть связаны с разнообразными механизмами самолимитирования внутри популяции [12, 20, 27] или межвидовыми взаимодействиями [16, 24, 25].

Поэтому возникает задача исследования механизмов, приводящих к генетической дивергенции в системе связанных популяций с лимитированием роста численности, из которой максимально исключено влияние гетерогенности условий существования. В частности, в условиях одинаковости действия отбора во всех популяциях. Также важно понять, при каких условиях генетическая дивергенция будет устойчивой и сохранится при

нарушении пространственной изоляции между популяциями.

Настоящая работа продолжает начатое в [5, 10, 11] изучение механизмов и условий возникновения первичной генетической дивергенции. Предложена математическая модель с дискретным временем, основанная на рекуррентных уравнениях (отображениях) и описывающая изменение частот аллелей и динамику численности в системе двух миграционно связанных панмиктических популяций с монокусным отбором. Рассматривается случай, когда в двух смежных популяциях действует дизруптивный (разрывающий) отбор, проявляющийся в пониженной приспособленности гетерозигот по единственному диаллельному локусу. Кроме того, изучаются изменения режимов динамики численностей, происходящие при достижении популяциями однородного по ареалу генетического состава, когда популяции мономорфны по рассматриваемому локусу, или неоднородного состава, когда популяции полиморфны и существенно отличаются концентрациями генотипов.

### Модельные уравнения системы неограниченно растущих популяций

Рассмотрим модельную систему двух популяций с непересекающимися поколениями, связанных миграцией со следующими ограничениями [11].

Особи внутри каждой из популяций имеют генетические различия, которые проявляются в разной скорости воспроизводства и приспособленности. При образовании зигот из гамет в процессе воспроизводства наблюдается локальная панмиксия, т.е. происходит свободное и случайное слияние гамет независимо от их генотипа и того, кто их произвел. В простейшем случае к отбору чувствителен единственный диаллельный локус, представленный аллеломорфами  $A$  и  $a$ . Отбор осуществляется на диаллельной стадии, т.е. отбираются только зиготы. Предположим, что мигрируют только взрослые особи (зиготы). В этом случае будем предполагать, что существует следующая элементарная последовательность популяционных процессов: формирование зигот из гамет, отбор зигот, миграция зигот между популяциями, продуцирование новых гамет и т.д. Миграция при этом может происходить непосредственно после отбора либо предшествовать отбору.

В общем случае, когда популяции неидентичные, каждый перечисленный элементарный популяционный процесс характеризуется следующими коэффициентами:

–  $g_{AA}$ ,  $g_{Aa}$ ,  $g_{aa}$ ,  $h_{AA}$ ,  $h_{Aa}$  и  $h_{aa}$  – гаметопродук-

ция первой ( $g_{ij}$ ) и второй ( $h_{ij}$ ) популяций, равная среднему числу гамет, производимому одной особью с генотипами  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . В эти коэффициенты неявно входит отбор гамет с учетом того, что большая часть гамет гибнет еще до процесса оплодотворения. Коэффициенты  $g_{ij}$  и  $h_{ij}$  способны принимать любые неотрицательные значения.

–  $W_{AA}$ ,  $W_{Aa}$ ,  $W_{aa}$ ,  $V_{AA}$ ,  $V_{Aa}$  и  $V_{aa}$  – приспособленность зигот с генотипами  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  первой ( $W_{ij}$ ) и второй ( $V_{ij}$ ) популяций, равная доле зигот (взрослых особей), которые приступят к миграции на следующем этапе. Приспособленности принимают любое значение от 0 до 1.

–  $m$  – коэффициент связи или миграции, который принимается равным для каждой популяции и генотипа (симметричная миграция). Он принимает любое значение от 0 до 1.

Для описания динамики описанной системы популяции удобно следить не за абсолютными численностями гамет, а за долей (концентрацией) гамет, несущих, например, аллель  $A$  к общему числу гамет всех типов. Обозначим это число для первой и второй популяций через  $q_1$  и  $q_2$ . Тогда доля гамет с аллелем  $a$  для обеих популяций равна  $1-q_1$  и  $1-q_2$  соответственно.

В этом случае динамика рассматриваемой системы популяций в общем случае описывается системой из шести уравнений, характеризующих изменение концентрации  $q_1$  и  $q_2$ , общего числа гамет всех типов, а также общей численности  $N_1$  и  $N_2$  первой и второй популяций. Не будем приводить здесь ее общий вид, поскольку это потребует описания ряда дополнительных переменных. Для уменьшения числа динамических переменных необходимы дополнительные допущения. Например, можно положить, что популяции не отличаются по приспособленностям зигот разных типов или гаметопродукции или, дополнительно, что гаметопродукция не зависит от генотипов производящих их особей.

В самом предельном случае, когда популяции идентичны, а генотипы отличаются лишь приспособленностями, удастся перейти к трем относительно негромоздким уравнениям. Для этого помимо фазовой переменной  $q_1$  и  $q_2$ , вводится относительная величина  $p=N_1/(N_1+N_2)$ , равная весу первой популяции к общей численности всей системы популяций. Однако при этом теряется информация о некоторых режимах динамики численностей  $N_1$  и  $N_2$ . В частности, независимо от того, неограниченно или ограниченно будут расти численности, вес  $p$  всегда будет ограничен. Например, при синхронном росте независимо от

характера динамики численности вес будет стремиться к 1/2, а при несинхронном росте к значению из интервала (0;1). Подробный вывод уравнений можно найти в монографии [11], а подробное исследование модели в статьях [5, 10].

Рассмотрим немного более общий случай, когда две популяции имеют разные приспособленности и гаметопродукцию. Будем полагать, что гаметопродукция не зависит от генотипов производящих их особей, но все же отличается для разных территорий, т.е.  $g_{AA}=g_{Aa}=g_{aa}=g$  и  $h_{AA}=h_{Aa}=h_{aa}=h$ . В этом случае оказывается, что общее число гамет каждой популяции прямо пропорционально численности с коэффициентом пропорциональности  $g$  и  $h$ . Поэтому в модельные уравнения можно включить лишь одну из этих величин (численность или число гамет). В этом случае оказывается, что коэффициенты  $g$  и  $h$  равны среднему числу новорожденных, производимых одной особью до процесса отбора и миграции. Тогда для популяций с непересекающимися поколениями и дискретным временем можно получить следующую систему динамических уравнений:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G_1(t)} \left( (1-m)(W_{AA}q_1^2(t) + W_{Aa}q_1(t)(1-q_1(t))) + \right. \\ \left. + m \frac{N_2(t)}{N_1(t)} (V_{AA}q_2^2(t) + V_{Aa}q_2(t)(1-q_2(t))) \right), \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G_2(t)} \left( (1-m)(V_{AA}q_2^2(t) + V_{Aa}q_2(t)(1-q_2(t))) + \right. \\ \left. + m \frac{N_1(t)}{N_2(t)} (W_{AA}q_1^2(t) + W_{Aa}q_1(t)(1-q_1(t))) \right), \\ N_1(t+1) = (1-m)g\bar{w}_1N_1(t) + m h\bar{w}_2N_2(t), \\ N_2(t+1) = (1-m)h\bar{w}_2N_2(t) + m g\bar{w}_1N_1(t), \end{cases} \quad (1)$$

где множители  $\bar{w}_1(t) = W_{AA}q_1^2(t) + 2W_{Aa}q_1(t)(1-q_1(t)) + W_{aa}(1-q_1(t))^2$  и  $\bar{w}_2(t) = V_{AA}q_2^2(t) + 2V_{Aa}q_2(t)(1-q_2(t)) + V_{aa}(1-q_2(t))^2$  показывают обобщенную приспособленность первой и второй популяций до процесса миграции, а мно-

$$\text{жители } G_1(t) = (1-m)\bar{w}_1(t) + m \frac{N_2(t)}{N_1(t)} \bar{w}_2(t) \quad \text{и}$$

$$G_2(t) = (1-m)\bar{w}_2(t) + m \frac{N_1(t)}{N_2(t)} \bar{w}_1(t) \text{ равны обобщенной}$$

приспособленности после миграции и показывают, во сколько раз увеличилось (уменьшилось) за одно поколение число особей. В этом случае из-за различного действия отбора в смежных популяциях ( $W_{ij} \neq V_{ij}$ ) не удастся перейти от двух уравнений динамики численностей к одному уравнению динамики веса  $p$  первой популяции.

### Модель с учетом плотностно-зависимого лимитирования

Рассмотрим действие плотностно-зависимого лимитирования в рассматриваемой системе популяций с принятыми допущениями о независимости гаметопродукции от генотипов производящих их особей.

Несмотря на то, что в системе (1) из-за миграции частоты аллелей зависят от соотношения численностей  $N_1/N_2$  ( $N_2/N_1$ ), нет оснований говорить о существенной зависимости отбора от численностей. В данном случае из-за постоянного движения особей в смежных популяциях могут поддерживаться разные распределения частот аллелей, которые в целом характерны для одиночной популяции без миграции (при  $m=0$ ). В результате в системе (1) при  $m>0$  появляются довольно простые бассейны притяжения мономорфных и полиморфных состояний. Вид этих бассейнов зависит не от конкретных значений численностей, а от предельного значения соотношения  $N_1/N_2$ . На тип динамики частот аллелей миграционная связь не оказывает существенного влияния [5].

В системе (1) действие плотностно-зависимых факторов, лимитирующих рост численности, может быть описано через зависимость параметров отбора  $W_{ij}$  и  $V_{ij}$  или гаметопродукции  $g$  и  $h$  от численностей  $N_1$  и  $N_2$  (плотности населения). В первом случае изменятся сразу все модельные уравнения. Первые два уравнения будут содержать явную зависимость отбора от численностей. Во втором случае изменятся только лишь уравнения динамики численностей, и отбор останется относительно независимым от плотности (с учетом зависимости от  $N_1/N_2$ ).

По всей видимости, именно последний вариант достаточно распространен, поскольку часто природная генетическая изменчивость по признакам, по которым идет отбор, слабо коррелирует с изменениями плотности в популяции [17, 18]. Этому есть множество объяснений, суть которых сводится к тому, что экологические и генетические процессы в таких популяциях идут в разных временных шкалах [14, 21].

Поэтому рассмотрим именно последний вариант.

Из уравнений (1) ясно, что число новорожденных особей равно  $gN_1$  и  $hN_2$ , а число особей после отбора, т.е. с учетом смертности,  $g\bar{w}_1N_1$  и  $h\bar{w}_2N_2$ . Положим, что рождаемость первой и второй популяций можно описать убывающими функциями вида:

$$g = g_1 F(N_1) \text{ и } h = g_2 F(N_2), \quad (2)$$

где  $F(N)$  – убывающая функция ( $F(0)=1$  и  $F'(N)<0$ ), характеризующая плотностную регуляцию численности, одинаковую для каждого генотипа. Параметр  $g_1$  и  $g_2$  – максимально возможное число новорожденных, производимое одной особью (рождаемость) в первой и второй популяциях при минимальной численности. Темп убывания функции  $F$  зависит от ее конкретного вида. Например, если функция выбрана по аналогии с уравнением Ферхюльста, т.е.  $F(N)=1-N/K$ , то рождаемость линейно падает до величины  $K$ , равной максимально возможной численности и называемой экологической нишей, а при  $N>K$  модель теряет смысл. Если функция  $F$  выбрана по аналогии с моделью Рикера:  $F(N)=\exp(-N/K)$ , то рождаемость медленно падает для небольших  $N$  и быстро для больших  $N$ .

С учетом (2) система (1) приобретает вид:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G_1(t)} \left( (1-m)(W_{AA}q_1^2(t) + W_{Aa}q_1(t)(1-q_1(t))) + \right. \\ \quad \left. + m \frac{N_2(t)}{N_1(t)} (V_{AA}q_2^2(t) + V_{Aa}q_2(t)(1-q_2(t))) \right), \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G_2(t)} \left( (1-m)(V_{AA}q_2^2(t) + V_{Aa}q_2(t)(1-q_2(t))) + \right. \\ \quad \left. + m \frac{N_1(t)}{N_2(t)} (W_{AA}q_1^2(t) + W_{Aa}q_1(t)(1-q_1(t))) \right), \\ N_1(t+1) = (1-m)g_1\bar{w}_1N_1(t)F(N_1(t)) + m g_2\bar{w}_2N_2(t)F(N_2(t)), \\ N_2(t+1) = (1-m)g_2\bar{w}_2N_2(t)F(N_2(t)) + m g_1\bar{w}_1N_1(t)F(N_1(t)). \end{cases} \quad (3)$$

Для дальнейшего исследования модели (3) выберем такой тип отбора, который способен привести к возможности установления устойчивых различий или дивергенции в обеих популяциях, особенно в условиях одинаковости действия отбора на разных участках. Здесь возникает соблазн положить равными приспособленности для одних и тех же генотипов на смежных участках. Однако, по всей видимости, достаточно, чтобы совпадал лишь характер действия отбора, т.е. соотношение приспособленностей оставалось одинаковым для обеих популяций. Несложно понять, что единственный тип отбора, который может привести к дивергенции, – дизруптивный отбор. В рассматриваемой модельной ситуации монокусного отбора это соответствует пониженной приспособленности гетерозигот, при которой приспособленность гетерозигот не превосходит приспособленности гомозигот, т.е.  $W_{Aa} < W_{AA}$ ,  $W_{Aa} < W_{aa}$  и  $V_{Aa} < V_{AA}$ ,  $V_{Aa} < V_{aa}$ . Поскольку здесь важны именно соотношения параметров, можно ограничиться «симметричным» случаем:

$$W_{AA} = W_{aa} = V_{AA} = V_{aa} = 1 \text{ и } W_{Aa} = 1 - s_1, \quad V_{Aa} = 1 - s_2$$

где  $0 \leq s_i \leq 1$  – интенсивность отбора гетерозигот.

В этом случае система (3) упрощается и имеет вид:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G_1(t)} \left( (1-m)q_1(t)(1-s_1(1-q_1(t))) + m \frac{x_2(t)}{x_1(t)} q_2(t)(1-s_2(1-q_2(t))) \right) \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G_2(t)} \left( (1-m)q_2(t)(1-s_2(1-q_2(t))) + m \frac{x_1(t)}{x_2(t)} q_1(t)(1-s_1(1-q_1(t))) \right) \\ x_1(t+1) = (1-m)g_1\bar{w}_1x_1(t)F(x_1(t)) + m g_2\bar{w}_2x_2(t)F(x_2(t)) \\ x_2(t+1) = (1-m)g_2\bar{w}_2x_2(t)F(x_2(t)) + m g_1\bar{w}_1x_1(t)F(x_1(t)) \end{cases} \quad (4)$$

где  $\bar{w}_1 = 1 - 2s_1q_1(t)(1-q_1(t))$ ,  $\bar{w}_2 = 1 - 2s_2q_2(t)(1-q_2(t))$ ,

$$G_1 = (1-m)\bar{w}_1 + m \frac{N_2}{N_1} \bar{w}_2 \quad \text{и} \quad G_2 = (1-m)\bar{w}_2 + m \frac{N_1}{N_2} \bar{w}_1 ;$$

$x_i = N_i / K_i$  – относительная численность ( $i=1,2$ ), перейти к которой возможно для многих убывающих функций  $F$ , в том числе  $F(N_i) = 1 - N_i / K_i$  и  $F(N_i) = \exp(-N_i / K_i)$ .

Последние два уравнения системы (4) – это система двух симметрично связанных неидентичных логистических отображений с переменными коэффициентами  $\bar{w}_i$  ( $i=1,2$ ). Поэтому следует ожидать наследования части свойств динамики, характерных для связанных отображений, в частности свойств, связанных с синхронизацией колебаний численностей  $x_1$  и  $x_2$ , а также фазовой мультистабильностью. Эти явления хорошо изучены как для идентичных [1, 3, 4, 6], так и для неидентичных отображений [2, 7], чем в общем случае и является система (4). По мере того как генетическая структура стремится к какому-либо состоянию (моморфизм или полиморфизм), происходит изменение значений концентраций  $q_1$  и  $q_2$ , которое меняет значение параметров  $\bar{w}_1$  и  $\bar{w}_2$ , и, как следствие, изменяется характер динамики численностей. Поэтому следует ожидать разнообразных нелинейных эффектов именно в переходной динамике, когда меняется генетическая структура. Достигнув же финитного распределения частот генотипов, характер динамики системы будет определяться именно последними двумя уравнениями, которые в свою очередь могут, при определенных условиях, изменять предельное состояние генетической структуры (через множитель  $x_1/x_2$ ). В частности, колебания численностей  $x_1$  и  $x_2$  могут провоцировать колебания концентраций  $q_1$  и  $q_2$ .

## Вычисление состояний равновесия

Рассмотрим состояния устойчивости (неподвижные точки) системы (4), а также обсудим условия их существования и устойчивости.

Неподвижные точки системы (4) удовлетворяют следующей системе уравнений:

$$\begin{cases} q_1 = \frac{1}{G_1} \left( (1-m)q_1(1-s_1(1-q_1)) + m \frac{x_2}{x_1} q_2(1-s_2(1-q_2)) \right) = \\ = Q_1(q_1, q_2, x_1, x_2), \\ q_2 = \frac{1}{G_2} \left( (1-m)q_2(1-s_2(1-q_2)) + m \frac{x_1}{x_2} q_1(1-s_1(1-q_1)) \right) = \\ = Q_2(q_1, q_2, x_1, x_2), \\ x_1 = (1-m)g_1\bar{w}_1x_1F(x_1) + m g_2\bar{w}_2x_2F(x_2) = \Phi_1(q_1, q_2, x_1, x_2), \\ x_2 = (1-m)g_2\bar{w}_2x_2F(x_2) + m g_1\bar{w}_1x_1F(x_1) = \Phi_2(q_1, q_2, x_1, x_2), \end{cases} \quad (5)$$

которую крайне сложно решить в общем виде, даже выбрав конкретный вид функции  $F$ . Однако несложно указать несколько очевидных ее решений (неподвижных точек), соответствующих однородной генетической структуре в обеих популяциях:

1)  $E_0(0, 0, \bar{x}_1, \bar{x}_2)$  – обе популяции представлены только особями с генотипом  $aa$  (отсутствуют генотипы  $AA$  или  $Aa$  (моморфные популяции));

2)  $E_1(1/2, 1/2, \bar{x}_1, \bar{x}_2)$  – обе популяции включают особей всех генотипов с одинаковой концентрацией гомологичных аллелей (полиморфные популяции);

3)  $E_2(1, 1, \bar{x}_1, \bar{x}_2)$  – обе популяции состоят только из особей с генотипом  $AA$  (моморфные популяции).

Подставив эти координаты в систему (5), несложно найти конкретные значения  $\bar{x}_1$  и  $\bar{x}_2$ . Для точек  $E_0$  и  $E_2$  из системы уравнений вида:

$$\begin{cases} x_1 = (1-m)g_1x_1F(x_1) + m g_2x_2F(x_2), \\ x_2 = (1-m)g_2x_2F(x_2) + m g_1x_1F(x_1). \end{cases}$$

Для точки  $E_1$  из системы вида:

$$\begin{cases} 2x_1 = (1-m)(1-s_1)g_1x_1F(x_1) + m(1-s_2)g_2x_2F(x_2), \\ 2x_2 = (1-m)(1-s_2)g_2x_2F(x_2) + m(1-s_1)g_1x_1F(x_1). \end{cases}$$

Обе этих системы уравнений разрешимы в конечных функциях лишь для некоторого класса рациональных функций  $F$ , например, для  $F(x)=1-x$ . В остальных случаях необходимо использовать приближенные методы. Можно строго доказать, что для любой убывающей функции  $F$  при допустимых значениях параметров каждая из этих систем имеет тривиальное и несколько нетривиальных решений, одно из которых всегда ле-

жит в первом квадранте плоскости  $(x_1, x_2)$ . Однако тривиальное решение  $x_1 = x_2 = 0$  следует исключить из возможных решений, поскольку оно приводит к неопределенности  $0/0$  в системе (4).

Для определения неподвижных точек, соответствующих неоднородной генетической структуре, или, другими словами, генетической дивергенции, обратим внимание, что первые два уравнения системы (5) не зависят от выбора функции  $F$ . Более того, можно показать, что переменные  $x_1$  и  $x_2$  могут быть «исключены» из первых двух уравнений системы (5). В этом случае поиск неподвижных точек сведется к поиску таких значений  $q_1$  и  $q_2$ , которые удовлетворяют первым двум уравнениям, а затем исключению той части из них, которые не удовлетворяют третьему и четвертому уравнению системы (5).

Действительно, домножив обе части первого и второго уравнения системы (5) на  $G_1$  и  $G_2$ , можно получить систему алгебраических уравнений вида:

$$\begin{cases} (1-m)A_1x_1 + mB_1x_2 = 0, \\ (1-m)A_2x_2 + mB_2x_1 = 0, \end{cases}$$

где  $A_1 = s_1q_1(1-q_1)(1-2q_1)$ ,  $A_2 = s_2q_2(1-q_2)(1-2q_2)$ ,  $B_1 = q_1 - q_2 + s_2q_2(1-q_2)(1-2q_1)$  и  $B_2 = q_1 - q_2 + s_1q_1(1-q_1)(1-2q_2)$ . Учитывая, что  $x_1 \neq 0$  и  $x_2 \neq 0$  по условию, выразим  $x_1$  из первого уравнения и подставим результат во второе и разделим на  $x_2 \neq 0$ . В результате получим полином двух переменных  $q_1$  и  $q_2$ :

$$P(q_1, q_2) = (1-m)^2 A_1 A_2 - m^2 B_1 B_2,$$

нули которого содержат все корни для первых двух уравнений системы (4) при любых фиксированных  $x_1 \neq 0$  и  $x_2 \neq 0$ , в том числе  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$ . Остается лишь выбрать из них те, которые удовлетворяют последним двум уравнениям системы (5).

Поиск нулей полинома  $P$  выполним методом сканирования. Для этого будем перебирать значения, например,  $q_1$  в некотором допустимом диапазоне значений. Зафиксировав  $q_1 = q_1$ , будем искать значения  $q_2 = q_2$ , для которых  $P(q_1, q_2) = 0$ . Этот полином имеет степень 3 относительно переменной  $q_2$ , и поэтому содержит 1 или 3 действительных корня, которые можно найти, например, по формуле Кардано. В результате на плоскости  $(q_1, q_2)$  можно изобразить несколько кривых, точки которой являются нулями полинома  $P(q_1, q_2)$ . В полном фазовом пространстве они образуют ги-

перцилиндрическую поверхность, на которой лежат все неподвижные точки системы (3). В левом столбце на рис. 1 показано, как выглядят эти кривые при конкретных значениях параметров.

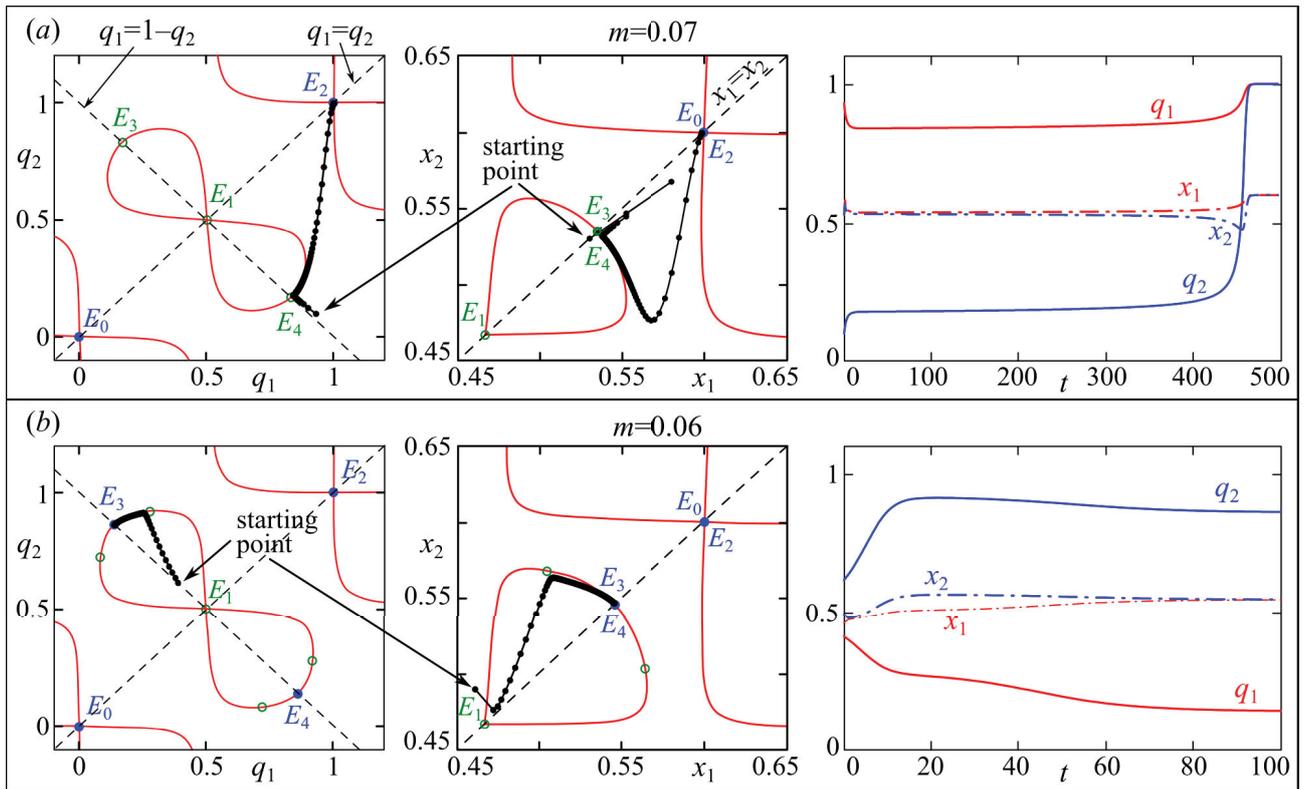
Далее среди нулей полинома  $P$  необходимо найти такие значения, которые являются решением системы (5). Для этого каждый из нулей  $q_1^*$  и  $q_2^*$  подставим в третье и четвертое уравнение системы (4), т.е. будем решать систему двух уравнений:

$$\begin{cases} \Delta \Phi_1 = x_1 - \Phi_1(q_1^*, q_2^*, x_1, x_2) = 0, \\ \Delta \Phi_2 = x_2 - \Phi_2(q_1^*, q_2^*, x_1, x_2) = 0. \end{cases} \quad (6)$$

Как уже отмечалась, система вида (6) для убывающих функций  $F$  имеет не менее одного нетривиального решения. Его можно найти явно из аналитически полученной формулы или численно, что зависит от выбора вида функции  $F$ . В результате каждой точке  $(q_1, q_2)$  ставится в соответствие одна (или несколько) точек  $(x_1, x_2)$ , удовлетворяющих системе (6). В плоскости  $(x_1, x_2)$  найденные точки  $(x_1, x_2)$  образуют несколько кривых подобно тому, как нули полинома  $P(q_1, q_2)$  задают гиперцилиндр. Во втором столбце на рис. 1 можно увидеть примеры этих кривых при  $F(x) = 1-x$ . Заметим, что определяемое системой (6) отображение плоскости  $(q_1, q_2)$  в  $(x_1, x_2)$  не является взаимно однозначным. На рис. 1 можно увидеть, что ветви нулей полинома  $P(q_1, q_2)$ , лежащие на плоскости  $(q_1, q_2)$ , при  $q_1 < 1/2$  и  $q_1 > 1/2$  имеют совпадающие образы на плоскости  $(x_1, x_2)$ , что, по всей видимости, связано с симметричностью функции  $F(x) = 1-x$ . В частности, совпадают точки  $E_0$  и  $E_2$ , которые имеют разные прообразы  $q_1 = q_2 = 0$  и  $q_1 = q_2 = 1$ . В плоскости  $(x_1, x_2)$  также совпадают образы искомым неподвижных точек  $E_3$  и  $E_4$ , соответствующих неоднородной генетической структуре. Это означает, что противоположные предельные состояния генетических структур (много гамет с аллелем  $A$  и мало  $a$  или наоборот) приводят к одинаковым предельным распределениям численностей.

Среди корней  $(x_1, x_2)$  системы (6) и поставленных им в соответствие точек  $(q_1, q_2)$  необходимо оставить лишь те, которые удовлетворяют первым двум уравнениям системы (5), т.е. являются корнями системы вида:

$$\begin{cases} \Delta Q_1 = q_1 - Q_1(q_1^*, q_2^*, x_1^*, x_2^*) = 0, \\ \Delta Q_2 = q_2 - Q_2(q_1^*, q_2^*, x_1^*, x_2^*) = 0. \end{cases} \quad (7)$$



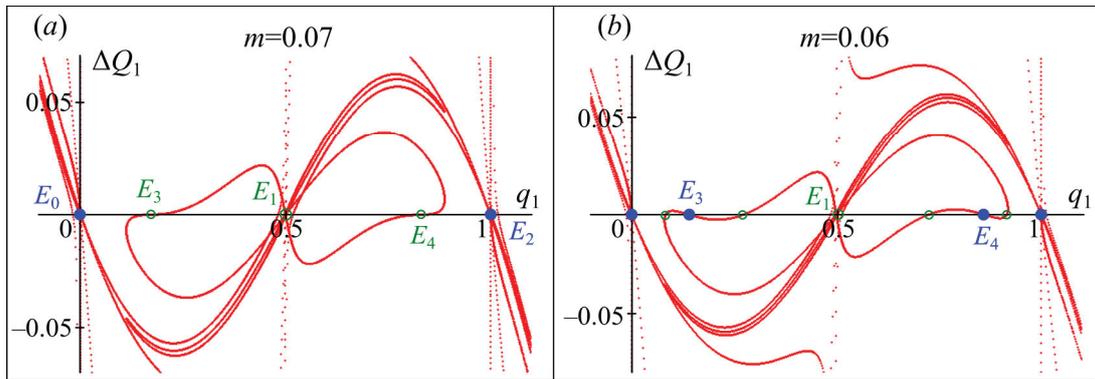
**Рис. 1.** Слева – фазовые портреты системы (4) при  $F(x) = 1 - x$ ,  $s_1=s_2=0.5$  и  $g_1=g_2=2.5$ . Синий кружок – устойчивая неподвижная точка, зеленый выколотый – неустойчивая точка, черные точки – траектория системы (4) для отмеченной стартовой точки. Красные линии – нули полинома  $P(q_1, q_2)$  в плоскости  $(q_1, q_2)$  (слева) и  $(x_1, x_2)$  (в центре). Справа – динамика частот аллелей и численностей в смежных популяциях

**Fig. 1.** On the left – phase portraits of the system (4) at  $F(x) = 1 - x$ ,  $s_1=s_2=0.5$  and  $g_1=g_2=2.5$ . The blue circle – a stable fixed point, the green circle – an unstable point, the black dots – a trajectory of the system (4) for the marked starting point. On the right – dynamics of allele frequencies and abundances of adjacent populations

С учетом того, что начальное значение  $q_1^*$  выбирается достаточно произвольно и изменяется с некоторым фиксированным шагом, ни одна из найденных на предыдущем шаге точек  $(q_1, q_2, x_1, x_2)$  никогда не будет удовлетворять системе (7). Вместе с тем можно утверждать, что с точностью до шага сканирования в окрестности некоторых из них будут лежать искомые корни системы (5). Для поиска точек, в окрестности которых лежат корни, воспользуемся известным фактом. Если функции  $\Delta Q_1$  и  $\Delta Q_2$  для двух достаточно близких точек меняют свой знак, то между ними лежит корень системы (7). Тогда для поиска корней (7) будем двигаться строго вдоль веток кривой, задаваемой корнями уравнения  $P(q_1, q_2)=0$ . Если для двух соседних ее точек  $\Delta Q_1$  и  $\Delta Q_2$  меняют свой знак, то в качестве начального приближения

корня системы (5) можно взять их среднееарифметическое значение. В свою очередь эта средняя точка может быть использована как хорошее начальное приближение, гарантирующее быструю сходимость к искомому решению при использовании методов спуска.

На рис. 2 показано, как изменяется разность  $\Delta Q_1$  при движении вдоль разных ветвей кривой  $P(q_1, q_2)=0$  и их образов на плоскость  $(x_1, x_2)$ . На каждой из этих линий численности  $x_1$  и  $x_2$  принимают такие значения, что  $\Delta \Phi_1 = \Delta \Phi_2 = 0$ . Аналогичным образом изменяется разность  $\Delta Q_2$  в зависимости как от  $q_1$ , так и  $q_2$ . Следовательно, в окрестности точки пересечения  $\Delta Q_1$  с осью абсцисс лежит неподвижная точка. На рис. 2 выделены лишь те из них, которые имеют положительные координаты. Кроме того, эти графики показывают механизм рождения состояний равновесия, соответствующую



**Рис. 2. Графики нулей полинома  $P(q_1, q_2)$ , для которых верно  $\Delta \Phi_1 = \Delta \Phi_2 = 0$ . Точки пересечения с абсцисс – неподвижные точки, среди которых кружками выделены имеющие неотрицательные координаты**

**Fig. 2. Graphs of the polynomial zeros  $P(q_1, q_2)$  for which  $\Delta \Phi_1 = \Delta \Phi_2 = 0$  is true. The points of intersection with the abscissa are fixed points, among which there are the circles marked with non-negative coordinates**

щих генетической дивергенции, а также позволяют косвенно оценить устойчивость неподвижных точек.

Рассмотрим, как формируются и когда устойчивы найденные неподвижные точки, и какие режимы динамики при этом возникают.

#### Сценарии потери устойчивости

При достаточно низкой интенсивности отбора гетерозигот  $s_1$  и  $s_2$  или достаточно больших значениях параметра миграции  $m$  система (4) содержит неустойчивую неподвижную точку  $E_1$  и две устойчивые точки  $E_0$  и  $E_2$ . График разности  $\Delta Q_1$  при этом состоит из одной-единственной линии, которая пересекает ось абсцисс в точках  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$ . Динамика системы (4) при этом оказывается бистабильной: при  $q(0) < 1 - q_2(0)$  траектория стремится к точке  $E_0$ , при  $q(0) > 1 - q_2(0)$  к точке  $E_2$ . С ростом  $s_1$  и  $s_2$  или уменьшением  $m$  от точки  $E_1$  отщепляется пара седловых точек  $E_3$  и  $E_4$ , которые лежат на границе бассейнов притяжения точек  $E_0$  и  $E_2$  ( $q(0) = 1 - q_2(0)$ ). Две этих точки соответствуют генетической дивергенции между двумя миграционно связанными популяциями. При некоторых начальных условиях модельная траектория может достаточно близко приблизиться к одной из этих точек. В результате в переходной динамике системы (4) будут зафиксированы продолжительные участки, в которые две популяции имеют существенные генетические различия как по частоте генотипов, так и численностям (особенно если отличаются значения  $s_1$ ,  $s_2$ ,  $g_1$  и  $g_2$ ). Однако выйдя из окрестности седловой точки  $E_3$  или  $E_4$ , траектория

быстро устремится к одному из мономорфных состояний  $E_0$  или  $E_2$  и популяции окажутся идентичными. Пример такой динамики показан на рис. 1а.

По мере роста интенсивности отбора или снижения коэффициента миграции точки  $E_3$  и  $E_4$  отдаляются от  $E_1$ , в их окрестности рождается дополнительная пара точек, и точки  $E_3$  и  $E_4$  приобретают устойчивость. Этот сценарий существенно отличается для идентичных и неидентичных популяций. В случае  $s_1 = s_2$  и  $g_1 = g_2$  пара новых точек симметрична относительно  $E_3$  или  $E_4$  и лежит по обе стороны от них (рис. 1а). Результат такого мягкого расщепления (бифуркации вил) точек  $E_3$  и  $E_4$  показан на рис. 1б. Любое нарушение равенства параметров отбора или рождаемости нарушает эту симметрию, и новая пара рождается в ходе седло-узловой бифуркации. По мере роста отличий популяций по рождаемостям  $g_1$  и  $g_2$  неподвижные точки и нули полинома  $P(q_1, q_2)$  в плоскости  $(q_1, q_2)$  отдаляются от линии  $x_1 = x_2$  (на которой лежат полностью синхронные режимы динамики) и смещаются в сторону более высоких значений численностей той популяции, у которой выше рождаемость. Вместе с тем график  $P(q_1, q_2) = 0$  в плоскости  $(q_1, q_2)$  не меняет своего вида, однако изменение стационарных значений численностей смещает неподвижные точки  $E_3$  и  $E_4$  вдоль этой кривой, а также пар точек, окружающих их. Рост различий популяций по интенсивности отбора  $s_1$  и  $s_2$  меняет вид графика  $P(q_1, q_2) = 0$  как в плоскости  $(q_1, q_2)$ , так и  $(x_1, x_2)$ . Но более важно, что любое отличие между популяциями меняет механизм

формирования неподвижных точек, соответствующих устойчивой генетической дивергенции. В этом случае в стороне от седловых точек  $E_3$  и  $E_4$  рождается пара из устойчивой и неустойчивой точек (узел и седло). Чтобы не вводить новых обозначений, будем далее обозначать эти устойчивые точки как  $E_3$  и  $E_4$ .

После рождения устойчивых точек  $E_3$  и  $E_4$  динамика системы (4) оказывается квадрантабильной. В этом случае в зависимости от начальных условий популяции могут перейти к одному из четырех состояний, отличающихся частотами генотипов и предельными численностями: два варианта однородных мономорфных по генотипам популяций с нулевой частотой аллеля  $a$  или  $A$ , одинаковой на смежных участках, и два варианта полиморфных популяций с разной концентрацией гомологичных аллелей. В случае мономорфизма популяции имеют более высокую численность, чем в случае полиморфизма. Причем чем сильнее популяции различаются в частотах аллелей, тем больше разница численностей для мономорфной и полиморфной популяций будет наблюдаться. По всей видимости, по этой причине точки  $E_3$  и  $E_4$  теряют устойчивость при более высокой рождаемости, чем мономорфные точки.

Как уже отмечалось, система (4) наследует часть свойств от системы связанных логистических отображений, связанных с механизмами потери устойчивости неподвижных точек и синхронизации динамики. С ростом репродуктивного потенциала, аналогом которого в системе (4) является множитель  $g_i \bar{w}_i$ , для систем связанных отображений характерен следующий сценарий потери устойчивости. По мере роста репродуктивного потенциала один из мультипликаторов переходит через  $-1$  (остальные по модулю меньше 1) и из нетривиальной неподвижной точки рождается синфазный 2-цикл. Дальнейшая его эволюция связана с каскадом удвоения периода. Вместе с тем по мере снижения коэффициента миграции  $m$  неподвижная точка второй раз испытывает удвоение периода, когда второй мультипликатор переходит через  $-1$ . Однако дополнительный 2-цикл может быть лишь противофазным. Дальнейшее его усложнение связано со сложной цепочкой формирования предельных инвариантных кривых и появлением разнообразных, часто сосуществующих резонансных циклов, которые отличаются фазами и периодами колебаний  $x_1$  и  $x_2$ . В результате при больших значениях репродуктивного потенциала и малой миграции  $m$  динамика численностей  $x_1$  и  $x_2$  оказывается мультистабильной.

Вместе с тем в полной системе (4) значение параметра  $g_i \bar{w}_i$  зависит от частот генотипов  $q_1$  и  $q_2$ . В результате разным видам предельной генетической структуры соответствуют разные значения аналога репродуктивного потенциала  $g_i \bar{w}_i$ . Несложно убедиться, что в случае мономорфных популяций репродуктивные возможности, т.е. значения  $g_i \bar{w}_i$ , будут выше, чем в случае полиморфных, из-за разницы в приспособленностях гомо- и гетерозигот. Поскольку при  $q_i \rightarrow 0$  или  $q_i \rightarrow 1$   $\bar{w}_i \rightarrow 1$ , а при  $q_i \rightarrow \bar{q}_i \in (0,1)$  и  $q_1 \neq q_2$   $\bar{w}_i \rightarrow 1 - s_i \bar{q}_i (1 - \bar{q}_i) \in (0,1)$  и  $\bar{w}_1 \neq \bar{w}_2$ . Как следствие, координаты неподвижных точек, соответствующие двум этим типам генетической структуры, будут различными. Это верно и для полностью идентичных популяций ( $s_1 = s_2 = s$  и  $g_1 = g_2 = g$ ). Например, при движении к мономорфизму значения репродуктивных потенциалов всегда сближаются ( $g \bar{w}_1 \rightarrow g \bar{w}_2$ ), а при движении к полиморфизму они всегда будут разными ( $g \bar{w}_1 \neq g \bar{w}_2$ ). В результате вне области устойчивости при одних начальных условиях формируются генетически однородные популяции (мономорфизм), но с выраженными синфазными или противофазными колебаниями численностей, при других возникают генетически неоднородные популяции (полиморфизм) без колебаний численностей.

На рис. 3 показано несколько примеров перехода к такому распределению, где использованы разные рождаемости для смежных популяций. В этом случае стационарные уровни численностей разных популяций будут отличаться ( $\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$ ) как при движении к мономорфному, так и полиморфному состоянию популяций.

В первом примере возможны два режима динамики (рис. 3а). Рассмотрим их. Во-первых, обе популяции имеют существенные генетические различия, касающиеся концентрации гомологичных аллелей. Численности популяций устойчивы и стремятся к предельному состоянию, характеризующемуся максимальным размером той популяции, у которой выше рождаемость. Во-вторых, популяции в предельном случае генетически однородны и представлены только особями с генотипом  $AA$  или  $aa$ . В данном примере первая популяция имеет рождаемость ниже бифуркационного значения ( $g_1 \bar{w}_1 = 3$ ) и в отсутствие связи (при  $m=0$ ) не способна генерировать собственные колебания. Поэтому ее колебания при  $m>0$  строго следуют за колебаниями численности второй популяции, но

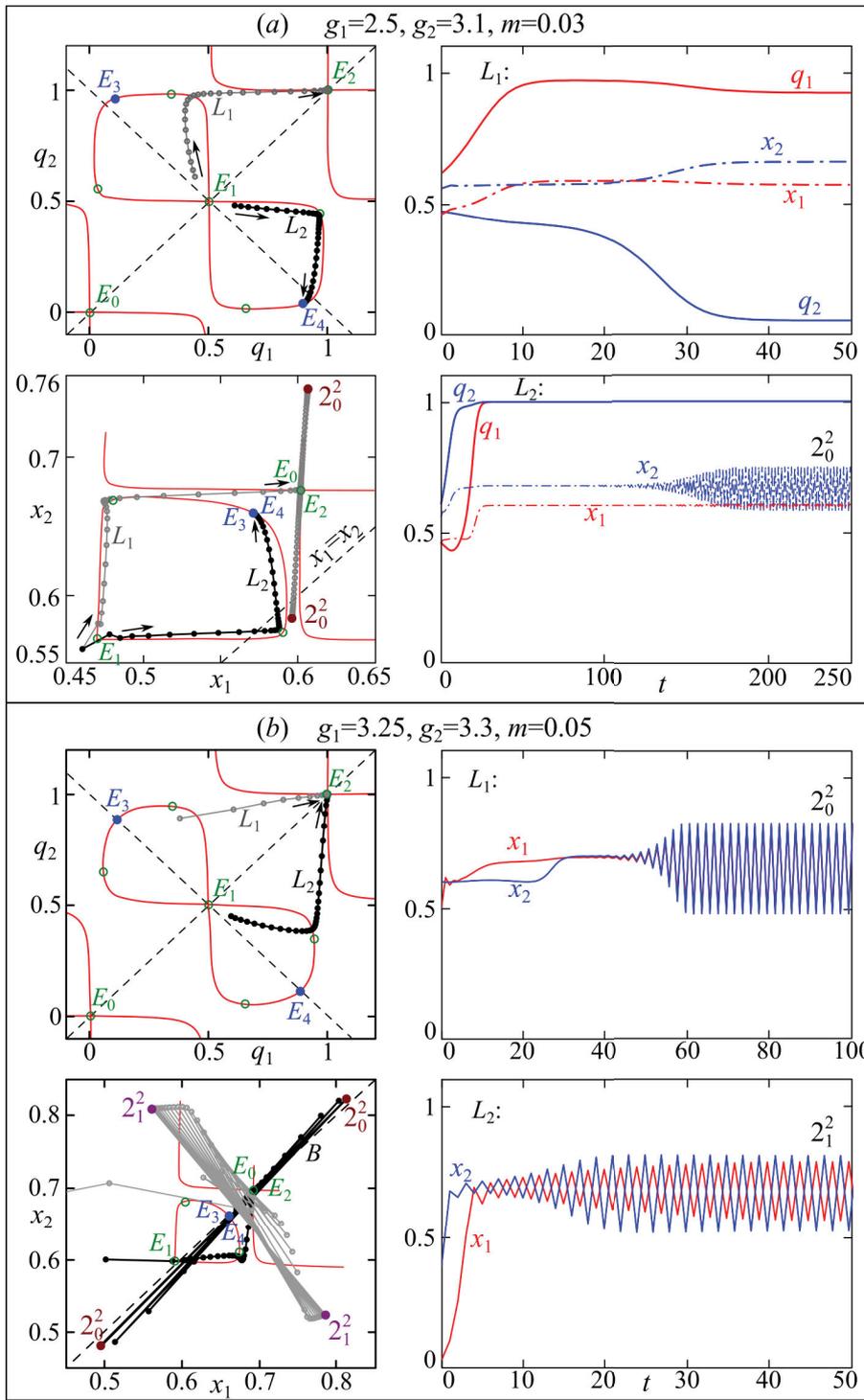


Рис. 3. Первый столбец – фазовые портреты системы (4) при  $F(x) = 1 - x$  и  $s_1 = s_2 = 0.5$ , остальные значения параметров показаны на рисунке. Черные и серые кружки – траектория системы (4) для разных начальных условий, стрелки рядом с ними показывают направление движения траектории. Второй ряд – динамика частот аллелей и численностей в смежных популяциях

Fig. 3. The first column – phase portraits of the system (4) at  $F(x) = 1 - x$  and  $s_1 = s_2 = 0.5$ . Other parameter values are shown in the figure. Black and gray circles – trajectory of the system (4) for different initial conditions. The arrows show the trajectory direction. The second row – dynamics of allele frequencies and abundances of adjacent populations

имеют меньший размах (синфазные колебания). В этом случае устойчива периодическая точка, обозначенная как  $2_0^2$ .

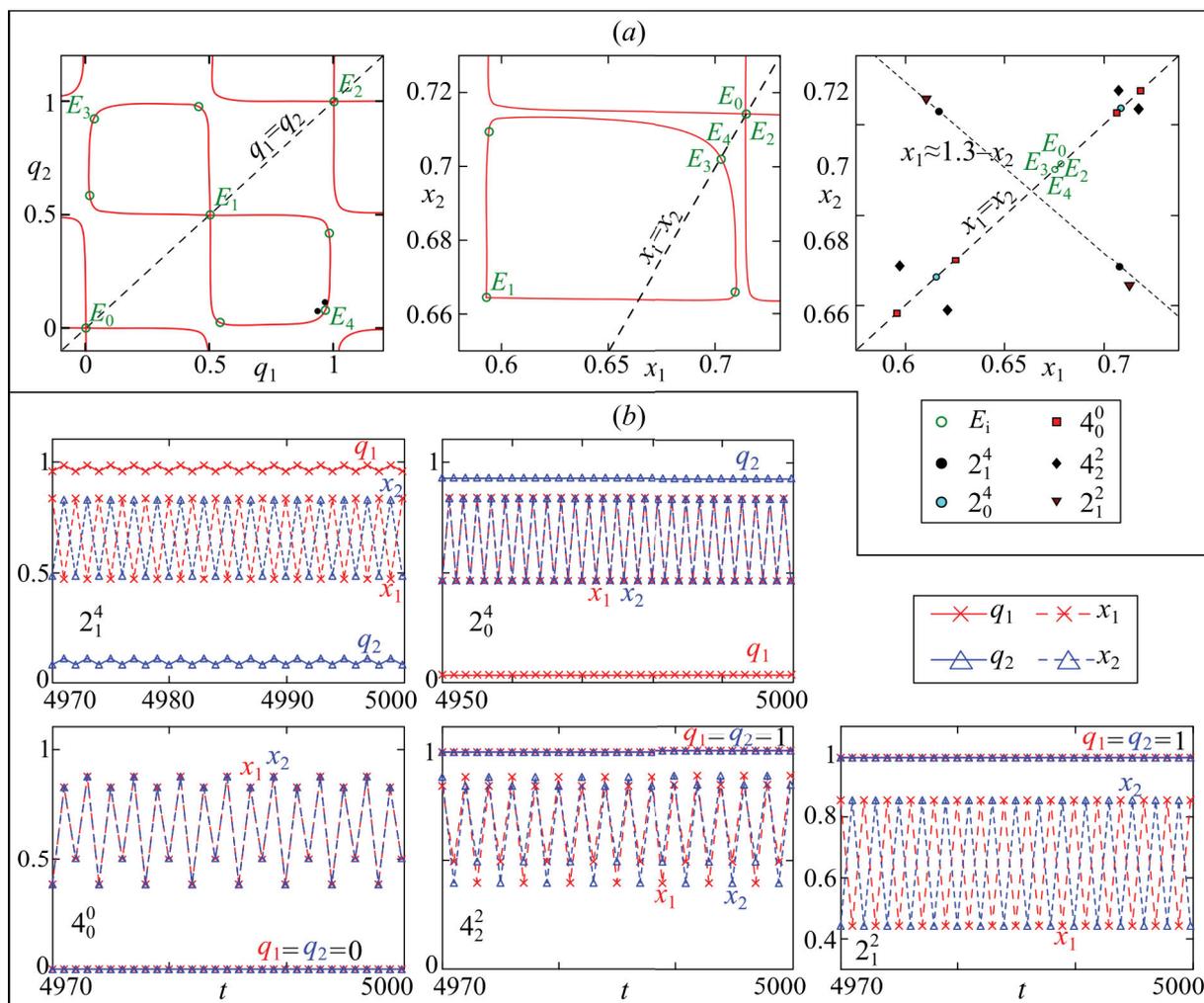
Во втором примере на рис. 3b различия в рождаемости не столь существенны, но превосходят бифуркационное значение ( $g_i \bar{w}_i = 3$ ). Поэтому при движении к генетической однородности обе популяции при  $m=0$  изначально генерируют близкие циклы, которые в зависимости от начальных

численностей могут синхронизироваться, и траектория устремится к периодической точке  $2_0^2$ , расположенной в окрестности прямой  $x_1 = x_2$ . При других начальных условиях каждая из популяций будет колебаться с собственной фазой (противофазные колебания), а траектория устремится к другой паре точек  $2_1^2$ , расположенной достаточно далеко от  $x_1 = x_2$ . Вместе с тем режим динамики, соответствующий движению к генетической дивер-

генции, устойчив (точки  $E_3$  и  $E_4$ ), как и в прошлом примере, поэтому данная траектория не приведена на рис. 3 (аналогична показанной на рис. 1).

Дальнейший рост рождаемостей  $g_1$  и  $g_2$  приводит к тому, что репродуктивные потенциалы  $g_i \bar{w}_i$  каждой популяций для предельных модельных значений  $q_1$  и  $q_2$  в случае полиморфизма достигают бифуркационных значений и неподвижные точки  $E_3$  и  $E_4$  теряют устойчивость. Можно сказать, что для такой генетической структуры потеря устойчивости происходит «позже», чем в случае мономорфизма, поскольку из-за понижен-

ной приспособленности гетерозигот величины  $g_i \bar{w}_i$  достигают величины 3 для более высоких значений рождаемости. Сценарий потери устойчивости в этом случае, очевидно, аналогичен сценарию для мономорфных состояний популяций с тем отличием, что частоты  $q_1$  и  $q_2$  могут при определенных условиях начать испытывать небольшие колебания, но лишь для противофазных режимов динамики численностей  $x_1$  и  $x_2$ . Причины такого поведения не до конца ясны и требуют дальнейшего изучения. Примеры режимов, возникающие в этом случае, показаны на рис. 4.



**Рис. 4. (а) Фазовые портреты системы (4) при  $F(x) = 1 - x$ ,  $s_1=0.6$ ,  $s_2=0.5$ ,  $g_1=g_2=3.5$  и  $m=0.02$ . (б) Примеры циклов в системе (4) при достижении полиморфизма с существенной разницей в частотах аллелей в смежных популяциях (первая строка) и мономорфизма с одинаковыми частотами аллелей (вторая строка)**

**Pic. 4. (a) Phase portraits of the system (4) at  $F(x) = 1 - x$ ,  $s_1=0.6$ ,  $s_2=0.5$ ,  $g_1=g_2=3.5$  and  $m=0.02$ . (b) Examples of cycles in the system (4) at reaching polymorphism with a significant difference in allele frequencies in adjacent populations (first line) and monomorphism with the same allele frequencies (second line)**

На рис. 4а показано, что различие только лишь в интенсивностях отбора  $s_1$  и  $s_2$  также вносит определенную асимметричность расположения неподвижных точек, но касается это лишь изначально неустойчивых точек  $E_1$  и точек, окружающих  $E_3$  и  $E_4$ . Точки, соответствующие мономорфной популяции, по-прежнему лежат на прямой  $x_1=x_2$  и  $q_1=q_2$ . Точки же, соответствующие генетически неоднородной популяции ( $E_3$  и  $E_4$ ), теперь не лежат на прямой  $q_1=1-q_2$ , как в случае полностью идентичных популяций.

На рис. 3 и 4 использовано следующее обозначение циклов:  $T_i^j$ , где число  $T$  равно периоду колебаний. Верхний индекс  $j$  показывает номер неподвижной точки, из которой сформирован этот цикл и вокруг которой лежат фазовые точки цикла. Нижний индекс  $i$  – степень синхронизации динамики численностей  $x_1$  и  $x_2$  такая, что  $|x_1(t) - x_2(t + \tau)|$ ,  $t=1,2,3 \dots$ . При  $i=0$  переменные  $x_1$  и  $x_2$  испытывают синфазные колебания, при  $0 < i < T$  – противофазные.

Несложно подсчитать, что при указанных на рис. 4 значениях параметров в системе (4) возможно 5 разных режимов динамики численностей  $x_1$  и  $x_2$ , которые с разными вариантами предельных генетических структур приводят к 10 режимам. В случае однородной генетической структуры в обеих популяциях предельные значения частот  $\bar{q}_1 = \bar{q}_2 = 0$  или 1, а динамика численностей представлена 3 режимами: синфазный 4-цикл ( $4_0^0$  и  $4_0^2$ ), противофазный 2-цикл ( $2_1^0$  и  $2_1^2$ ) и 4-цикл ( $4_2^0$  и  $4_2^2$ ). В случае неоднородного распределения  $\bar{q}_1 \neq \bar{q}_2$  динамика численностей представлена двумя режимами: синфазный 2-цикл ( $2_0^3$  и  $2_0^4$ ) и противофазный 2-цикл ( $2_1^3$  и  $2_1^4$ ). Во всех этих случаях, кроме последнего, частоты  $q_1$  и  $q_2$  после переходного процесса достигают некоторых стационарных значений и не меняются со временем. В последнем же случае частоты аллелей переходят к синфазному 2-циклу с небольшим размахом колебаний.

### Выводы

Таким образом, в работе выполнено обобщение ранее изученной модели эволюции системы двух миграционно связанных популяций с монолокусным отбором. Для этого рассмотрены уравнения динамики численностей каждой популяции, а не величины веса одной из популяций к общей численности, как это было сделано ранее

[5, 10]. Это позволило учесть плотностно-зависимое лимитирование роста численности, которое в работе введено через унимодальную зависимость рождаемости, выражающую гаметопродукцию, от плотности.

В работе рассмотрен случай, когда популяции не отличаются по направлениям отбора, но могут иметь разные интенсивности отбора и рождаемости. Для обеих популяций рассмотрен дизруптивный отбор, при котором гетерозиготы имеют пониженную приспособленность. Показано, что этого достаточно, чтобы обеспечить возможность дивергентного развития популяций. В данном случае каждая популяция при небольших значениях коэффициента миграции и большой интенсивности отбора гетерозигот оказывается полиморфной, т.е. содержит особей с разными генотипами, но на разных участках концентрации гомологичных аллелей будут разными. По всей видимости, именно миграция особей способна как поддержать длительное сохранение этих различий в генотипах (при слабой связи), так сгладить эти различия (при сильной связи).

Были изучены механизмы формирования генетической дивергенции и сопровождающие ее изменения численностей. Было показано, что при движении к одной из возможных предельных генетических структур (мономорфизм или полиморфизм) наблюдаются изменения репродуктивных возможностей каждой из популяций с отличающимися темпами роста и предельными значениями репродуктивных потенциалов. Показано, что при дизруптивном отборе генетически однородные мономорфные популяции имеют более высокий предельный репродуктивный потенциал, чем генетически неоднородные полиморфные популяции. Как следствие, стационарные численности для двух этих генетических структур могут сильно отличаться, а потеря устойчивости происходит при разных значениях параметров. В этом случае система популяций имеет сосуществующие устойчивые и периодические режимы динамики численности или множество сосуществующих режимов с разными периодами и фазами колебаний (мультистабильность).

*Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.*

### ЛИТЕРАТУРА:

1. Безручко Б.П., Прохоров М.Д., Селезнев Е.П. Виды колебаний, мультистабильность и бассейны притяжений аттракторов симметрично

- связанных систем с удвоением периода // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2002. Т. 10, № 4. С. 47–67.
2. Кузнецов А.П., Седова Ю.В., Сатаев И.Р. Устройство пространства управляющих параметров неидентичных связанных систем с удвоениями периода // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2004. Т. 12, № 5. С. 46–57.
  3. Кузнецов А.П., Кузнецов С.П. Критическая динамика решеток связанных отображений у порога хаоса // Известия высших учебных заведений. Радиофизика. 1991. Т. 34, № 10–12. С. 1079–1115.
  4. Кулаков М.П., Аксенович Т.И., Фрисман Е.Я. Подходы к описанию пространственной динамики миграционно-связанных популяций: анализ синхронизации циклов // Региональные проблемы. 2013. Т. 16, № 1. С. 5–14.
  5. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Простая и сложная динамика в модели эволюции двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 2. С. 208–232. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232.
  6. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Синхронизация 2-циклов в системе симметрично связанных популяций, запас-пополнение в которых описывается функцией Рикера // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2010. Т. 18, № 6. С. 25–41. DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-6-25-41.
  7. Поздняков М.В., Савин А.В. Особенности мультистабильных режимов несимметрично связанных логистических отображений // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2010. Т. 18, № 5. С. 44–53. DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-5-44-53.
  8. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко, О.А., Гордеева Н.В., Рубцова Г.А., Романов Н.С. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // Генетика. 2005. Т. 41, № 8. С. 1096–1107. DOI: 10.1007/s11177-005-0178-6.
  9. Свирижев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. М.: Наука, 1982. 512 с.
  10. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П. О генетической дивергенции в системе двух смежных популяций, обитающих на однородном ареале // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2021. Т. 29, № 5. С. 706–726. DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726.
  11. Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 160 с.
  12. Bertram J., Masel J. Different mechanisms drive the maintenance of polymorphism at loci subject to strong versus weak fluctuating selection // Evolution. 2019. Vol. 73. P. 883–896. DOI: 10.1111/evo.13719.
  13. Bürger R. A survey of migration-selection models in population genetics // Discrete & Continuous Dynamical Systems – B. 2014. Vol. 19, N 4. P. 883–959. DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.883.
  14. Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N., Fox C.W. Evolution on ecological time-scales // Functional Ecology. 2007. Vol. 21. P. 387–393. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x.
  15. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p. DOI: 10.5962/bhl.title.27468.
  16. Fussmann G.F., Loreau M., Abrams P.A. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems // Functional Ecology. 2007. Vol. 21. P. 465–477. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x.
  17. Gaines M.S., McClenaghan Jr L.R., Rose R.K. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* // Evolution. 1978. Vol. 32, N 4. P. 723–739. DOI: 10.2307/2407488.
  18. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* that fluctuates in population size // Genetics. 1974. Vol. 76, N 3. P. 551–556. DOI: 10.1093/genetics/76.3.551.
  19. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. The influence of partial self-fertilisation, inbreeding, assortative mating, and selective fertilisation on the composition of Mendelian populations, and on natural selection // Biological Reviews. 1924. N 1. P. 158–163. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1924.tb00546.x.
  20. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability // Nonlinear Dynamics. 2020. Vol. 101. P. 687–709. DOI: 10.1007/s11071-020-05745-w.
  21. Pelletier F., Garant D., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics // Philosophical Transactions

- of The Royal Society B. 2009. Vol. 364, N 1523. P. 1483–1489. DOI:10.1098/rstb.2009.0027.
22. Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region // *Environmental biology of fishes*. 2017. Vol. 100. P. 1355–1372. DOI: 10.1007/s10641-017-0648-4.
  23. Smith W.H., Wooten J.A., Camp C.D., Stevenson D.J., Jensen J.B., Turner M., N.A. Reed. Genetic divergence correlates with the contemporary landscape in populations of Slimy Salamander (*Plethodon glutinosus*) species complex across the lower Piedmont and Coastal Plain of the southeastern United States // *Canadian Journal of Zoology*. 2018. Vol. 96, N 11. P. 1244–1254. DOI: 10.1139/cjz-2018-0050.
  24. Tellier A., Brown J.K.M. Stability of genetic polymorphism in host–parasite interactions // *Proceedings of the Royal Society B*. 2007. Vol. 274. P. 809–817. DOI: 10.1098/rspb.2006.0281.
  25. Telschow A., Hammerstein P., Werren J.H. The Effect of *Wolbachia* on Genetic Divergence between Populations: Models with Two-Way Migration // *The American Naturalist*. 2002. Vol. 160, N 4. P. 54–66. DOI: 10.1086/342153.
  26. Udvardia F.E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling // *Applied mathematic and computation*. 1997. Vol. 82, N 2–3. P. 137–179. DOI: 10.1016/S0096-3003(96)00027-6.
  27. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift // *Evolution*. 2011. Vol. 65, N 7. P. 2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.
  28. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Genetic polymorphism under cyclical selection in long-lived species: The complex effect of age structure and maternal selection // *Journal of Theoretical Biology*. 2021. Vol. 512, N 110564. DOI: 10.1016/j.jtbi.2020.110564.
- REFERENCES:
1. Bezruchko B.P., Prokhorov M.D., Seleznev Ye.P. Oscillation types, multistability, and basins of attractors in symmetrically coupled period-doubling systems. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2002, vol. 10, no. 4, pp. 47–67. (In Russ.).
  2. Kuznetsov A.P., Sedova J.V., Sataev I.R. Structure of control parameters space of nonidentical coupled systems with period- doublings. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2004, vol. 12, no. 5, pp. 46–57. (In Russ.).
  3. Kuznetsov A.P., Kuznetsov S.P. Critical dynamics of coupled map lattices at the onset of chaos. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Radiofizika*, 1991, vol. 34, no. 10–12, pp. 1079–1115. (In Russ.).
  4. Kulakov M.P., Axenovich T.I., Frisman E.Ya. Approaches to the description of spatial dynamics of migration-related populations. *Regional problems*, 2013, vol. 16, no. 1, pp. 5–14. (In Russ.).
  5. Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Simple and complex dynamics in the model of evolution of two populations coupled by migration with non-overlapping generations. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2022, vol. 30, no. 2, pp. 208–232. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232.
  6. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Synchronizing the period-2 cycle in the system of symmetrical coupled populations with stock–recruitment based on the Ricker population model. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2010, vol. 18, no. 6, pp. 25–41. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-6-25-41.
  7. Pozdnyakov M.V., Savin A.V. Multistable regimes in asymmetrically coupled period-doubling systems. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2010, vol. 18, no. 5, pp. 44–53. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-5-44-53.
  8. Salmenkova E.A., Gordeeva N.V., Rubtsova G.A., Omel’chenko V.T., Romanov N.S., Radchenko O.A. Genetic divergence of chars of the genus *salvelinus* from kronotsky lake (kamchatka peninsula). *Russian Journal of Genetics*, 2005, vol. 41, no. 8. pp. 897–906. DOI: 10.1007/s11177-005-0178-6.
  9. Svirezhev Yu.M., Pasekov V.P. *Osnovy matematicheskoi genetiki* (Fundamentals of mathematical genetics). Moscow: Nauka Publ., 1982. 512 p. (In Russ.).
  10. Frisman E.Y., Kulakov M.P. On the genetic divergence of two adjacent populations living in a homogeneous habitat. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2021, vol. 29, no. 5, pp. 706–726. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726.
  11. Frisman E.Y. *Pervichnaya geneticheskaya divergentsiya (Teoreticheskii analiz i modelirovanie)* (Primary genetic divergence (Theoretical analysis and modeling)). Vladivostok: FESC AS USSR, 1986. 160 p. (In Russ.).
  12. Bertram J., Masel J. Different mechanisms drive the maintenance of polymorphism at loci subject

- to strong versus weak fluctuating selection. *Evolution*, 2019, vol. 73. pp. 883–896. DOI: 10.1111/evo.13719.
13. Bürger R. A survey of migration-selection models in population genetics. *Discrete & Continuous Dynamical Systems – B*, 2014, vol. 19, no 4, pp. 883–959. DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.883.
  14. Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N., Fox C.W. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 2007, vol. 21, pp. 387–393. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x.
  15. Fisher R.A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p. DOI: 10.5962/bhl.title.27468.
  16. Fussmann G.F., Loreau M., Abrams P.A. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, 2007, vol. 21, pp. 465–477. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x.
  17. Gaines M.S., McClenaghan Jr L.R., Rose R.K. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster*. *Evolution*, 1978, vol. 32, no. 4, pp. 723–739. DOI: 10.2307/2407488.
  18. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* that fluctuates in population size. *Genetics*, 1974, vol. 76, no. 3, pp. 551–556. DOI: 10.1093/genetics/76.3.551.
  19. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. The influence of partial self-fertilisation, inbreeding, assortative mating, and selective fertilisation on the composition of Mendelian populations, and on natural selection. *Biological Reviews*, 1924, no. 1, pp. 158–163. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1924.tb00546.x.
  20. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability. *Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 101, pp. 687–709. DOI: 10.1007/s11071-020-05745-w.
  21. Pelletier F., Garant D., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2009, vol. 364, no. 1523, pp. 1483–1489. DOI:10.1098/rstb.2009.0027.
  22. Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. *Environmental biology of fishes*, 2017, vol. 100, pp. 1355–1372. DOI: 10.1007/s10641-017-0648-4.
  23. Smith W.H., Wooten J.A., Camp C.D., Stevenson D.J., Jensen J.B., Turner M., Reed N.A. Genetic divergence correlates with the contemporary landscape in populations of Slimy Salamander (*Plethodon glutinosus*) species complex across the lower Piedmont and Coastal Plain of the southeastern United States. *Canadian Journal of Zoology*, 2018, vol. 96, no. 11, pp. 1244–1254. DOI: 10.1139/cjz-2018-0050.
  24. Tellier A., Brown J.K.M. Stability of genetic polymorphism in host–parasite interactions. *Proceedings of the Royal Society B*, 2007, vol. 274, pp. 809–817. DOI: 10.1098/rspb.2006.0281.
  25. Telschow A., Hammerstein P., Werren J.H. The Effect of Wolbachia on Genetic Divergence between Populations: Models with Two-Way Migration. *The American Naturalist*, 2002, vol. 160, no. 4, pp. 54–66. DOI: 10.1086/342153.
  26. Udawadia F.E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling. *Applied mathematic and computation*, 1997, vol. 82, no. 2–3, pp. 137–179. DOI: 10.1016/S0096-3003(96)00027-6.
  27. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift. *Evolution*, 2011, vol. 65, no. 7, pp. 2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.
  28. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Genetic polymorphism under cyclical selection in long-lived species: The complex effect of age structure and maternal selection. *Journal of Theoretical Biology*, 2021, vol. 512, no. 110564. DOI: 10.1016/j.jtbi.2020.110564.

# GENETIC DIVERGENCE IN THE SYSTEM OF ADJACENT POPULATIONS WITH DENSITY-DEPENDENT LIMITATION OF GAMETE PRODUCTION

M.P. Kulakov, E.Ya. Frisman

*The paper studies the mechanisms leading to the emergence of genetic divergence (stable genetic differences) between two populations coupled by migration. We considered the classical system of panmictic populations with Mendelian rules of inheritance and monocus selection directed against heterozygotes. In order to limit the growth of populations, we propose to assume that gamete production and total fertility (birth) decreases with population growth due to limited resources. We have proposed a non-linear discrete time model that describes the concentration dynamics of one of the alleles and each population abundance. To calculate the coordinates of all fixed points corresponding to different types of the limiting genetic structure and the abundance ratio, we have proposed a method for calculating their coordinates. It is shown that with a density-dependent birth limitation in the model, a set of fixed points corresponding to a homogeneous and heterogeneous distribution is possible. At a homogeneous distribution, both populations are monomorphic, with individuals belonging to only one genotype. At this, the limiting values of population abundance do not always coincide. With a non-homogeneous distribution, adjacent populations are polymorphic with individuals of different genotypes, but they differ significantly in the frequencies of alternative alleles and asymptotic population abundance. Bifurcations of the fixed points birth corresponding to heterogeneous distribution and genetic divergence are described. It is found that the movement towards one of the possible limiting genetic structures is accompanied by a change in the reproductive capabilities of populations. It is shown that a reduced fitness of heterozygotes in monomorphic populations results in a higher birth rate as compared to polymorphic populations obviously containing individuals with different reproductive capabilities. As a result, monomorphic and polymorphic populations correspond to different limiting abundances and cycles with different periods and oscillation phases after the loss of stability, even if the populations are completely identical.*

**Keywords:** genetic divergence, population, dynamics, migration, bifurcations, multistability.

**Reference:** Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Genetic divergence in the system of adjacent populations with density-dependent limitation of gamete production. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 9–11. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-9-11.

*Поступила в редакцию 06.02.2023*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 58.196.6:546.49(571.62)

### О СОДЕРЖАНИИ РТУТИ В ДИКОРАСТУЩИХ ГРИБАХ (ГОРОД ХАБАРОВСК И ХАБАРОВСКИЙ РАЙОН)

О.С. Хомченко

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,  
ул. Дикопольцева 56, г. Хабаровск, 680000,  
e-mail: homchenko.ru@mail.ru, 0000-0003-1953-7249

*Представлены результаты исследования содержания ртути в грибах, собранных в г. Хабаровске и Хабаровском районе осенью 2022 г. Выявлено, что содержание ртути в плодовых телах может варьировать в широких пределах в зависимости от вида гриба и места произрастания. Даже для плодовых тел грибов одного вида данный показатель может различаться от нескольких раз до 2 порядков. Показано, что в ножках грибов накапливается меньше ртути, чем в шляпках, а в трубчатых грибах меньше, чем в пластинчатых. Более половины из исследованных пластинчатых грибов содержали ртуть в количествах, превышающих ПДК, в то время как для трубчатых превышений выявлено не было. Максимальная концентрация Hg (14 мг/кг сухого вещества) и максимальный коэффициент биологического поглощения (45) были отмечены для шампиньона обыкновенного *Agaricus campestris*, собранного на газоне в центре Хабаровска, в то время как другие шампиньоны этого же участка содержали ртути в 5–7 раз меньше. Наименьшие концентрации были выявлены в трutowых грибах (менее 0,05 мг/кг сухого вещества), а коэффициент биологического поглощения для них находился в диапазоне 0,08–0,4.*

**Ключевые слова:** ртуть, грибы, коэффициент биологического поглощения, Хабаровск.

**Образец цитирования:** Хомченко О.С. О содержании ртути в дикорастущих грибах (город Хабаровск и Хабаровский район) // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 28–35. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-28-35.

#### Введение

Грибы – представители отдельного царства, объединяющего весьма разнообразные по внешнему виду и физиологическим функциям организмы, встречающиеся практически повсюду и играющие важнейшую роль в экологии биосферы. Однако большинство людей рассматривают грибы как продукт питания. В Хабаровске они чаще всего присутствуют на прилавках магазинов в свежем (искусственно выращенные вешенки местного производства и шампиньоны, завезенные из других субъектов РФ), замороженном (преимущественно шампиньоны, произведенные в КНР) или сушеном виде (ассорти из дикорастущих грибов, произведенных в центральной России). Данный товар сертифицирован, а значит, прошел проверку на качество и безопасность. Однако в регионе широко распространен сезонный сбор дикорастущих

грибов для внутреннего потребления. Особенно массовый характер приобретает он в так называемые «грибные годы», когда грибы собирают все и практически повсеместно, включая городские окраины и парки. Насколько безопасно их употребление? Ведь о способности грибов накапливать тяжелые металлы широко известно. Изучение содержания тяжелых металлов в дикорастущих грибах юга Дальнего Востока было проведено П.В. Ивашовым [7], но содержание ртути в них не определялось. В настоящей работе предпринята попытка восполнить этот пробел.

#### Объекты и методы

Плодовые тела грибов были собраны в Хабаровском районе, на территории, прилегающей к северной границе Большехецирского заповедника, а также на газонах улиц в центре г. Хабаровска в сентябре 2022 г. Одновременно в местах сбора

грибов производился отбор проб верхнего слоя почвы (0–5 см). Карта мест отбора проб приведена на рис. 1. Собранные образцы высушивали при комнатных условиях, измельчали и анализировали на анализаторе ртути РА-915+ с приставкой ПИРО-915. Исследования выполнены согласно ГОСТ 34427-2018 [3], ПНД Ф 16.1:2.2.2.80-2013 [13] в Центре экологического мониторинга ИВЭП ДВО РАН. Для оценки уровня накопления ртути использовали коэффициент биологического поглощения (Кб), представляющий собой отношение концентрации элемента в объекте к его содержанию в почве, а также сравнение выявленных концентраций с ПДК. В настоящее время в РФ требования к безопасности продуктов питания, в том числе грибов, установлены в ТС ТР 021/2011 «О безопасности пищевой продукции» и СанПиН 2.3.2.1078-01 «Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевой продукции» [14, 15], на уровне не более 0,05 мг/кг натуральной влажности. Для сухих грибов содержание ртути определяется путем пересчета на исходный продукт с учетом содержания сухих веществ в сырье и в конечном продукте. Учитывая, что среднее содержание влаги в свежих грибах не менее 80% [16], ПДК Hg ориентировочно составляет 0,25 мг/кг сухого вещества (с.в.). В дальнейшем, говоря о ПДК, будем иметь в виду именно это значение.

#### Результаты и обсуждения

Грибы, в том числе микроскопические, обладают высокой сорбционной активностью по отношению к тяжелым металлам. Степень извлечения металла биомассой зависит от вида гриба, элемента и его концентрации в субстрате. В эксперименте ртуть показала высокую степень извлечения для различных видов микроскопических грибов, достигавшую 50–80% при высоких концентрациях в субстрате (50 мг/л) и 80–100% при более разбавленных (0,5 мг/л) [12]. Для шляпки обыкновенной *Pleurotus ostreatus* степень извлечения Hg<sup>+2</sup> из субстрата составила 73% [1]. В естественных условиях произрастания при наличии антропогенного воздействия накопление тяжелых металлов грибами может происходить еще более интенсивно. Так, в лесном массиве Польши, находящемся под влиянием производства цветных металлов [19], отмечено накопление ртути в шляпках *Lactarius volemus* (подмолочник, груздь красно-коричневый – прим. автора) в концентрации 3,7 мг/кг при том, что среднее содержание элемента в почве находилось на уровне 0,11 ± 0,07 мг/кг.



**Рис. 1. Карта мест отбора проб:**  
1 – зона низкой антропогенной нагрузки;  
2 – центральный район Хабаровска

**Fig. 1. Map of sampling sites:**  
1 – low anthropogenic impact zone;  
2 – central district of Khabarovsk

Содержание ртути в плодовых телах мухомора красного *Amanita muscaria*, собранных на 8-километровом участке вдоль северной границы Большешехцирского государственного природного заповедника от ручья Заразиха до с. Осиновая речка, варьировало в пределах 0,26–0,75 мг/кг с.в. при среднем значении  $0,48 \pm 0,12$  ( $n = 14$ ,  $CV = 0,26$ ). Это согласуется с данными по Санкт-Петербургу, где содержание ртути в плодовых телах *Coprinus comatus* (навозник белый – прим. автора), отобранных в трех точках, расположенных в 100 метрах друг от друга на озелененной улице промышленного района, составило 0,83, 0,61 и 0,35 мг/кг [10]. Содержание ртути в верхнем слое почвы, отобранной в местах сбора плодовых тел мухомора, находилось в пределах 0,05–0,08 мг/кг, при среднем значении  $0,06 \pm 0,015$  мг/кг. Концентрация Hg в шляпках была выше, чем в ножках, в 1,4–3,4 раза и находилась в диапазоне 0,44–1,07 при среднем значении  $0,7 \pm 0,2$  мг/кг с.в. ( $n = 12$ ,  $CV = 0,28$ ) против 0,22–0,43 при среднем значении  $0,30 \pm 0,06$  ( $CV = 0,19$ ) для ножек. Значимой

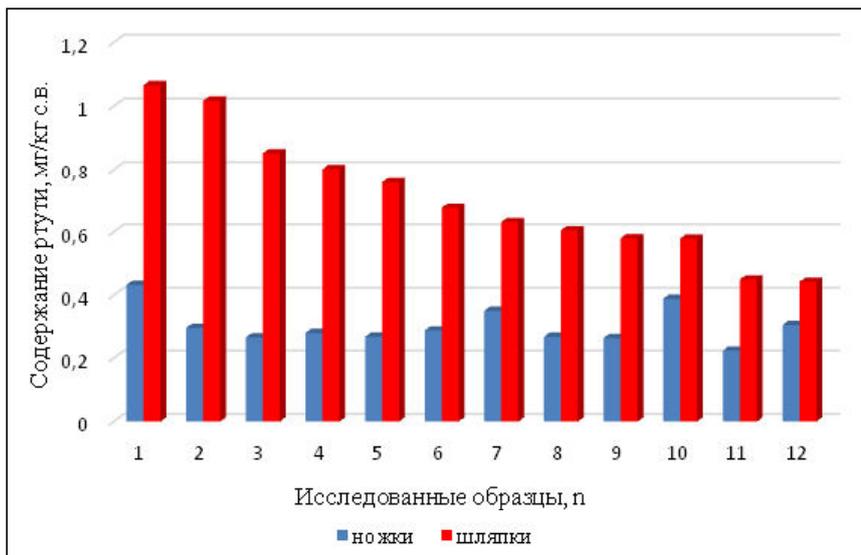


Рис. 2. Содержание ртути в ножках и шляпках мухомора красного (*Amanita muscaria*)

Fig. 2. Mercury concentration in stems and caps of fly agaric (*Amanita muscaria*)

корреляции между содержанием ртути в шляпках и ножках выявлено не было ( $r = 0,38$ ) (рис. 2). Аналогичные параметры ранее фиксировались для Польши, где средняя концентрация ртути в шляпках мухомора (*A. muscaria*) составила  $0,78 \pm 0,27$  (при диапазоне 0,44–1,3) мг/кг, в ножках  $0,39 \pm 0,15$  (0,21–0,74), а коэффициент концентрации от шляпки к ножке составил 2,1 [18]. Установленные концентрации Hg очевидно не оказывали отрицательного влияния на жизнедеятельность червей, населяющих мухоморы, и не приводили к значительному накоплению Hg в их телах. Концентрация элемента в объединенной пробе червей составила 0,17 мг/кг с.в., что значительно ниже, чем в питательном субстрате.

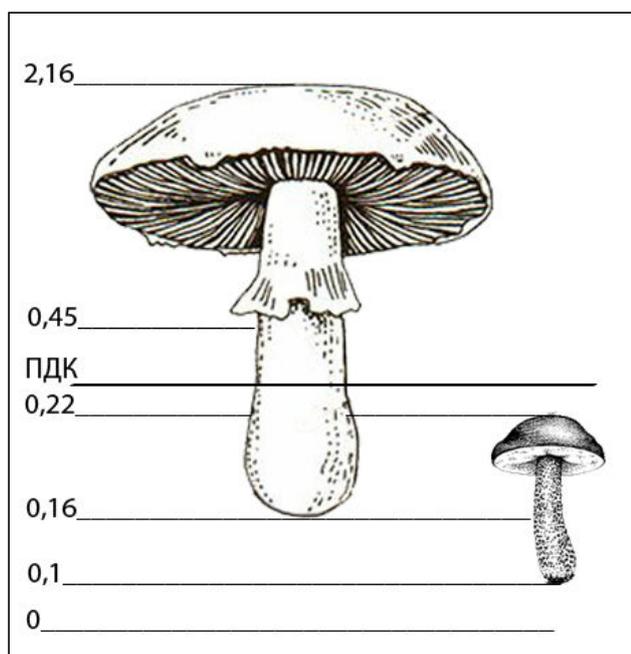
Более высокая концентрация Hg в шляпках по сравнению с ножками отмечалась для всех исследованных грибов, как с трубчатым, так и с пластинчатым гименофором, что согласуется с данными для Томской области, где различия составили от 1,6 до 3,8 раз [8, 11], и Польши, где различия были менее значительными – от 1,0 до 2,8 раза [18].

Исследование других грибов (сем. сыроежковые *Russulaceae*, рядовковые *Tricholomataceae*, болетовые *Boletaceae*, паутинниковые *Cortinariaceae*,  $n = 19$ ), собранных на участке 1, показало, что трубчатые грибы содержали ртути меньше, чем пластинчатые. Превышения ПДК для них не отмечалось (рис. 3), а среднее содержание ртути составило  $0,16 \pm 0,05$  мг/кг с.в. (0,1–0,22, CV = 0,29). Пластинчатые в среднем содержали ртути больше –  $0,45 \pm 0,53$  мг/кг с.в. (0,16–2,16, CV = 1,18), более половины из них имели превышения ПДК в 1,1–11,9 раза, при медиане 2,2 ПДК. Наличие различий в способности накапливать ртуть

между трубчатыми и пластинчатыми грибами отмечают многие авторы, однако одни отмечают повышенную накопительную способность у пластинчатых грибов, другие – у трубчатых [8, 20]. Данное обстоятельство в сочетании с выявленной неоднородностью совокупности пластинчатых грибов (высоким коэффициентом вариации) свидетельствует о наличии дополнительных характеристик, влияющих на накопление ртути.

Среди исследованных грибов наименьшее содержание ртути выявлено в трутовых грибах (трутовик настоящий *Fomes fomentarius*, трутовик ложный *Phellinus igniarius*, трутовик плоский *Ganoderma applanatum*, трутовик щетинистоволоосый *Inonotus hispidus*, аурикулярия пленчатая *Auricularia mesenterica*), концентрация ртути в которых не превышает 0,05 мг/кг с.в., а Кб находился в диапазоне 0,08–0,4, что, вероятно, обусловлено биологическим барьером растения-хозяина. (Концентрация ртути в древесине пораженных деревьев не определялась.) Данная картина была характерна как для городской, так и для загородной территорий. Согласно литературным данным, коэффициент биологического поглощения ртути у ксилотрофов Пензенской области также составил менее 1 [6]. Более низкие концентрации ртути у ксилотрофов по сравнению с грибами других экологических групп отмечены для Швейцарии [21].

Значительные различия в содержании ртути в зависимости от места произрастания выявлены для дождевика грушевидного *Lycoperdon pyriforme*. Концентрация ртути в молодых грибах, собранных с двух сильно удаленных участков с одинаковым содержанием элемента в почве (0,05 мг/кг с.в.), составила 0,004 и 0,34 мг/кг с.в. В то же время дождевик, собранный на газоне в



**Рис. 3. Содержание ртути в трубчатых и пластинчатых грибах, мг/кг**

**Fig. 3. Mercury concentration in tubular and lamellar mushrooms, mg/kg**

центральной зоне города, при концентрации Hg в почве 0,31 мг/кг содержал 0,6 мг/кг, то есть коэффициенты биологического поглощения составили соответственно 0,1, 7,2 и 1,9. Возможно, это связано с различиями в химическом составе почв [5] или в формах нахождения элемента [2]. Кроме того, между содержанием Hg в почвах и плодовых телах грибов существует как прямая, так и обратная зависимость [17], что, вероятно, определяется не только фактическими концентрациями, но и иными условиями, включая видовые особенности. Нельзя исключать и наличия дополнительного источника поступления, например, поглощение газообразной атмосферной ртути. В пользу последнего свидетельствуют описанные данные о высоком содержании ртути в грибах, собранных на территории лечебно-профилактических учреждений, – до 1,55 мг/кг с.в. [9]. Однако данное предположение требует отдельного изучения.

Было исследовано семь плодовых тел шампиньона обыкновенного *Agaricus campestris*, собранных на 100-метровом участке газона улицы в центральной части города. Для шести образцов концентрация Hg варьировала от 1,8 до 2,9 мг/кг с.в. Ранее подобные концентрации (от 1 до 5 мг/кг с.в.) были установлены для шампиньона *A. campestris* в Испании [20]. Седьмой образец отличался экстре-

мально высоким содержанием элемента – 14 мг/кг. По литературным данным [4], при повышенном ртутном фоне окружающей среды (в том числе превышение ПДК ртути в почвах) плодовые тела грибов способны накапливать ртуть в концентрациях, многократно превышающих ПДК, – до 642 раз. Однако городские почвы не были загрязнены ртутью ( $C_{Hg} = 0,31$  мг/кг). Данный образец имел высокий коэффициент биологического поглощения – 45, при том, что для других образцов Кб находился в диапазоне 5,8–9,6. Столь значительные различия также могут свидетельствовать в пользу наличия дополнительных факторов или источников, обуславливающих повышенный уровень поступления или накопления ртути.

### Выводы

На одном участке содержание ртути в плодовых телах грибов одного вида может различаться в 2–2,5 раза. Содержание ртути в одних и тех же видах грибов, отобранных с участков с разной антропогенной нагрузкой, может различаться более чем на порядок.

Грибы, произрастающие в черте города, способны накапливать ртуть в концентрациях, многократно превышающих ПДК, употребление их в пищу может нанести вред здоровью.

Трубчатые грибы накапливают ртуть в меньшей степени, чем пластинчатые, собранные с тех же участков. Более половины исследованных пластинчатых грибов имели превышения ПДК в 1,1–11,9 раза, при медиане 2,2 ПДК. При сборе грибов на территории, экологическая безопасность которой не подтверждена, рекомендуется отдавать предпочтение грибам с трубчатым гименофором.

В шляпках концентрация ртути выше, чем в ножках, в 1,4–3,4 раза.

Содержание ртути в плодовых телах грибов не всегда коррелирует с содержанием в почве, что наглядно показывают различия в коэффициентах биологического поглощения. Наименьшее значение Кб отмечено для трутовых грибов – 0,4, для других сапрофитных и микоризных видов Кб варьирует в очень широких пределах – от 1,1 до 45.

### ЛИТЕРАТУРА:

1. Абдусалымова М.Н., Шаропов Ф.С., Алиев К.А. Биосорбция некоторых ионов металлов биомассой гриба вешенки – *Pleurotus ostreatus* L. // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. 2010. Т. 53, № 4. С. 306–309.
2. Гордеева О.Н., Белоголова Г.А. Миграция ртути в почвах и растениях техногенных ландшафтов Иркутской области // Геохимия ланд-

- шафтов и география почв: докл. Всерос. науч. конф. М.: МГУ, 2012. С. 90–92.
3. ГОСТ 24427-2018. Продукты пищевые и корма для животных. Определение ртути методом атомно-абсорбционной спектроскопии на основе эффекта Зеемана. М.: Стандартинформ, 2018. 15 с.
  4. Густайтис М.А., Мягкая И.Н. Особенности накопления Hg в грибах и рыбе территорий, нарушенных горнодобывающей деятельностью (Западная Сибирь) // Ртуть в биосфере: эколого-геохимические аспекты: сб. докл. Третьего междунар. симп. Иркутск, 2022. С. 67–71.
  5. Залевская Т.Л., Радион Е.В., Баев А.К., Шеремет Е.Н. Взаимодействие биомассы гриба вешенки обыкновенной с гидролизованной формами катионов железа(III) и ртути(III) // Координационная химия. 1998. Т. 24, № 5. С. 339–342.
  6. Иванов А.И. К вопросу о содержании ртути в плодовых телах базидиальных и сумчатых макромицетов // Успехи медицинской микологии. 2017. Т. 17. С. 428–432.
  7. Ивашов П.В. Тяжелые металлы в макромицетах юга Дальнего Востока России // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2012. № 2. С. 96–99.
  8. Ляпина Е.Е. Геоэкологические особенности ртутной нагрузки на территорию Томской области по данным биомониторинговых исследований // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 1–2. С. 273–280.
  9. Луковникова Л.В., Аликбаева Л.А., Якубова И.Ш., Малов А.М., Сидорин Г.И., Фомин М.В., Волкова Р.И., Серикова Я.Ю., Дейнега А.В. Особенности биомониторинга загрязнения урбанизированных территорий // Актуальные вопросы гигиены: электронный сб. науч. тр. V Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием / под ред. Л.А. Аликбаевой. СПб.: СЗГМУ им. И.И. Мечникова, 2020. С. 141–147.
  10. Малов А.М., Луковникова Л.В., Аликбаева Л.А., Якубова И.Ш., Дейнега А.В. Макромицеты как чувствительный объект оценки загрязнения территории Санкт-Петербурга ртутью // Профилактическая медицина: сб. науч. тр. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. СПб.: СЗГМУ им. И.И. Мечникова, 2019. С. 31–36.
  11. Миронова А.С., Ляпина Е.Е. Содержание ртути в грибах города Томска и Томского района // Биогеохимия химических элементов и соединений в природных средах: материалы Междунар. школы-семинара молодых исследователей / под ред. В.А. Боева, А.И. Сысо, В.Ю. Хорошавина. Тюмень: ТюмГУ, 2014. С. 231–235.
  12. Павлова Л.М., Шумилова Л.П., Радомская В.И., Сорокин А.П., Иванов В.В. Биосорбция химических элементов из многокомпонентных растворов биомассой микроскопических грибов // Доклады Академии наук. 2019. Т. 488, № 4. С. 425–428. DOI:10.31857/S0869-56524884425-428.
  13. ПНД Ф 16.1:2:2.2.80-2013 (М 03-09-2013). Количественный химический анализ почв. Методика измерений массовой доли общей ртути в пробах почв, грунтов, в том числе тепличных, глин и донных отложений атомно-абсорбционным методом с использованием анализатора ртути РА-915М. URL: <https://docs.cntd.ru/document/437170371> (дата обращения: 25.11.2022).
  14. СанПиН 2.3.2.1078-01. Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевой продукции // Бюллетень нормативных актов и методических документов госсанэпиднадзора. Минздрав России. 2002. Вып. 4 (10), декабрь. С. 9–144.
  15. Технический регламент Таможенного союза. ТС/ТР 021/2011. О безопасности пищевой продукции. Утвержден решением Комиссии Таможенного союза от 9 декабря 2011 г. № 880. URL: <https://docs.cntd.ru/document/902320560> (дата обращения: 25.11.2022).
  16. Arvay J., Hauptvogel M., Demkova L., Harangozo L., Snirc M., Bobul'ska L., Stefanikova J., Kovacic A., Jakobova S., Janco I., Kunca V., Relic D. Mercury in scarletina bolete mushroom (*Neoboletus luridiformis*): Intake, spatial distribution in the fruiting body, accumulation ability and health risk assessment // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2022. Vol. 232. P. 113235.
  17. Dryzalowska A., Falandysz J. Bioconcentration of mercury by mushroom *Xerocomus chrysenteron* from the spatially distinct locations: Levels, possible intake and safety // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2014. Vol. 107. P. 97–102.
  18. Falandysz J., Jezdrusiak A., Lipka K., Kannan K., Kawano M., Gucia M., Brzostowski A., Dadej M. Mercury in wild mushrooms and underlying soil substrate from Koszalin, North-central Poland // *Chemosphere*. 2004. Vol. 54. P. 461–466.
  19. Falandysz J. Mercury accumulation of three *Lactarius* mushroom species // *Food Chemistry*. 2017. Vol. 214. P. 96–101.

20. Melgar M.J., Alonso J., García M.A. Mercury in edible mushrooms and underlying soil: Bioconcentration factors and toxicological risk // *Science of the Total Environment*. 2009. Vol. 407. P. 5328–5334.
21. Rieder S.R., Brunner I., Horvat M., Jacobs A., Frey B. Accumulation of mercury and methylmercury by mushrooms and earthworms from forest soils // *Environmental Pollution*. 2011. Vol. 159. P. 2861–2869.
- REFERENCES:
1. Abdusalyamova M.N., Sharopov F.S., Aliev K.A. Biosorption of Some Ions of Metals By Biomass of *Pleurotus Ostreatus*. *Doklady Akademii nauk Respubliki Tadjikistan*, 2010, vol. 53, no. 4, pp. 306–309. (In Russ.).
  2. Gordeeva O.N., Belogolova G.A. Migration of mercury in soils and plants of technogenic landscapes of the Irkutsk region, in *Geokhimiya landshaftov i geografiya pochv: dokl. Vseros. nauch. konf* (Landscape Geochemistry and Soil Geography: reports of the All-Russian Scientific Conference). Moscow: MSU, 2012, pp. 90–92. (In Russ.).
  3. *GOST 24427-2018. Produkty pishchevye i korma dlya zivotnykh. Opredelenie rtuti metodom atomno-absorbtsionnoi spektrometrii na osnove effekta Zeemana* (AUSS 24427-2018. Food products and animal feed. Determination of mercury by atomic absorption spectrometry based on the Zeeman effect). Moscow: Standartinform Publ., 2018. 15 p. (In Russ.).
  4. Gustaitis M.A., Myagkaya I.N. Peculiarities of Hg accumulation in mushrooms and fish of territories disturbed by mining activities (Western Siberia), in *Rtut' v biosfere: ekologo-geokhimiicheskie aspekty: sb. dokl. Tre'tego mezhdunar. simp.* (Mercury in the biosphere: Ecological and geochemical aspects: collection of reports of the third International symposium). Irkutsk, 2022, pp. 67–71. (In Russ.).
  5. Zalevskaya T.L., Radion E.V., Baev A.K., Sheremet E.N. Interaction of oyster mushroom biomass with hydrolyzed forms of iron(III) and mercury(III) cations. *Koordinatsionnaya khimiya*, 1998, vol. 24, no. 5, pp. 339–342. (In Russ.).
  6. Ivanov A.I. On the question of the content of mercury in the fruiting bodies of basidial and marsupial macromycetes. *Uspekhi meditsinskoj mikologii*, 2017, vol. 17, pp. 428–432. (In Russ.).
  7. Ivashov P.V. Heavy metals in macromycetes of the south of the Russian Far East. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2012, no. 2, pp. 96–99. (In Russ.).
  8. Lyapina E.E. Geocological features of mercury load on the territory of the Tomsk region according to biomonitoring studies. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2015, no. 1–2, pp. 273–280. (In Russ.).
  9. Lukovnikova L.V., Alikbaeva L.A., Yakubova I.Sh., Malov A.M., Sidorin G.I., Fomin M.V., Volkova R.I., Serikova Ya.Yu., Deynega A. .AT. Features of biomonitoring of pollution of urban areas, in *Aktual'nye voprosy gigieny: elektronnyi sb. nauch. tr. V Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, pod red. L.A. Alikbaevoi* (Topical issues of hygiene: electronic collection of scientific tr. V All-Russian scientific-practical conf. with international participation, L.A. Alikbaeva, ed.). Saint-Petersburg: NWSMU named after I.I. Mechnikov, 2020, pp. 141–147. (In Russ.).
  10. Malov A.M., Lukovnikova L.V., Alikbaeva L.A., Yakubova I.Sh., Deinega A.V. Macromycetes as a sensitive object for assessing mercury pollution in St. Petersburg, in *Profilakticheskaya meditsina: sb. nauch. trudov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem* (Preventive medicine: a collection of scientific. Proceedings of the All-Russian scientific and practical. conf. with international participation). Saint-Petersburg: NWSMU named after I.I. Mechnikov, 2019, pp. 31–36. (In Russ.).
  11. Mironova A.S., Lyapina E.E. The content of mercury in mushrooms of the city of Tomsk and the Tomsk region, in *Biogeokhimiya khimicheskikh elementov i soedinenii v prirodnykh sredakh: materialy Mezhdunar. shkoly-seminara molodykh issledovatelei, pod red. V.A. Boeva, A.I. Syso, V.Yu. Khoroshavina* (Biogeochemistry of chemical elements and compounds in natural environments: proceedings of the Intern. school-seminar of young researchers, V.A. Boeva, A.I. Syso, V.Yu. Khoroshavina, Ed.). Tyumen: UTMN, 2014, pp. 231–235. (In Russ.).
  12. Pavlova L.M., Shumilova L.P., Radomskaya V.I., Sorokin A.P., Ivanov V.V. Biosorption of chemical elements from multicomponent solutions by biomass of microscopic fungi. *Doklady Akademii nauk*, 2019, vol. 488, no. 4, pp. 425–428. (In Russ.). DOI:10.31857/S0869-56524884425-428.
  13. *PND F 16.1:2:2.2.80-2013 (M 03-09-2013). Kolichestvennyi khimicheskii analiz pochv. Metodika izmerenii massovoi doli obshchei rtuti v*

- probakh pochvy, gruntov, v tom chisle teplichnykh, glin i donnykh otlozhenii atomno-absorbtsionnym metodom s ispol'zovaniem analizatora rtuti RA-915M* (PND F 16.1:2:2.2.80-2013 (M 03-09-2013) Quantitative chemical analysis of soils. The method of measuring the mass fraction of total mercury in samples of soils, soils, including greenhouses, clays and bottom sediments by atomic absorption method using the mercury analyzer RA-915M). Available at: <https://docs.cntd.ru/document/437170371> (accessed: 28.11.2022). (In Russ.).
14. SanPiN 2.3.2.1078-01. Hygienic requirements for the safety and nutritional value of food products. *Byulleten' normativnykh aktov i metodicheskikh dokumentov gossanepidnadzora. Minzdrav Rossii*, 2002, no. 14 (10), dekabr', pp. 9–144. (In Russ.).
  15. *Tekhnicheskii reglament Tamozhennogo soyuza. TS/TR 021/2011. O bezopasnosti pishchevoi produktsii. Utverzhden resheniem Komissii Tamozhennogo soyuza ot 9 dekabrya 2011 g. № 880* (Technical regulations of the Customs Union. CU/TR 021/2011. About food safety. Approved by the decision of the Commission of the Customs Union dated December 9, 2011 No. 880). Available at: <https://cntd.ru/> (accessed: 28.11.2022). (In Russ.).
  16. Arvay J., Hauptvogel M., Demkova L., Harangozo L., Snirc M., Bobul'ska L., Stefanikova J., Kovacik A., Jakabova S., Janco I., Kunca V., Relic D. Mercury in scarletina bolete mushroom (*Neoboletus luridiformis*): Intake, spatial distribution in the fruiting body, accumulation ability and health risk assessment. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, vol. 232, pp. 113235.
  17. Dryzalowska A., Falandysz J. Bioconcentration of mercury by mushroom *Xerocomus chrysenteron* from the spatially distinct locations: Levels, possible intake and safety. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, vol. 107, pp. 97–102.
  18. Falandysz J., Jezdrusiak A., Lipka K., Kannan K., Kawano M., Gucia M., Brzostowski A., Dadej M. Mercury in wild mushrooms and underlying soil substrate from Koszalin, North-central Poland. *Chemosphere*, 2004, vol. 54, pp. 461–466.
  19. Falandysz J. Mercury accumulation of three *Lactarius* mushroom species. *Food Chemistry*, 2017, vol. 214, pp. 96–101.
  20. Melgar M.J., Alonso J., García M.A. Mercury in edible mushrooms and underlying soil: Bioconcentration factors and toxicological risk. *Science of the Total Environment*, 2009, vol. 407, pp. 5328–5334.
  21. Rieder S.R., Brunner I., Horvat M., Jacobs A., Frey B. Accumulation of mercury and methylmercury by mushrooms and earthworms from forest soils. *Environmental Pollution*, 2011, vol. 159, pp. 2861–2869.

## ON MERCURY CONCENTRATION IN WILD MUSHROOMS (Khabarovsk AND THE Khabarovsk Territory)

O.S. Khomchenko

*The paper presents the results of research on mercury concentration in mushrooms collected in the Khabarovsk Territory, including the town, in the fall of 2022. The research shows that the mercury concentration in fruit body can widely vary dependent on the type and place of growth. Even for the same mushrooms type fruit bodies indicators can vary from several times to 2 orders. At this, the stems accumulate less mercury than the caps, and tubular mushrooms accumulate less mercury than lamellar ones. The study shows a surpass of maximum permissible concentration (MPC) for mercury index in more than half lamellar mushrooms, not revealed in tubular mushrooms. The maximum concentration of Hg (14 mg/kg of dry matter) and the maximum coefficient of biological absorption (45) were revealed for common meadow mushroom (*Agaricus campestris*), collected in the Khabarovsk downtown lawn. The other champignons there contained mercury 5–7 times less. The lowest mercury concentrations were found in polypore mushrooms. Concentration of mercury in them did not exceed 0.05 mg/kg of dry solids content, and the coefficient of biological absorption was in the range of 0.08–0.4.*

**Keywords:** mercury, mushrooms, biological absorption coefficient, Khabarovsk.

**Reference:** Khomchenko O.S. On mercury concentration in wild mushrooms (Khabarovsk and the Khabarovsk Territory). *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 28–35. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-28-35.

*Поступила в редакцию 01.12.2022*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 582.232+582.26/.27:502.4(571.621)

### НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О СОСТАВЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ВОДОРΟΣЛЕЙ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК»

Л.А. Медведева

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
пр. 100 лет Владивостока 159, Владивосток, 690022,  
e-mail: medvedeva@ibss.dvo.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5910-8372>

В статье опубликованы новые данные о флоре цианобактерий и пресноводных водорослей государственного природного заповедника «Бастак». Дополнительно к имеющимся сведениям определено 100 видов цианобактерий и водорослей из шести отделов, за исключением диатомовых: Cyanobacteria – 27, Euglenozoa – 13, Ochrophyta – 5, Rhodophyta – 1, Chlorophyta – 25, Charophyta – 29 таксонов. Приводится аннотированный список обнаруженных таксонов с указанием места и времени сбора, а также частоты встречаемости организма. Среди обнаруженных организмов имеется ряд интересных и редких видов. Найдено 15 таксонов, новых для территории российского Дальнего Востока: цианобактерии *Anabaenopsis raciborskii*, *Dolichospermum planctonicum*, эвгленовые водоросли *Menoidium pellucidum* var. *steinii*, *Eutreptia viridis* и некоторые другие виды. Большое количество редких видов отмечено в отделе харовых водорослей: *Cosmarium amurense*, *C. tessellatum*, *Gonatozygon aculeatum*, *Mesotaenium degreyi*, *Spondylosium pulchellum*. Наиболее интересные виды указываются для рода *Pleurotaenium*. *P. crenulatum* обнаружен впервые для территории российского Дальнего Востока, а два вида – *Pleurotaenium caldense* var. *cristatum* и *P. subcoronulatum* – найдены впервые для флоры России.

**Ключевые слова:** цианобактерии, пресноводные водоросли, заповедник «Бастак».

**Образец цитирования:** Медведева Л.А. Новые сведения о составе цианобактерий и водорослей заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 36–44. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-36-44.

#### Введение

В 2001 г. нами было впервые проведено альгологическое обследование территории заповедника «Бастак». Полученные результаты были опубликованы в коллективной монографии, посвященной растительности заповедника и флоре различных групп растений и грибов. Таксономический список обнаруженных водорослей насчитывал 472 вида (включая разновидности и формы – 546) [14]. Значительное богатство флоры обусловлено наличием различных по экологическим условиям водоемов и водотоков: реки, небольшие ручьи, озера, стоячие водоемы, заболоченные участки.

Цель настоящей работы – расширить имеющиеся сведения об альгофлоре заповедника «Бастак».

#### Материалы и методы

Недавно нами был обработан альгологический материал, собранный И.Н. Саватеевым в 2007 г. в оз. Забеловское и в водоемах и водотоках на прилегающей к нему территории (24 пробы). Образцы представлены главным образом скоплениями водорослей и выжимками мха, а также имеется несколько планктонных проб. Были обследованы озеро Забеловское, реки Забеловка, Лосиный Ключ, Глинянка, Бастак, Малый Сореннак, две протоки Амура (протока Крестовая и протока Чертовая), безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, заболоченный водоем в устье р. Глинянка. Материал обработан по общепринятым методикам [3], с использованием отечественных и зарубежных монографий и определителей [7, 15, 17–20, 25, 27, 29]. Аннотированный список обна-

руженных таксонов составлен с указанием места и времени сбора, а также частоты встречаемости организма по шестибалльной шкале [8]. Таксономия видов приведена в соответствии с порядком, установленном на крупнейшем мировом альгологическом сайте AlgaeBase и принятом нами в опубликованном Каталоге пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России [13, 28]. Внутри отделов роды и виды водорослей расположены в алфавитном порядке.

#### Результаты и обсуждение

Дополнительно к списку 2007 г. нами определено 100 видов цианобактерий и пресноводных водорослей из шести отделов, за исключением диатомовых: Cyanobacteria – 27, Euglenozoa – 13, Ochrophyta – 5, Rhodophyta – 1, Chlorophyta – 25, Charophyta – 29 таксонов. Среди обнаруженных организмов имеется ряд интересных и редких видов. Так, например, в одном из небольших безымянных озер в долине р. Лосиный Ключ наблюдался комплекс, состоящий из большого количества разнообразных эвгленовых водорослей: *Menoidium pellucidum* var. *steinii*, *Eutreptia viridis*, несколько видов рода *Trachelomonas* и *Phacus*. *Phacus circumflexus* указывался ранее как *Ph. longicauda* f. *vix-tortus* и был обнаружен в ряде мест европейской части России [2, 4, 21, 22], но для территории Дальнего Востока указывается впервые. Наиболее интересные находки принадлежат водорослям из отдела харовые. На территории России *Gonatozygon aculeatum* ранее был обнаружен дважды: в национальном парке «Валдайский» Новгородской области и в небольших водоемах Беломорской биостанции МГУ [6, 10]. *Mesotaenium degreyi* найден только однажды в обрастаниях мхов в оз. Большое Балбанты, расположенном в национальном парке «Югыд ва» в Приполярном Урале [26]. *Cosmarium amurense* впервые был описан Б.В. Скворцовым из окрестностей пос. Бомнак Амурской области и это было единственное нахождение этого вида [23]. Второе указание отмечено нами в безымянном озере в долине р. Лосиный Ключ. Вид *Cosmarium tessellatum*, впервые указанный нами ранее для водоемов Комсомольского заповедника [1], считается достаточно редким для мировой флоры харовых водорослей [11, 12]. Разновидность *Micrasterias crux-melitensis* var. *protuberans* также является редким таксоном и имеет единственное указание в мировой базе данных на основании данных по Приморскому краю [5, 9]. Однако наиболее интересные виды отмечены для рода *Pleurotaenium*, найденные нами в скоплениях водорослей в р. Забеловка. *Pleuro-*

*taenium caldense* var. *crisatum* и *P. subcoronulatum* обнаружены впервые для территории России, а вид *P. crenulatum* зафиксирован только один раз в электронной базе данных водорослей северных районов России [24].

В аннотированном списке виды, отмеченные знаком \*, найдены впервые для территории Дальнего Востока, знаком \*\* – впервые отмеченные для России.

#### АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ОБНАРУЖЕННЫХ ТАКСОНОВ ОТДЕЛ ЦИАНОБАКТЕРИИ – ЦИАНОБАКТЕРИИ

##### Семейство Aphanizomenonaceae

1. *Anabaenopsis raciborskii*\* Wołoszyńska – Заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, оч. часто.

2. *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, часто; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.

3. *Dolichospermum planctonicum*\* (Brunnthal) Wacklin, L. Hoffmann et Komárek – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, масса; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.

4. *D. scheremetieviae* (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann et Komárek – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.

5. *D. spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann et Komárek – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, часто. Ранее указывался как *Anabaena spiroides* Klebhan [13].

6. *Sphaerospermopsis kisseleviana*\* (Lemmermann) Zapomelová, Jezberová, Hrouzek, Hisem, Reháková et Komárková – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, нередко.

##### Семейство Calothrichaceae

7. *Calothrix* sp. – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

##### Семейство Chroococcaceae

8. *Chroococcus cohaerens* (Brébisson) Nägeli – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

9. *Ch. minor* (Kützing) Nägeli – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

10. *Ch. minutus* (Kützing) Nägeli – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

11. *Ch. turgidus* var. *maximus*\* Nygaard – Заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

12. *Limnococcus limneticus* (Lemmermann) Komárková, Jezberová, O. Komárek et Zapomelová – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывался как *Chroococcus limneticus* Lemmermann [13].

#### Семейство Gloeotrichiaceae

13. *Gloeotrichia natans* Rabenhorst ex Bornet et Flahault – Реки: Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; Малый Сореннак, 11.07.2007, планктон, единично.

#### Семейство Leptolyngbyaceae

14. *Planktolyngbya contorta* (Lemmermann) Anagnostidis et Komárek – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, в скоплениях на дне, оч. часто; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, часто; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.

15. *Tapinothrix varians* (Geitler) Bohunická et J.R. Johansen – Р. Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, часто. Возможно, указанный ранее *Homoeothrix simplex* Woronichin является стадией развития этого вида [14].

#### Семейство Merismopediaceae

16. *Aphanocapsa conferta* (W. et G.S. West) Komárková-Legnerová et Cronberg – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, оч. часто; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

#### Семейство Microcoleaceae

17. *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis et Komárek – Р. Бастак, обрастания камней, 8.07.2007, редко.

#### Семейство Microcystidaceae

18. *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, в скоплениях на дне, нередко – масса; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

19. *M. pulvereae* (Wood) Forti – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, в скоплениях на дне, нередко-масса; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, нередко.

#### Семейство Nostocaceae

20. *Anabaena flos-aquae* f. *gracilis*\* (Klebahn) Elenkin – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скопле-

ниях водорослей, единично.

21. *A. oscillarioides* f. *elliptica* (Kisselev) Elenkin – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, нередко.

22. *Hydrocoryne spongiosa* Schwabe ex Bornet et Flahault – Заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, оч. часто.

23. *Nostoc paludosum* Kirchner ex Bornet et Flahault – Реки: Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

24. *N. punctiforme* Hariot – Реки: Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

#### Семейство Oscillatoriaceae

25. *Oscillatoria limosa* C. Agardh ex Gomont – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

#### Семейство Pseudanabaenaceae

26. *Limnothrix planctonica* (Woloszyńska) Meffert – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, нередко.

#### Семейство Tolypothrichaceae

27. *Tolypothrix tenuis* Kützing ex Bornet et Flahault – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

### ОТДЕЛ EUGLENOZOA – ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

#### Семейство Astasiidae

28. *Menoidium pellucidum* Perty var. *steinii*\* Popova – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.

#### Семейство Euglenaceae

29. *Trachelomonas armata* var. *steinii* Lemmermann – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

30. *T. bacillifera* f. *minima* Playfair – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

31. *T. cervicula* Stokes – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

32. *T. lemmermannii*\* Woloszyńska – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

33. *T. rotunda* var. *collaris* (Skvortzow) Popova – Заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

34. *T. stokesiana* var. *conradii*\* (Deflandre) Huber-Pestalozzi – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

35. *T. superba* Svirenko – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

#### Семейство Eutreptiaceae

36. *Eutreptia viridis*\* Perty – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

#### Семейство Phacaceae

37. *Lepocinclis acus* (O.F. Müller) V. Marin et Melkonian – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко. Ранее указывался как *Euglena acus* Ehrenberg [13].

38. *Phacus circumflexus*\* Rochmann – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

39. *Ph. curvicauda* Svirenko – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

40. *Ph. orbicularis* Hübner f. *orbicularis* – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывалась форма этого вида *Ph. orbicularis* f. *communis* Popova [14].

### ОТДЕЛ ОСНРОПНУТА – ОХРОФИТОВЫЕ ВОДРОСЛИ

#### Семейство Ceratiaceae

41. *Ceratium cornutum* (Ehrenberg) Claparède et J. Lachmann – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.

#### Семейство Dinobryaceae

42. *Dinobryon divergens* O.E. Imhof – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

#### Семейство Sciadiaceae

43. *Ophiocytium arbuscula* (A. Braun ex Kützing) Sande Lacoste et Suringar – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

44. *O. capitatum* Wolle – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

45. *O. lagerheimii* Lemmermann – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

### ОТДЕЛ RHODOPHYTA – КРАСНЫЕ ВОДРОСЛИ

#### Семейство Batrachospermaceae

46. *Batrachospermum turfosum* Bory – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

### ОТДЕЛ CHLOROPHYTA –

### ЗЕЛЕННЫЕ ВОДРОСЛИ

#### Семейство Chlorellaceae

47. *Actinastrum aciculare* Playfair – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

48. *Dictyosphaerium subsolitarium* Van Goog – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Coleochaetaceae

49. *Coleochaete scutata* Brébisson – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Hydrodictyaceae

50. *Lacunastrum gracillimum* (W. et G.S. West) McManus – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично. Ранее указывался как *Pediastrum duplex* var. *gracillimum* W. West et G.S. West [13].

51. *Parapediastrum biradiatum* (Meyen) Hegewald – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко. Ранее указывался как *Pediastrum biradiatum* Meyen [13].

52. *Pediastrum duplex* var. *asperum* (A Braun) Hansgirg – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично.

53. *P. duplex* var. *rugulosum* Raciborski – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично.

54. *Pseudopediastrium cornutum* (Raciborski) Lenarczyk – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично. Ранее указывался как *Pediastrum boryanum* var. *cornutum* (Raciborski) Sulek [13].

#### Семейство Klebsormidiaceae

55. *Klebsormidium rivulare* (Kützing) Morison et Sheath – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Oocystaceae

56. *Nephrochlamys subsolitaria* (G.S. West) Korschikov – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

57. *Oocystis borgei* Snow – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

58. *O. marssonii* Lemmermann – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

59. *Willea irregularis* (Wille) Schmidle – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Scenedesmaceae

60. *Coelastrum indicum* Turner – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, часто.

61. *C. pseudomicroporum* Korschikov – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

62. *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) Hegewald – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, оч. часто.

63. *D. maximus* (W. West et G.S. West) Hegewald – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в планктоне, в скоплениях на дне, нередко.

64. *D. opoliensis* (Richter) Hegewald – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

65. *Scenedesmus ellipticus* Corda – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, редко; р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.

66. *S. obtusus* var. *apiculatus*\* (W. et G.S. West) Tsarenko – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, нередко.

67. *S. quadricauda* (Turpin) Brébisson – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

#### Семейство Selenastraceae

68. *Ankistrodesmus arcuatus* Korschikov – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

69. *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.

70. *M. tortile* (West et G.S. West) Komárková-Legnerová – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Volvocaceae

71. *Eudorina elegans* Ehrenberg – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

### ОТДЕЛ ШАРОФУТА – ХАРОВЫЕ ВОДРОСЛИ

#### Семейство Gonatozygaceae

72. *Gonatozygon aculeatum*\* Hastings – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, нередко.

#### Семейство Zygnemataceae

73. *Mesotaenium degreyi*\* Turner – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Closteriaceae

74. *Closterium acutum* var. *linea* (Perty) W. et G.S. West – Реки: Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

75. *Cl. turgidum* Ehrenberg ex Ralfs – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

#### Семейство Desmidiaceae

76. *Actinotaenium phymatosporum* (Nordstedt) Kouwets et Coesel – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

77. *Cosmarium amurense* Skvortzow – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

78. *C. angulosum* Brébisson – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

79. *C. blytii* Wille – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, оч. часто.

80. *C. elegantissimum* Lundell – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

81. *C. pyramidatum* Brébisson ex Ralfs – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

82. *C. quadrum* Lundell – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

83. *C. regnesii* Reinsch var. *polonicum* (Eichler et Gutwinski) Compère – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично.

84. *C. tessellatum* (Delponte) Nordstedt – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично. Ранее указывался как *Actinotaenium tessellatum* (Nordstedt) Palamar-Mordvintseva [1, 13].

85. *Euastrum insulare* var. *silesiacum* (Grönblad) Krieger – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

86. *E. sibiricum* Boldt – Заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

87. *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenberg) Hassall ex Ralfs var. *crux-melitensis* – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

88. *M. crux-melitensis* var. *protuberans* Grönblad – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, часто.

89. *Pleurotaenium caldense* var. *cristatum*\*\* (Turner) Krieger – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

90. *P. crenulatum*\* (Ehrenberg ex Ralfs) Rabenhorst – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

91. *P. subcoronulatum*\*\* (Turner) West et West var. *detum* West et West – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.

92. *Spondylosium pulchellum*\* Archer – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

93. *Staurostrum arctiscon* (Ehrenberg ex Ralfs) Lundell – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.

94. *S. gracile* Ralfs – Р. Малый Сореннак, 11.07.2007. планктон, единично.

95. *S. teliferum* Ralfs – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывался как *Cosmoastrum teliferum* (Ralfs) Palamar-Mordvintseva [13].

96. *Staurodesmus brevispina* (Brébisson) Croasdale – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.

97. *S. octocornis* (Ehrenberg ex Ralfs) Stastny, Skaloud et Neustupa – Р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывался как *Xanthidium octocorne* Ehrenberg ex Ralfs [13].

98. *S. patens* (Nordstedt) Croasdale – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.

99. *Teilingia excavata* (Ralfs) Bourr. – Затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично.

100. *Triploceras gracile* Bailey – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

Таким образом, с учетом наших дополнительных, видовое богатство цианобактерий и водорослей заповедника «Бастак» значительно увеличилось. Найдено 15 таксонов, новых для территории российского Дальнего Востока, два вида рода *Pleurotaenium* обнаружены впервые для флоры России.

**Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147-6).**

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Баринаева С.С., Медведева Л.А. Водоросли // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 66–109.
2. Буркова Т.Н. Фитопланктон верхнего южного пруда г. Самары: таксономический состав и эколого-географическая характеристика // Самарская Лука. 2007. Т. 16, № 4 (22). С. 719–736.
3. Водоросли: справочник/С.П.Вассер, Н.В.Кондратьева, Н.П. Масюк и др. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
4. Горохова О.Г. Таксономический состав фитопланктона болотных водоемов на территории памятника природы «Рачейский бор» (Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2013. Т. 22. С. 63–79.
5. Догадина Т.В., Кухаренко Л.А. Водоросли // Флора, мико- и лишенобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 10–34.
6. Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ / ред. А.В. Чесунов, Н.М. Калякина, Е.Н. Бубнова. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. 384 с.
7. Коновалова Г.В. Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 1998. 300 с.
8. Кордэ Н.В. Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ) // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1956. Т. 4, ч. 1. С. 383–413.
9. Кухаренко Л.А. Флора водорослей Хасанского района Приморского края // Низшие растения Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 3–14.
10. Лукницкая А.Ф. К флоре конъюгат (Streptophyta, Conjugatophyceae) Валдайского района национального парка «Валдайский» (Новгородская область, Россия) // Новости систематики низших растений. 2014. Т. 48. С. 81–88.
11. Лукницкая А.Ф. Конъюгаты (Charophyta, Conjugatophyceae) национального парка «Валдайский» (Новгородская область, Россия) // Новости систематики низших растений. 2017. Т. 51. С. 106–120.
12. Лукницкая А.Ф. Редкие виды конъюгат (Conjugatophyceae, Charophyta) севера и северо-запада России // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге:

- материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием / под ред. Л.Н. Волошко. СПб.: Реноме, 2018. С. 271–276.
13. Медведева Л.А. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России / Л.А. Медведева, Т.В. Никулина. Владивосток: Дальнаука, 2014. 271 с.
  14. Медведева Л.А., Саватеев И.Н. Водоросли // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 37–82.
  15. Определитель пресноводных водорослей СССР, Вып. 7. Попова Т.Г. Эвгленовые водоросли. М.: Советская наука, 1955. 282 с.
  16. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11. Ч. 2. Паламарь-Мордвинцева Г.М. Зелёные водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2). Л.: Наука, 1982. 620 с.
  17. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Виноградова К.Л., Голлербах М.М., Зауер Л.М., Сдобникова Н.В. Зелёные, красные и бурые водоросли. Л.: Наука, 1980. 248 с.
  18. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезелёные водоросли. М.: Советская наука, 1953. 652 с.
  19. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Матвиенко А.М. Золотистые водоросли. М.: Советская наука, 1954. 188 с.
  20. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Дедусенко-Щеголева И.Т., Голлербах М.М. Желтозелёные водоросли. М.; Л.: АН СССР, 1962. 272 с.
  21. Павлова О.А. Трифонова И.С. Таксономический состав фитопланктона городских водоемов Санкт-Петербурга // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 62–75.
  22. Рыбинское водохранилище и его жизнь / отв. ред. Б.С. Кузин. Л.: Наука, 1972. 364 с.
  23. Скворцов Б.В. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. IV Водоросли верховьев р. Зеи Амурской области // Журнал Русского Ботанического общества. 1917. Т. 2. С. 117–120.
  24. Таксон. Приложение. Таксономический список водорослей северных регионов России. URL: <http://www.algology.ru> Anisimova-Terlova-rev2015-appendix.pdf (дата обращения: 15.12.2022).
  25. Флора споровых растений СССР. Т. 5. Конъюгаты, или сцеплянки (2). Вып. 1. Косинская Е.К. Десмидиевые водоросли. М.; Л.: АН СССР, 1960. 706 с.
  26. Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / отв. ред. С.В. Дегтева. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2016. 483 с.
  27. Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наукова думка, 1990. 208 с.
  28. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. Worldwide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2016-Prescott G.W. A synopsis of North American Desmids. II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 1 / G.W. Prescott, H.T. Croasdale, W.C. Vinyard. Dehra Dun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2001. 275 p.
- REFERENCES:
1. Barinova S.S., Medvedeva L.A. Algae, in *Griby, lishainiki, vodorosli i mokhoobraznye Komsomol'skogo zapovednika (Khabarovskii krai)* (Fungi, lichens, algae and moss of the Komsomolsky reserve (Khabarovsk territory)). Vladivostok: DVO of the USSR Academy of Sciences, 1989, pp. 66–109. (In Russ.).
  2. Burkova T.N. Phytoplankton of the upper south pond of Samara: taxonomic composition and ecological and geographical characteristics. *Samarskaya Luka*, 2007, vol. 16, no. 4 (22), pp. 719–736. (In Russ.).
  3. *Vodorosli: spravochnik* (Algae: reference book), S.P. Vasser, N.V. Kondratieva, N.P. Masyuk etc. Kyiv: Naukova Dumka Publ., 1989. 608 p. (In Russ.).
  4. Gorokhova O.G. Taxonomic composition of phytoplankton in swamp water bodies on the territory of the natural monument «Racheysky Bor» (Samara region). *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii*, 2013, vol. 22, pp. 63–79. (In Russ.).
  5. Dogadina T.V., Kukharenko L.A. Algae, in *Flora, miko- i likhenobiota Lazovskogo zapovednika (Primorskiy kray)* (Flora, myco- and lichenobiota of the Lazovsky reserve (Primorski Krai)). Vladivostok: DVO of the USSR Academy of Sciences, 1990, pp. 10–34. (In Russ.).
  6. *Katalog bioty Belomorskoj biologicheskoi stanstii MGU* (Biota Catalog of the White Sea Biological Station of Moscow State University), A.V. Chesunov, N.M. Kalyakina, E.N. Bubnova. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2008. 384 p. (In Russ.).

7. Konovalova G.V. *Dinoflagellyaty (Dinophyta) dal'nevostochnykh morey Rossii i sopredel'nykh akvatoriy Tikhogo okeana* (Dinoflagellates (Dinophyta) of the Far Eastern Seas of Russia and Adjacent waters of the Pacific Ocean). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 1998. 300 p. (In Russ.).
8. Korde N.V. Methods of biological study of bottom sediments of lakes (field work and biological analysis), in *Zhizn' presnykh vod SSSR* (Life of fresh waters of the USSR). Moscow; Leningrad, 1956, vol. 4, no. 1, pp. 383–413. (In Russ.).
9. Kukhareno L.A. Algal flora of Khasansky district of Primorsky region, in *Nizshiye rasteniya Dal'nego Vostoka* (Low plants of Far East). Vladivostok: FESC USSR Academy of Sciences, 1976, pp. 3–14. (In Russ.).
10. Luknitskaya A.F. To the flora of Conjugates (Streptophyta, Conjugatophyceae) of the Valdai District area of the National Park «Valdaiskiy» (Novgorod Region, Russia). *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*, 2014, vol. 48, pp. 81–88. (In Russ.).
11. Luknitskaya A.F. Conjugates (Charophyta, Conjugatophyceae) of the National Park «Valdaiskiy» (Novgorod Region, Russia). *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*, 2017, vol. 51, pp. 106–120. (In Russ.).
12. Luknitskaya A.F. Rare conjugates (Conjugatophyceae, Charophyta) of the northern and northwestern Russia, in *Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovaniye v monitoringe* (Algae: problems of taxonomy, ecology and use in monitoring). Saint Petersburg: Renome Publ., 2018, pp. 271–276. (In Russ.).
13. Medvedeva L.A. *Katalog presnovodnykh vodoroslei yuga Dal'nego Vostoka Rossii* (Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East), L.A. Medvedeva, T.V. Nikulina. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2014. 271 p. (In Russ.).
14. Medvedeva L.A., Savateev I.N. Algae, in *Flora, mikrobiota i rastitel'nost' zapovednika «Bastak»* (Flora, Mycobiota and Vegetation of the nature reserve «Bastak»). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2007, pp. 38–82. (In Russ.).
15. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR, Vyp. 7. Popova T.G. Evglenovye vodorosli* (Determinant of freshwater algae of the USSR, Issue 7. Popova T.G. Euglen algae). Moscow: Sovetskaya nauka Publ., 1955. 282 p. (In Russ.).
16. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 11. Ch. 2. Palamar'-Mordvintseva G.M. Zelenye vodorosli. Klass Kon'yugaty. Poryadok Desmidiyeve (2)* (Determinant of freshwater algae of the USSR. Issue 11. Part 2. Palamar-Mordvintseva G.M. Green algae. Conjugate class. The Desmidium order (2)). Leningrad: Nauka Publ., 1982. 620 p. (In Russ.).
17. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 13. Vinogradova K.L., Gollerbach M.M., Zauer L.M., Sdobnikova N.V. Zelenye, krasnye i burye vodorosli* (Determinant of freshwater algae of the USSR. Vol. 13. Vinogradova K.L., Gollerbach M.M., Sauer L.M., Sdobnikova N.V. Green, red and brown). Leningrad: Nauka Publ., 1980, 248 p. (In Russ.).
18. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 2. Gollerbach M.M., Kosinskaya E.K., Polyanskii V.I. Sinezelenye vodorosli* (Determinant of freshwater algae of the USSR. Is. 2. Gollerbach M.M., Kosinskaya E.K., Polyansky V.I. Blue-green algae). Moscow: Sovetskaya nauka Publ., 1953. 652 p. (In Russ.).
19. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 3. Matvienko A.M. Zolotistye vodorosli* (Determinant of freshwater algae of the USSR. Issue 3. Matvienko A.M. Golden algae). Moscow: Sovetskaya nauka Publ., 1954. 188 p. (In Russ.).
20. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 5. Dedusenko-Shchegoleva I.T., Gollerbach M.M. Zheltozelenye vodorosli* (Determinant of freshwater algae of the USSR. Issue 5. Dedusenko-Shchegoleva I.T., Gollerbach M.M. Yellow-green algae). Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences, 1962. 272 p. (In Russ.).
21. Pavlova O.A., Trifonova I.S. Taxonomical composition of phytoplankton in urban water-bodies of Saint Petersburg. *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*, 2005, vol. 38, pp. 62–75. (In Russ.).
22. *Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'* (Rybinsk Reservoir and its life), B.S. Kuzin, Ed. Leningrad: Nauka Publ., 1972. 364 p. (In Russ.).
23. Skvortsov B.V. Materials on the flora of algae of Asian Russia. IV Algae of the upper reaches of the river . Zei of the Amur region. *Zhurnal Russkogo Botanicheskogo obshchestva*, 1917, vol. 2, pp. 117–120 (In Russ.).
24. *Takson. Prilozhenie. Taksonomicheskii spisok vodoroslei severnykh regionov Rossii* (Taxon. Application. Taxonomic list of algae in the northern regions of Russia). Available at: <http://www.algology.ru> Anisimova-Terlova-rev2015-appendix.pdf (accessed: 15.12.2022).
25. *Flora sporovykh rastenii SSSR. T. 5. Kon'yugaty, ili stseplyanki (2). Vyp. 1. Kosinskaya E.K.*

- Desmidiyevye vodorosli* (Flora of spore plants of the USSR. Vol. 5. Conjugates, or couplings (2). Issue 1. Kosinskaya E.K. Desmidium algae). Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences, 1960. 706 p. (In Russ.).
26. Flory, *likheno- i mikobioty osobo okhranyaemykh landschaftov basseinov rek Kos'yu i Bol'schaya Synya* (Pripolyarnyi Ural, natsional'nyi park «Yugyd va») (Floras, lichen- and mycobiotas of specially protected landscapes of the basins of the Kosyu and Bolshaya Synya rivers (Polar Urals, Yugyd va National Park)), S.V. Degteva, Ed. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2016. 483 p. (In Russ.).
27. Tsarenko P.M. *Kratkii opredelitel' khlorokokkovykh vodoroslei Ukrainskoi SSR* (Brief manual of chlorococcea algae of the Ukrainian SSR). Kyiv: Naukova dumka Publ., 1990. 208 p. (In Russ.).
28. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. *World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2016*-Prescott G.W. *A synopsis of North American Desmids. II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 1*, G.W. Prescott, H.T. Croasdale, W.C. Vinyard. Dehra Dun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2001. 275 p.

## NEW DATA ON THE CYANOBACTERIA AND ALGAE COMPOSITION IN THE BASTAK STATE NATURE RESERVE

L.A. Medvedeva

*The article presents new data on the flora of cyanobacteria and freshwater algae in the Bastak State Nature Reserve. In addition to the available information, 100 species of cyanobacteria and algae were identified from six divisions, with the exception of diatoms: Cyanobacteria – 27, Euglenozoa – 13, Ochrophyta – 5, Rhodophyta – 1, Chlorophyta – 25, Charophyta – 29 taxa. It is provided the discovered taxa annotated list, which indicates the place and the time of collection, as well as the organism occurrence frequency. Among the found organisms it is identified some interesting and rare species, fifteen of them new to the territory of the Russian Far East: cyanobacteria *Anabaenopsis raciborskii*, *Dolichospermum planctonicum*, euglenoids algae *Menoidium pellucidum* var. *steinii*, *Eutreptia viridis* and some other species. A large number of the rare species are noted in the Charophyta division: *Cosmarium amurense*, *C. tessellatum*, *Gonatozygon aculeatum*, *Mesotaenium degreyi*, *Spondylosium pulchellum*. It was for the first time that in the Russian Far East some most interesting species belonging to the genus *Pleurotaenium*. *P. crenulatum* were found. The two species of *Pleurotaenium* *caldense* var. *crisatum* and *P. subcoronulatum* were for the first time identified for the flora of Russia.*

**Keywords:** cyanobacteria, fresh water algae, the Bastak Nature Reserve.

**Reference:** Medvedeva L.A. New data on the cyanobacteria and algae composition in the Bastak State Nature Reserve. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 36–44. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-36-44.

*Поступила в редакцию 16.01.2023*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 599.745.3(265.54)

### РОСТ ЧИСЛЕННОСТИ И ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ НАГРУЗКИ МЕЖДУ ЛЕЖБИЦАМИ В ПОПУЛЯЦИИ ЛАРГИ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО

А.М. Трухин

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,  
ул. Балтийская 43, г. Владивосток, 690041,  
e-mail: marian1312@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6871-4315>

*Анализируются результаты учётов численности приплода в локальной популяции пятнистого тюленя, или ларги, населяющей залив Петра Великого (Японское море). Ежегодная численность щенков ларги, размножающейся на островах архипелага Римского-Корсакова, превысила 1 тыс. особей. На ряде островов плотность размножающихся тюленей достигла биологического оптимума и численность приплода стабилизировалась. Продолжается устойчивый прирост численности детёнышей на поздно вошедших в сферу репродукции местной популяции островах Большой Пелис и Стенина, репродуктивная нагрузка на которые из года в год увеличивается. Общее увеличение численности тюленей в популяции, происходящее на протяжении последней четверти века, послужило стимулом к расселению ларги и образованию новых репродуктивных лежбиц как в акватории залива, так и за его пределами. Результаты исследования могут быть положены в основу долговременного мониторинга популяции и способствовать её сохранению в условиях усиления техногенного воздействия на среду обитания тюленей.*

**Ключевые слова:** ларга, пятнистый тюлень, *Phoca largha*, численность, репродуктивный ареал, залив Петра Великого, Японское море.

**Образец цитирования:** Трухин А.М. Рост численности и перераспределение репродуктивной нагрузки между лежбицами в популяции ларги залива Петра Великого // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 45–51. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-45-51.

Современная фауна ластоногих северной части Тихого океана включает 10 видов, у восьми из которых репродуктивные ареалы охватывают дальневосточные моря России, преимущественно Охотское и Берингово [8]. Но некоторые виды семейства настоящих тюленей в ограниченном количестве размножаются на паковых льдах в самой северной части Японского моря, не выходя на юг за пределы ледовой кромки, расположенной в наиболее ледовитое время года (февраль–март) на акватории Татарского пролива [8]. И лишь ларга, или пятнистый тюлень (*Phoca largha* Pal-las, 1811), – единственный вид, места воспроиз-

водства которого в Японском море расположены много южнее Татарского пролива. Но и в пределах названной акватории репродуктивный ареал этого вида чрезвычайно узок и включает главным образом острова архипелага Римского-Корсакова (АР-К), расположенного в заливе Петра Великого у южных берегов Приморья. Данная репродуктивная группировка ларги на основании анализа ряда морфологических признаков была описана как «обособленная популяция» [5]. Немного позже была предпринята попытка описания популяционной структуры ларги, в результате чего в пределах ареала вида было выделено восемь ге-

ографически обособленных размножающихся популяций, ассоциирующихся с паковыми льдами, в числе которых названа и популяция залива Петра Великого [17].

Основанием для включения популяции ларги зал. Петра Великого в число пагофильных [17] послужили неоднократные случаи обнаружения новорождённых бельков ларг на льдах залива [5]. Однако в 1970-х гг. места массового размножения ларги в зал. П. Великого всё ещё не были известны. Не были они обнаружены и в середине 1980-х гг., когда в процессе наблюдения с судов и с воздуха (авиаучёты) отдельных новорождённых детёнышей или окровавленные льдины со следами произошедших родов (так называемые родовые пятна) вновь наблюдали исключительно в глубине ледовых полей на акватории залива [16]. Лишь в марте 1996 г. места массовой щенки были обнаружены на побережьях островов АР-К [11, 12].

Уникальность данной популяции ларги – береговое размножение, не свойственное этому в целом пагофильному виду [8, 18]. В границах ареала вида размножение ларги на берегу констатируется лишь в нескольких местах. К таковым относятся отдельные острова Малой Курильской гряды: Лисьи и Демина [1, 7, 9], о-ва Птичьи во Втором Курильском проливе, некоторые островки (Уташуд, Старичков, Моржовое Лежбище) у юго-восточных берегов п-ова Камчатка [2, 3]. Сообщалось о размножении ларги на некоторых мелких островках в Бохайском проливе [22]. Во всех случаях места береговой репродукции приурочены к тем участкам акватории, где ледовый режим не стабильный, площади льдов незначительны, и лёд сохраняется на акватории очень непродолжительное время года. Именно такая ледовая обстановка характерна для залива Петра Великого.

В 1978 г. при образовании в западной части Японского моря Дальневосточного морского заповедника, впоследствии неоднократно менявшего название и ведомственную принадлежность, в его состав был включен и АР-К, причём, как отмечено выше, в это время не было известно, что именно этот архипелаг – репродуктивный центр местной популяции ларги. Создание заповедного режима в акватории архипелага, как оказалось впоследствии, сыграло решающую роль в сохранении популяции ларги. На сегодняшний день ларга в Морском заповеднике – единственный вид ластоногих, встречающийся здесь круглогодично и размножающийся в его границах. Площадь акватории, на которой разбросаны о-ва Римского-Корсакова, являющиеся основным местом размножения мест-

ной популяции, составляет около 60 км<sup>2</sup>. С одной стороны, сезон репродукции протекает на этих заповедных островах в условиях максимального покоя, что, безусловно, увеличивает шансы успешного выкармливания рождённого потомства, с другой – столь ограниченный пространственно район репродукции чрезвычайно уязвим в случае возникновения в заливе каких-либо чрезвычайных ситуаций, например техногенных катастроф, в результате чего популяция может оказаться на грани исчезновения. Это вызывающее тревогу обстоятельство требует проведения регулярного мониторинга тюленей и среды их обитания. Одной из задач мониторинга является контроль над динамикой численности. Целью данного исследования было установить, какие изменения претерпевает репродуктивный ареал популяции ларги в условиях происходящего роста численности тюленей в заливе Петра Великого.

#### **Материал и методика**

В основу сообщения положены результаты учёта приплода ларги, выполненного в заливе Петра Великого на АР-К 1–2 марта 2022 г. 1 марта учётом были охвачены о-ва Б. Пелис и Стенина, 2 марта – остальные острова АР-К. Подсчет детёнышей был проведен на каждом острове архипелага. При последующем анализе межгодовых изменений числа новорождённых тюленей на каждом репродуктивном лежбище все острова архипелага были объединены в три блока или кластера (западный, центральный и восточный). В основу такого деления были положены характер географического расположения островов (групп островов) в границах всего архипелага, а также время появления на отдельных островах первых репродуктивных агрегаций [14]. Западный кластер включает о-ва Де-Ливрона, Гильдебрандта и Дурново. В восточный кластер входят о-ва Б. Пелис и Стенина. Остальные острова архипелага, их большинство, представляют центральный кластер.

Детёнышей подсчитывали с борта моторной лодки без высадки на берег. Каждый год сроки учёта совпадают, соответствуя окончанию периода массовой щенки ларги на АР-К, что позволяет получать достаточно чёткое представление о межгодовой динамике рождаемости.

#### **Результаты и обсуждение**

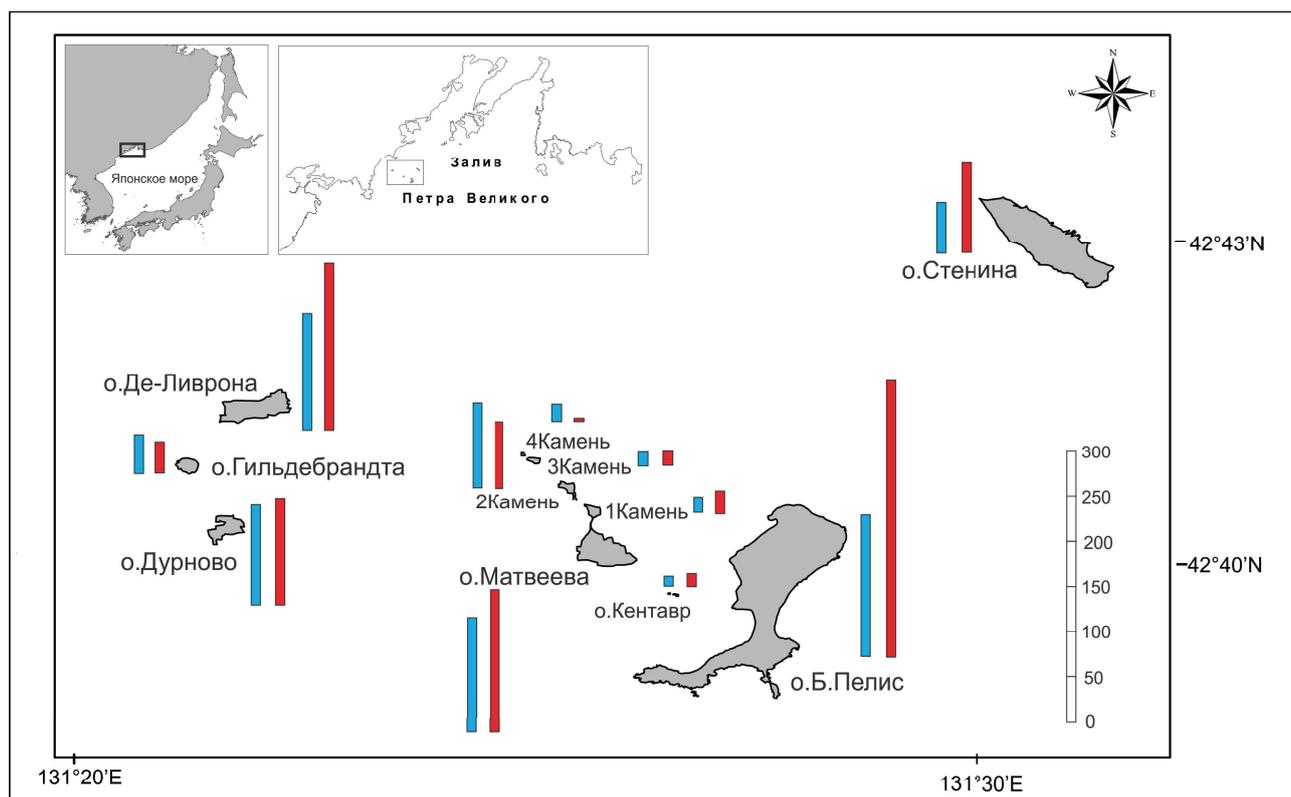
1–2 марта 2022 г. на АР-К было подсчитано 996 живых щенков. Это на 34,8% больше количества ( $n=739$ ), учтённого здесь в 2017 г. [19]. Незначительная часть рождённых в каждом сезоне сеголеток в число учтённых неизбежно не попадает. Происходит это по разным причинам [13], по-

этому окончательные цифры, отражающие размер ежегодного приплода, всегда несколько выше. С учетом доли новорождённых, не попавших в число учтённых, приплод ларги в популяции в 2022 г. составил, по нашему мнению, не менее 1100 щенков. Принимая во внимание темпы воспроизводства вида [19], современную численность популяции ларги в заливе Петра Великого можно оценить примерно в 4 тыс. особей (без учёта приплода).

По итогам предыдущих учётов, выполненных в 2015–2017 гг., прогнозировалось замедление и даже прекращение роста численности приплода в последующие годы на некоторых лежбищах, расположенных на островах западного и центрального кластеров [14]. За истекший пятилетний период так и произошло: прирост численности щенков в центральном кластере произошёл преимущественно лишь за счёт острова Матвеева, а в западном кластере увеличение числа щенков наблюдалось только на о. Де-Ливрона. На лежбищах отдельных островов этих кластеров скорость

воспроизводства заметно снизилась, а на большинстве островов показатели рождаемости остались на прежнем уровне, незначительно изменившись в ту или другую сторону (рис.).

Снижение темпов воспроизводства в традиционных местах размножения на лежбищах ряда островов АР-К, обусловленное достижением на них биологического оптимума плотности, сопровождается заселением тюленями других островов с образованием на них новых репродуктивных лежбищ. Как видно из представленного рисунка, на АР-К в целом продолжается рост численности щенков, но при этом существенный рост их числа за истекший пятилетний период произошёл лишь в восточном кластере: на о-вах Б. Пелис (87,7%) и Стенина (66,7%). Примечательно, что на этих двух островах в конце 1990-х годов щенились лишь единичные самки, к тому же не ежегодно [15], а в нынешних условиях именно на островах Б. Пелис и Стенина процесс воспроизводства популяции происходит наиболее активно, причём от года к



**Рис. Учтённая численность и распределение приплода ларги на архипелаге Римского-Корсакова в 2017 и в 2022 гг. и вклад отдельных островов в общую репродукцию популяции. Синие столбцы – 2017 г., красные столбцы – 2022 г. Справа внизу шкала численности**

**Fig. Recorded number and distribution of spotted seal offspring in the Rimsky-Korsakov archipelago in 2017 and in 2022 and individual islands contribution to the population overall reproduction. The blue columns – 2017, the red columns – 2022. The scale of numbers is at the bottom right**

году их значение как мест репродукции возрастает. Так, в 2022 г. суммарная численность приплода на лежбищах этих двух островов составила 38,3% от общей численности детёнышей, рождённых в данном сезоне на АР-К. Пятью годами раньше этот показатель был ниже и составлял 28,3%. Понятно, что такое увеличение новорождённых (и, соответственно, родящих самок) на о-вах Б. Пелис и Стенина нельзя объяснить лишь включением в репродуктивный цикл молодых самок, рождённых на этих двух островах. Безусловно, пополнение репродуктивных агрегаций на лежбищах этих двух островов происходит и за счёт иммиграции сюда молодых, преимущественно первородящих, самок, рождённых прежде на других лежбищах архипелага [14].

Существование в заливе Петра Великого малочисленной локальной популяции ларги с очень узким репродуктивным ареалом, поддерживающей своё существование за счёт внутренних резервов, – явление достаточно необычное. В норме для всех видов ластоногих характерно обитание в тех районах Мирового океана, которые расположены вдалеке от центров антропогенной активности, особенно это касается мест репродукции, на которые влияние человека снижено до минимума. Популяция ларги залива Петра Великого – исключение из общей закономерности. В нынешних условиях определяющую роль в сохранении этой локальной популяции играет Дальневосточный морской заповедник, в котором уровень охраны тюленей всегда был и остается достаточно высоким. Поэтому именно благодаря заповедному режиму в основных местах репродукции ларги в заливе Петра Великого нынешнее состояние её популяции можно оценивать как удовлетворительное.

Однако значительную часть годового цикла – до полугода – большая часть популяции проводит за пределами заповедных вод и залива Петра Великого в целом, обычно в местах, где какой-либо режим охраны морских акваторий полностью отсутствует. Начинается этот период сразу после окончания сезонов размножения и линьки, по окончании которых животные покидают акваторию залива. Подавляющее количество мигрантов уходит из залива в места летне-осеннего обитания, мигрируя в северном направлении вдоль материкового побережья Приморья, проникая в том числе и в Охотское море к юго-восточным берегам о. Сахалин [20, 21], где находятся наиболее крупные летне-осенние лежбища ларги, на которые в период нагула стекаются ларги из обширных ак-

ваторий [6]. Значительно меньшая часть местной популяции мигрирует в южном направлении, достигая прибрежных вод Корейского п-ова [10]. На путях сезонных миграций и в местах нагульного питания, которые обычно приурочены к районам повышенной биопродуктивности, где процветает коммерческий промысел морепродуктов, нередки случаи гибели ларг в орудиях лова, особенно в местах прибрежного промысла лососей, например, в Татарском проливе или у берегов о. Хоккайдо [12, 20]. Уровень смертности тюленей в орудиях рыболовства из-за дефицита необходимой информации определить сложно, тем не менее, это негативное явление существует и оно должно рассматриваться в качестве одного из факторов, негативно влияющих на благополучие популяции.

Информация, полученная в результате выполненного исследования, является продолжением многолетнего мониторинга популяции с целью её сохранения в условиях усиления техногенного воздействия на среду обитания тюленей.

#### **Заключение**

Обитающая у южной границы ареала вида популяция ларги в заливе Петра Великого демонстрирует на протяжении последней четверти века стабильный рост численности. В 1990-х гг., по приблизительным оценкам, в заливе обитало около 1 тыс. тюленей [12], спустя два десятилетия численность популяции оценивалась уже в 3–3,2 тыс. особей [13]. В 2022 г. общий приплод ларги на АР-К составил не менее 1100 детёнышей, а общая численность популяции, вероятно, составляет порядка 4 тыс. тюленей (без учета численности приплода). На сегодняшний день численность популяции ларги в заливе достигла наивысших показателей со времени начала её изучения (начало 1960-х гг.). Увеличение численности и плотности тюленей в традиционных местах размножения привело к возникновению новых репродуктивных лежбищ на АР-К. В начале 2000-х гг. в сферу репродукции популяции вошли о-ва Б. Пелис и Стенина, на которые к настоящему времени приходится более трети всего ежегодного приплода, рождаемого на АР-К. Кроме того, репродуктивные агрегации тюленей появились в 2000-х гг. на сопредельных с АР-К участках акватории [4, 14]. Таким образом, продолжающийся рост численности популяции ларги залива Петра Великого сопровождается расширением её репродуктивного ареала. Одновременно интенсивность воспроизводства тюленей на некоторых традиционно используемых репродуктивных лежбищах снижается или прекратилась вовсе в результате

достижения отдельными репродуктивными агрегациями оптимума плотности.

*Учёт в 2022 г. выполнен при участии госинспектора Морского заповедника А.В. Тарышкина, которому автор выражает искреннюю признательность.*

**Работа выполнена в ТОИ ДВО РАН в рамках темы государственного задания № ААА-АА17-117030110038-5.**

ЛИТЕРАТУРА:

1. Белкин А.Н., Косыгин Г.М., Панин К.И. Новые материалы по характеристике островного тюленя // Морские млекопитающие. М.: Наука, 1969. С. 157–175.
2. Бурканов В.Н. Ларга (*Phoca largha*) прикамчатских вод и ее влияние на ресурсы лососей: дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 170 с.
3. Вертянкин В.В., Никулин В.С. Ларга острова Уташуд // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: доклады IV науч. конф. / под ред. А.М. Токранова. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. С. 25–32.
4. Волошина И.В., Мысленков А.И. Мониторинг птиц и млекопитающих острова Опасный (Японское море) // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 2. С. 66–87.
5. Косыгин Г.М., Тихомиров Э.А. Ларга (*Phoca largha* Pallas) залива Петра Великого // Известия ТИНРО. 1970. Т. 70. С. 114–137.
6. Косыгин Г.М., Трухин А.М., Бурканов В.Н., Махнырь А.И. Лежбища ларги на берегах Охотского моря // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984/85 гг. М.: ВНИРО, 1986. С. 60–70.
7. Кузин А.Е., Маминов М.К., Тихомиров Э.А. Распределение и численность настоящих тюленей на Курильских островах // Известия ТИНРО. 1974. Т. 92. С. 158–167.
8. Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока: атлас / С.Е. Беликов, В.Н. Бурканов, М.И. Варенцов, и др. М.: Арктический научный центр, 2017. 311 с.
9. Неведомская И.А. Морские млекопитающие Южных Курильских островов и их охрана: дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2007. 233 с.
10. Нестеренко В.А. Ларга (*Phoca largha*) в заливе Петра Великого / В.А.Нестеренко, И.О. Катин. Владивосток: Дальнаука, 2014. 219 с.
11. Трухин А.М. Результаты исследований ларги в заливе Петра Великого в 1996 г. Архив ТИНРО-центра. 1996. № 22168. 25 с.
12. Трухин А.М. Ларга (*Phoca largha* Pall. 1811) дальневосточных морей (распределение, особенности биологии, перспективы промышленного использования): дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1999. 176 с.
13. Трухин А.М. Современная численность ларги (*Phoca largha*) в Дальневосточном морском заповеднике: неустойчивое равновесие или устойчивый рост? // Известия ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 48–54.
14. Трухин А.М. Изменение репродуктивного ареала ларги *Phoca largha* Pallas, 1811 (Carnivora, Pinnipedia) в западной части Японского моря: причины и следствие // Биология моря. 2022. Т. 48, № 2. С. 111–117. DOI: 10.31857/S0134347522020103.
15. Трухин А.М., Катин И.О. К вопросу о размножении ларги в заливе Петра Великого (Японское море) // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. М.: ВНИРО, 2001. С. 176–186.
16. Трухин А.М., Косыгин Г.М. Материалы по распределению и численности ларги в заливе Петра Великого // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1986/87 г. М.: ВНИРО, 1988. С. 97–103.
17. Shaughnessy P.D., Fay F.H. A review of the taxonomy and nomenclature of North Pacific Harbour seals // Journal of Zoology. 1977. Vol. 182. P. 385–419.
18. Status Review of the Spotted Seal (*Phoca largha*) / P.L. Boveng, J.L. Bengtson, T.W. Buckley et al. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-200. Seattle, 2009. 153 p.
19. Trukhin A.M. Spotted seal (*Phoca largha*) population increase in the Peter the Great Bay, Sea of Japan // Marine Mammal Science. 2019. Vol. 35. P. 1183–1191. DOI: 10.1111/mms.12588.
20. Trukhin A.M., Mizuno A.W. Distribution and abundance of the largha seal (*Phoca largha* Pall.) on the coast of Primorye Region (Russia): a literature review and survey report // Mammal Study. 2002. Vol. 27, N 1. P. 1–14. DOI: 10.3106/mammalstudy.27.1.
21. Trukhin A.M., Permyakov P.A., Ryazanov S.D., Lobanov V.B., Kim H.W., Choi Y.M., Sohn H. Migrations of young spotted seals (*Phoca largha*) from Peter the Great Bay, Sea of Japan/East Sea, and the pattern of their use of seasonal habitats // PLoS ONE. 2021. Vol. 16, N 1. P. e0244232. DOI: 10.1371/journal.pone.0244232.

22. Wang P.C. Distribution, ecology and resource conservation of the spotted seal in the Huanghai and Bohai seas // *Acta Oceanologica Sinica*. 1986. Vol. 5. N 1. P. 126–133.

REFERENCES:

1. Belkin A.N., Kosygin G.M., Panin K I. New materials on the characteristics of the common seal, in *Morskije mlekopitayushchie* (Marine mammals). Moscow: Nauka Publ., 1969, pp. 157–175. (In Russ.).
2. Burkanov V.N. Spotted seal (*Phoca largha*) of the Kamchatka waters and its impact on salmon resources. Dissertation of cand. Sci. (biol.). Moscow, 1990. 170 p. (In Russ.).
3. Vertyankin V.V., Nikulin V.S. Spotted seal of Utashud Island, in *Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchih morei* (Conservation of the biodiversity of Kamchatka and adjacent seas). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress Publ., 2004, pp. 25–32. (In Russ.).
4. Voloshina I.V., Myslenkov A.I. Monitoring of birds and mammals of the Opasnyy Island (Sea of Japan). *Biota i sreda zapovednykh territorii*, 2019, no. 2, pp. 66–87. (In Russ.).
5. Kosygin G.M., Tikhomirov E.A. Larhga seals (*Phoca largha* Pallas) of Peter the Great Bay. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 70, pp. 114–137. (In Russ.).
6. Kosygin G.M., Trukhin A.M., Burkanov V.N., Makhnyr A.I. Spotted seal's haul-outs on the shores of the Sea of Okhotsk, in *Nauchno-issledovatel'skie raboti po morskim mlekopitayushchim severnoi chasti Tikhogo okeana v 1984/85*. (Scientific research works on marine mammals of the North Pacific Ocean in 1984/85). Moscow: VNIRO, 1986, pp. 60–70. (In Russ.).
7. Kuzin A.E., Maminov M.K., Tikhomirov E A. Distribution and abundance of true seals on the Kuril Islands. *Izvestiya TINRO*, 1974, vol. 92, pp. 158–167. (In Russ.).
8. *Morskije mlekopitayushchie Rossiiskoi Arctiki i Dalnego Vostoka: atlas* (Marine mammals of the Russian Arctic and the Far East: atlas), S.E. Belikov, V.N. Burkanov, M.I. Varentsov et al. Moscow: Arctic science center, 2017. 311 p. (In Russ.).
9. Nevedomskaya I.A. Marine mammals of the Southern Kuril Islands and their protection. Dissertation of cand. Sci. (biol.). Vladivostok, 2007. 233 p. (In Russ.).
10. Nesterenko V.A., Katin I.O. *Largha (Phoca largha) v zalive Petra Velikogo* (The spotted seal (*Phoca largha*) in Peter the Great Bay). Vladivostok: Dal'nauka publ., 2014. 219 p. (In Russ.).
11. Trukhin A.M. *Rezultati issledovaniya largi v zalive Petra Velikogo v 1996* (The results of studies of spotted seals in the Peter the Great Bay in 1996). Archive of TINRO-centre, 1996, no. 22168, 25 p. (In Russ.).
12. Trukhin A.M. Spotted seal (*Phoca largha* Pall. 1811) in the Far Eastern Seas (distribution, biology, the prospects for commercial use). Dissertation of cand. Sci. (biol.). Vladivostok, 1999. 176 p. (In Russ.).
13. Trukhin A.M. Current abundance of spotted seal (*Phoca largha*) in Peter the Great Bay (Japan Sea): Unstable equilibrium or sustainable growth? *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 182, pp. 48–54. (In Russ.).
14. Trukhin A.M. Changes in the Breeding Range of Spotted Seals *Phoca largha* Pallas, 1811 (Carnivora: Pinnipedia) in the Western Sea of Japan: Causes and Effects. *Biologiya morya*, 2022, vol. 48, no. 2, pp. 101–107. DOI: 10.1134/S1063074022020109.
15. Trukhin A.M., Katin I.O. Spotted seal breeding in the Gulf of Peter the Great (the Sea of Japan), in *Rezultati issledovaniya morskikh mlekopitayushchih Dalnego Vostoka v 1991–2000* (Results of the Far East Marine Mammal Researches in 1991-2000). Moscow: VNIRO, 2001, pp. 176–186. (In Russ.).
16. Trukhin A.M., Kosygin G.M. Materials about distribution and abundance of largha seals in the Peter the Great Bay, in *Nauchno-issledovatel'skie raboti po morskim mlekopitayushchim severnoi chasti Tihogo okeana v 1986/87* (Scientific research on marine mammals of the North Pacific Ocean in 1986/87). Moscow: VNIRO, 1988, pp. 97–103. (In Russ.).
17. Shaughnessy P.D., Fay F.H. A review of the taxonomy and nomenclature of North Pacific Harbour seals. *Journal of Zoology*, 1977, vol. 182, pp. 385–419.
18. *Status Review of the Spotted Seal (Phoca largha)*. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-200, P.L. Boveng, J.L. Bengtson, T.W. Buckley et al. Seattle, 2009. 153 p.
19. Trukhin A.M. Spotted seal (*Phoca largha*) population increase in the Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Marine Mammal Science*, 2019, vol. 35, pp. 1183–1191.
20. Trukhin A.M., Mizuno A.W. Distribution and abundance of the largha seal (*Phoca largha* Pall.) on the coast of Primorye Region (Russia): a literature review and survey report. *Mammal Study*, 2002, vol. 27, no. 1, pp. 1–14. DOI: 10.3106/mammalstudy.27.1.

21. Trukhin A.M., Permyakov P.A., Ryazanov S.D., Lobanov V.B., Kim H.W., Choi Y.M., Sohn H. Migrations of young spotted seals (*Phoca largha*) from Peter the Great Bay, Sea of Japan/East Sea, and the pattern of their use of seasonal habitats. *PLoS ONE*, 2021, vol. 16, no. 1, p. e0244232. DOI: 10.1371/journal.pone.0244232.
22. Wang P.C. Distribution, ecology and resource conservation of the spotted seal in the Huanghai and Bohai seas. *Acta Oceanologica Sinica*, 1986, vol. 5, no. 1, pp. 126–133.

## POPULATION GROWTH AND REDISTRIBUTION OF REPRODUCTIVE BURDEN BETWEEN SPOTTED SEAL ROOKERIES IN PETER THE GREAT BAY

A.M. Trukhin

*The author analyzes the accounting results of spotted seal offspring number in the local population from the Peter the Great Bay (Sea of Japan). The annual growth in the number of spotted seal pups on reproductive rookeries of the Rimsky-Korsakov archipelago islands exceeds 1,000 individuals. On some islands, the density of mature seals during the breeding season has reached a biological optimum, and the offspring number has stabilized. It is observed a steady increase in the pups number on the Bolshoi Pelis and Stenin islands, later integrating in the population reproduction. The reproductive burden on these islands increases from year to year. A general increase in the seal population number for the last quarter of the century has led to the formation of new reproductive rookeries of spotted seals both in Peter the Great Bay and beyond. The study results can be used as a basis for the population long-term monitoring, contributing to its conservation as anthropogenic impact on seals and their habitat increases.*

**Keywords:** spotted seal, *Phoca largha*, abundance, reproductive range, Peter the Great Bay, Sea of Japan.

**Reference:** Trukhin A.M. Population growth and redistribution of reproductive burden between spotted seal rookeries in Peter the Great Bay. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 45–51. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-45-51.

*Поступила в редакцию 24.01.2023*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## ГЕОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 551.462(571.6)

### О ВЕРТИКАЛЬНОМ РОСТЕ ЗЕМНОЙ КОРЫ НА ОКРАИНЕ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ И ЗАТОПЛЕНИИ ЕЕ МИРОВЫМ ОКЕАНОМ 6 ТЫС. ЛЕТ НАЗАД

А.М. Жирнов

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,  
e-mail: zhanmich@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4538-9382>

*Актуальность исследования определяется необходимостью рассмотрения земной коры на окраине Восточной Азии, по вопросу происхождения которой существуют различные противоречивые суждения. Цель работы – охарактеризовать геологическое строение восточной окраины Азии, дополненное новыми данными. Для решения задачи привлечены многочисленные геологические данные и сейсмические разрезы территории, полученные в результате детальных исследований XX века, и новые данные. Установлено, что восточная окраина Азии имеет трехслойное континентальное строение. Активное вертикальное геологическое развитие ее состоялось в докембрии (4,5–1,7 млрд. лет назад), когда был создан древний кристаллический фундамент, частично в палеозое, и наиболее мощно – в мезозой-кайнозойское время, когда отдельные части территории претерпели несколько тектоно-магматических циклов. В неоген-четвертичное время произошла активизация вертикальных тектонических движений, вулканизма и сейсмичности. 6 тысяч лет назад значительные равнинные участки территории были покрыты морскими водами за счет повышения уровня Мирового океана, при образовании крупных грабенов в Арктике и на окраине Азии. Поэтому возник широкий мелководный шельф и отдельные глубоководные моря (3–7 км). Помимо хорошо установленных фактов в строении земной коры, существуют и весьма дискуссионные представления, с позиций тектоники плит и палеомагнетизма о перемещениях отдельных тектонических блоков и даже отдельных континентов с юга на север, на расстояние до 2 тысяч километров, и погружении океанической коры под окраину Азии.*

**Ключевые слова:** восточная окраина Азии, древний фундамент, кайнозойская активизация, глубокие грабены, мелководный шельф, дискуссионные представления.

**Образец цитирования:** Жирнов А.М. О вертикальном росте земной коры на окраине Восточной Азии и затоплении ее Мировым океаном 6 тыс. лет назад // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 52–64. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-52-64.

#### Постановка проблемы

Территория восточной окраины Азии, называемая часто зоной перехода от континента к океану или зоной сочленения континента с Тихим океаном, активно исследовалась геолого-геофизическими методами в XX веке и широко обсуждалась в научной печати [2, 4, 5, 33, 34, 36–40]. Интерес к ней не снизился и в новом столетии. Однако в последние годы, в связи с широким распространением в российской геологической печати представлений американской тектоники плит, многие установленные геолого-геофизические факты

оказались не замеченными либо заменялись новыми интерпретациями – моделями [8, 9, 16, 29, 30].

В данной работе приводятся многочисленные сейсмогеологические разрезы территории, полученные при детальных исследованиях в разные периоды времени и отражающие вертикальный характер тектонических дислокаций.

#### Материалы и методы исследования

Материалами работы послужили известные геолого-геофизические данные, а основным методом исследования стал синтез этих материалов.

## Результаты исследования

### Геологические и сейсмические данные о строении восточной окраины Азии

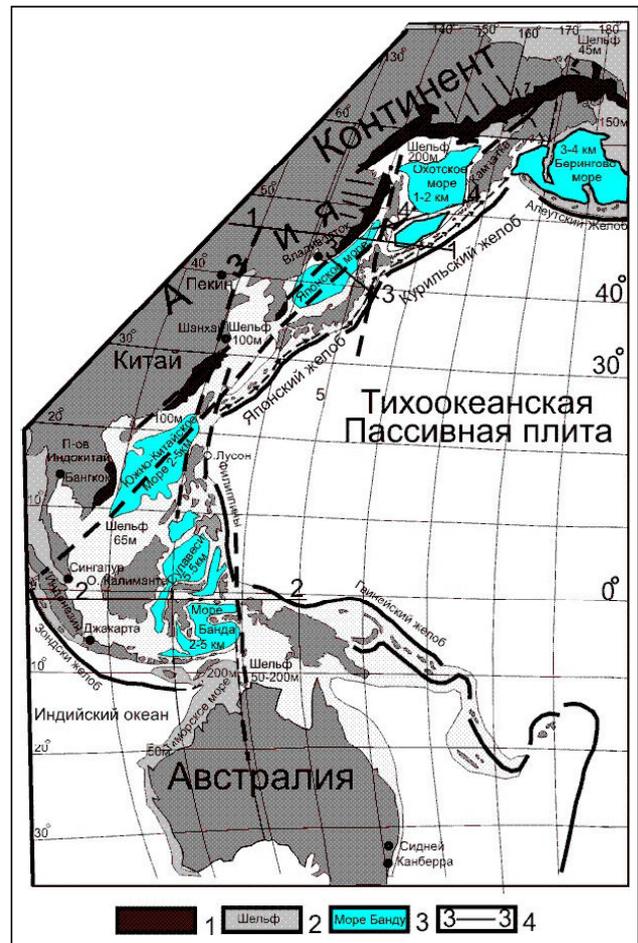
Геологическая природа зоны сочленения Азиатского материка и Тихого океана относится к числу основных тектонических проблем Восточной Азии [23]. Под зоной сочленения понимается территория между восточной границей Азиатского материка и глубоководным желобом на восточной границе Курильских и Японских островов с базальт-ультрабазитовым дном Тихого океана [4, 34]. Это территория широкого развития окраинных морей, островов и полуостровов (рис. 1).

Для территории характерно чрезвычайно длительное геологическое развитие – с докембрия, устойчивость пространственного положения в процессе полициклических геосинклинально-платформенных и тектоно-магматических процессов на одной и той же территории.

Важнейшую роль в установлении континентальной природы рассматриваемой окраины Азии сыграли трансрегиональные геофизические исследования. Они доказали трехчленное строение континентальной земной коры Северо-Американского и Азиатского континентов, с наличием характерного, присущего только континентам, архейского гранито-гнейсового слоя, образованного в архее [7, 37, 41]. Такое же трехслойное строение земной коры было установлено и для рассматриваемой территории как окраины Азиатского континента [14, 15, 34].

Однако в некоторых, редких, случаях гранито-гнейсовый слой на окраине континента не установлен. Как, например, в отдельных глубоких котловинах Охотского и Японского морей. Но подобные «окна» в трехчленном разрезе континентальной коры присущи и другим частям Азиатского континента – в Черном и Каспийском морях, а также на севере континента – в Центрально-Арктическом бассейне [38].

Таким образом, первой характерной особенностью восточной окраины Азии является присутствие в ее фундаменте древнего кристаллического фундамента, состоящего из двух слоев. Нижний слой представлен мощным (15–25 км) метабазальтовым (гранулито-базитовым) слоем, образованным в катархее, в интервале времени 4,4–4,0 млрд. лет назад. Второй слой, перекрывающий нижний, имеет гранито-гнейсовый состав, время образования его 4,0–1,7 млрд. лет назад. Мощность его так же велика – до 15–20 км. Оба этих слоя составляют характерную черту в строении континентов, отсутствующую в строении базальт-перидотитовой коры в дне современных океанов.



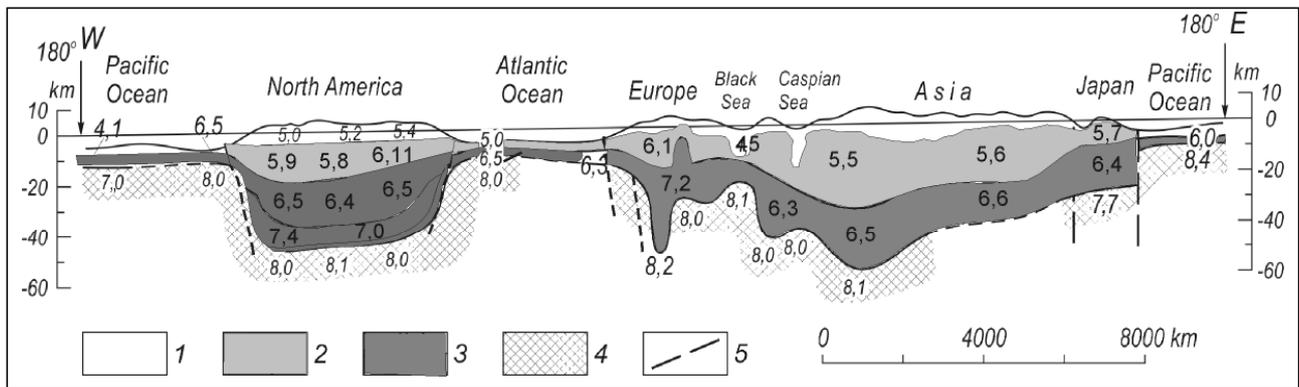
**Рис. 1. Схема положения восточной окраины Азии [3, 4, 12]:**

1 – Охотско-Чукотский вулканогенный пояс мелового возраста; 2 – мелководный шельф на окраине континента; 3 – глубоководные моря-грабены; 4 – линии планетарных сейсмических разрезов (1-1, 2-2) и окраинных разрезов (3-3, 4-4)

**Fig. 1. Diagram of the Asia eastern margin position [3, 4, 12]:**

1 – the Okhotsk-Chukchi Cretaceous age volcanic belt; 2 – a shallow shelf at the edge of the continent; 3 – deep-sea grabens; 4 – lines of planetary seismic sections (1-1, 2-2) and marginal sections (3-3, 4-4)

Второй примечательной особенностью в геологическом строении восточной окраины Азии является длительное полициклическое развитие этой территории в палеозой-кайнозойское время. Типовым регионом считаются японские острова Хоккайдо и Хонсю, где установлено с девона восемь циклов геосинклинального осадконакопления, сменяющихся инверсией, складкообразованием и орогенезом, с внедрением интрузивных тел гранитов и габбро-перидотитов [12, 34].

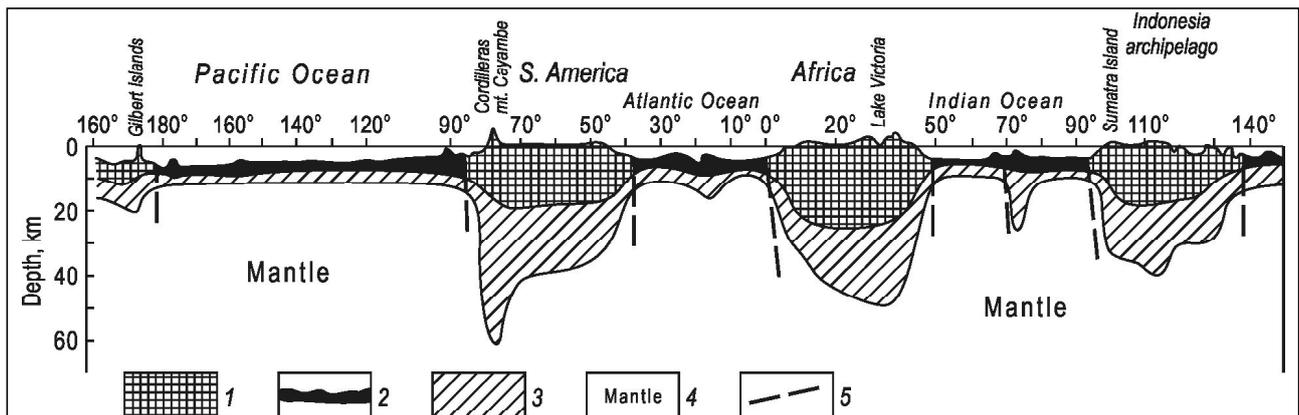


**Рис. 2. Планетарный сейсмический разрез земной коры северного полушария по линии 45° в.д. [41]:**

1 – осадочный слой; 2 – гранито-гнейсовый слой (AR); 3 – гранулит-базитовый слой (Hd); 4 – верхняя мантия; 5 – разломы [2, 17]

**Fig. 2. Planetary seismic section of the Earth's crust northern hemisphere, along the line 45° e.l. [41]:**

1 – sedimentary layer; 2 – granite-gneiss layer (AR); 3 – granulite-basite layer (Hd); 4 – upper mantle; 5 – faults [2, 17]



**Рис. 3. Планетарный сейсмический разрез земной коры по экватору [7]:**

1 – осадочный и гранито-гнейсовый слои; 2 – слой молодых базальтов (MZ-KZ) океанической коры; 3 – гранулит-базитовый слой (Hd); 4 – мантия; 5 – разломы

**Fig. 3. Planetary seismic section of the Earth's crust along the equator [7]:**

1 – sedimentary and granite-gneiss layers; 2 – layer of young basalts (MZ-KZ) of oceanic crust; 3 – granulite-basite layer (Hd); 4 – mantle; 5 – faults

Третьей особенностью территории является широкое развитие кайнозойских осадочных и вулканогенных пород, мощностью до 6–15 км, перекрывающих более древние отложения, активная современная сейсмичность и вулканизм. Именно это обстоятельство послужило основанием для отнесения всей этой территории к областям молодого альпийского тектоно-магматического этапа.

Например, в пределах Малой Курильской дуги молодой осадочный фундамент представлен верхнемеловыми осадочными породами, перекрытыми наземными эффузивами палеоген-плиоценового возраста. В пределах Большой Курильской дуги молодой фундамент представлен неогеновыми вулканогенно-осадочными породами мощностью 7 км, перекрытыми плиоцен-голоценовыми эф-

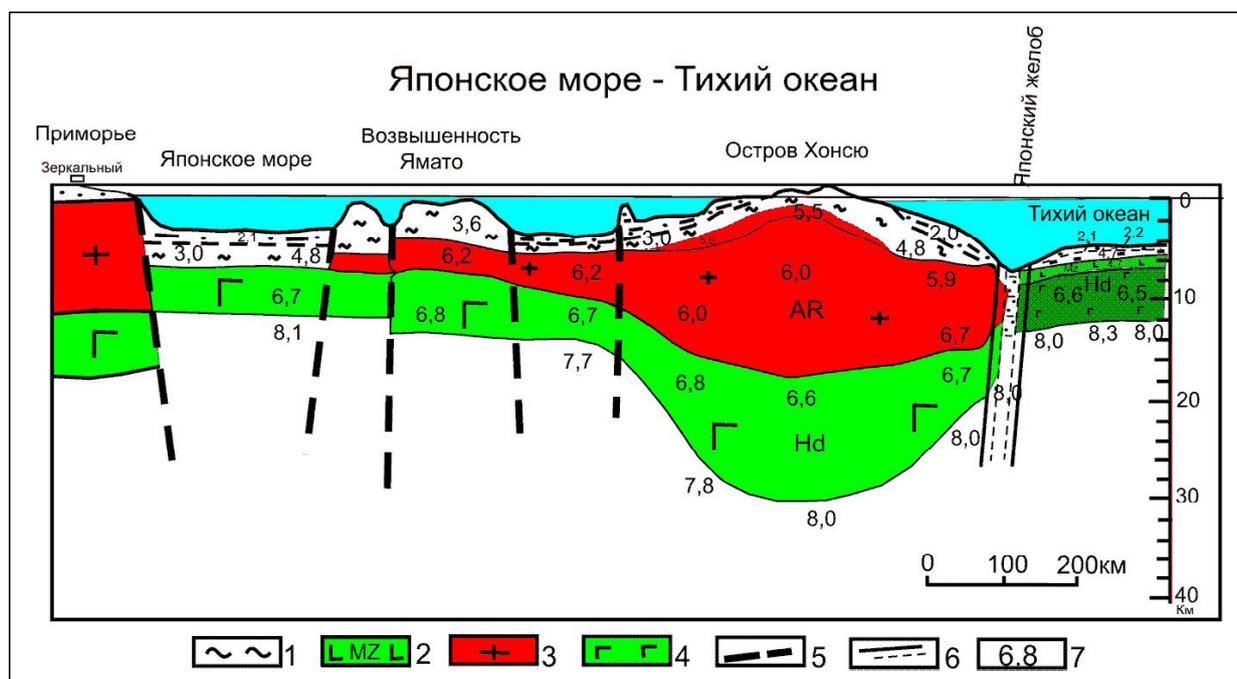
фузивами. Обе цепочки островов разделены продольным вертикальным разломом, относительно которого Большая Курильская дуга испытывает сейчас поднятие, а Малая цепочка островов – опускание [33, 34].

На Камчатке нижний осадочный комплекс пород представлен меловыми и мел-кайнозойскими породами мощностью 5–6 км (в Восточно-Камчатском синклинии – до 8 км), слагающими ряд продольных антиклинориев и синклинориев. В основании этих пород установлены палеозойские породы малкинской свиты мощностью 3 км, а на юге – крупный Срединно-Камчатский массив архейских метаморфитов [39]. Выступы архейских метаморфитов известны также на территории Японии – Хида и Абакума-Китаками [39].

Четвертой характерной отличительной чертой окраины континента является широкое разви-

тие здесь (более половины площади) окраинных морей (рис. 1). Именно это обстоятельство служило причиной противоречий в понимании геологической природы этой территории: одни исследователи относили эту территорию к континенту, другие – к Тихому океану. Но широкие батиметрические исследования в дне морей и океанов во второй половине XX в. решили и эту проблему. Оказалось, что более половины площадей окраинных морей представляет собой мелководный шельф, глубиной 50–100 м, местами до 200 м. И возник этот шельф, большей частью, в самое недавнее время – в голоцене, после поднятия уровня Мирового океана вследствие образования Центрально-Арктического грабена и грабенов на восточной окраине Азии [12, 40].

В частности, «зона перехода от материков Азии и Австралии к Тихому океану представ-



**Рис. 4. Геолого-сейсмический разрез земной коры по линии**

**Приморье – Японское море – о. Хонсю – Тихий океан [12, 33] (автором добавлен цвет):**

1 – мезозой-кайнозойские осадочные породы; 2 – базальтовый слой океанической коры в Тихом океане; 3 – гранито-гнейсовый слой архейского возраста; 4 – гранулит-базитовый слой катархейского возраста; 5 – крупные разломы; 6 – глубоководный желоб на границе континента с океанической корой Тихого океана; 7 – значения скорости продольных сейсмических волн в породах разной плотности и возраста

**Fig. 4. Geological and seismic section of the Earth's crust along**

**the Primorye – Sea of Japan – Honshu Island – Pacific Ocean line [12, 33] (color added by the author):**

1 – Mesozoic-Cenozoic sedimentary rocks; 2 – basalt layer of oceanic crust in the Pacific Ocean; 3 – granite-gneiss layer of Archean age; 4 – granulite-basite layer of Catharchean age; 5 – large faults; 6 – deep-water trough on the border of the continent with the oceanic crust of the Pacific Ocean; 7 – velocity values of longitudinal seismic waves in rocks of different densities and ages

ляет собой затопленные восточные части этих материков с земной корой существенно континентального типа, в пределах которой в разные этапы кайнозоя сформировались неоплатформы, островные дуги и глубоководные желоба. Как морфоструктуры в современном виде последние оформились в недавнее время, вероятно, в плиоцен-квартере» [40, с. 14]. Об этом свидетельствуют находки плиоценовых пляжевых галек на банке Ямато Японского моря, ареалы распространения пресноводных рыб и фораминифер в Охотском море, разветвленная послеледниковая речная сеть на обширном шельфе Южно-Китайского моря, находки в Японии ископаемых остатков мамонтов (аналогичных азиатским) [40].

Геофизические исследования второй половины XX в. в пределах восточной окраины Азии подтвердили континентальную природу этой территории (рис. 2–5).

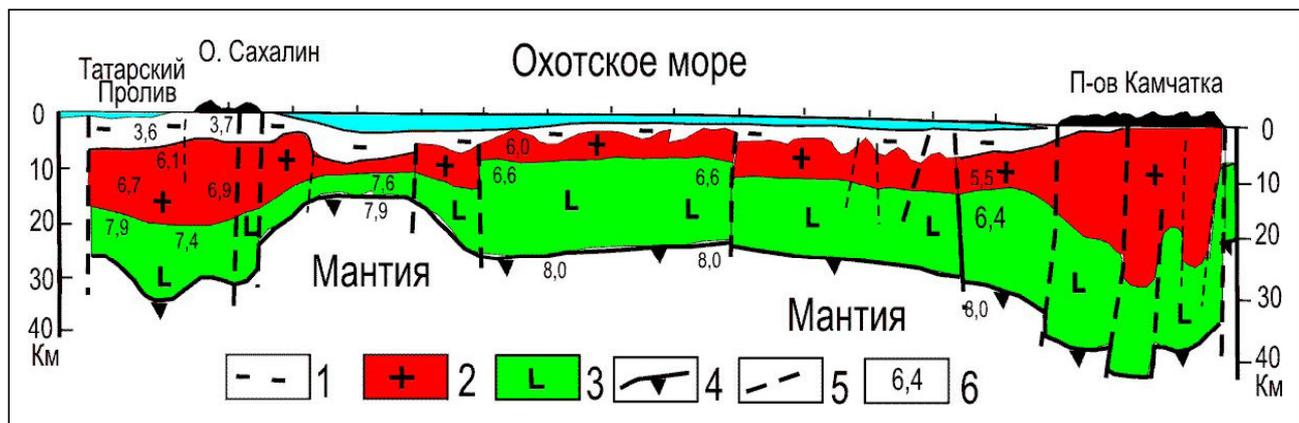
В конце XX в. была доказана сейсмическим методом и континентальная природа земной коры в дне Северного Ледовитого океана. В связи с повышенной газоносностью и нефтеносностью арктического шельфа, на территории Арктики были проведены огромные объемы подводного бурения и сейсмических исследований – исследовано 150 сейсмических разрезов общей протяженностью 90 тыс. км. Главный вывод проделанной работы: «Евразийская и Северо-Американская континен-

тальные окраины – это единый ансамбль континентальных геологических структур с общей историей геологического развития. Деление этого ансамбля на шельфовую и глубоководную части произошло в результате неотектонического погружения центральной части Арктического бассейна [18, с. 12].

Из приведенных разрезов видно, что континенты Земли изначально формировались в глубоких впадинах перидотитовой мантии Земли и нарастали только вверх, в течение всей геологической истории планеты [10, 12].

Положение восточной части Курило-Камчатской островной дуги непосредственно близ границы континент – дно Тихого океана с древнейшего времени – с архея обусловило многократную тектоническую подвижность этой приграничной полосы. С девона по настоящее время здесь неоднократно происходили циклические движения земной коры в геодинамическом режиме вертикальных нисходяще-восходящих тектонических движений, с формированием осадочных бассейнов и последующих складчатых структур (рис. 6).

Это обусловило неоднократные тектонические подвижки по граничным разломам. Особенно контрастные и неоднократные тектонические движения разного знака проявлялись в неоген-четвертичное время. Курильские острова, например, трижды погружались под уровень моря и трижды

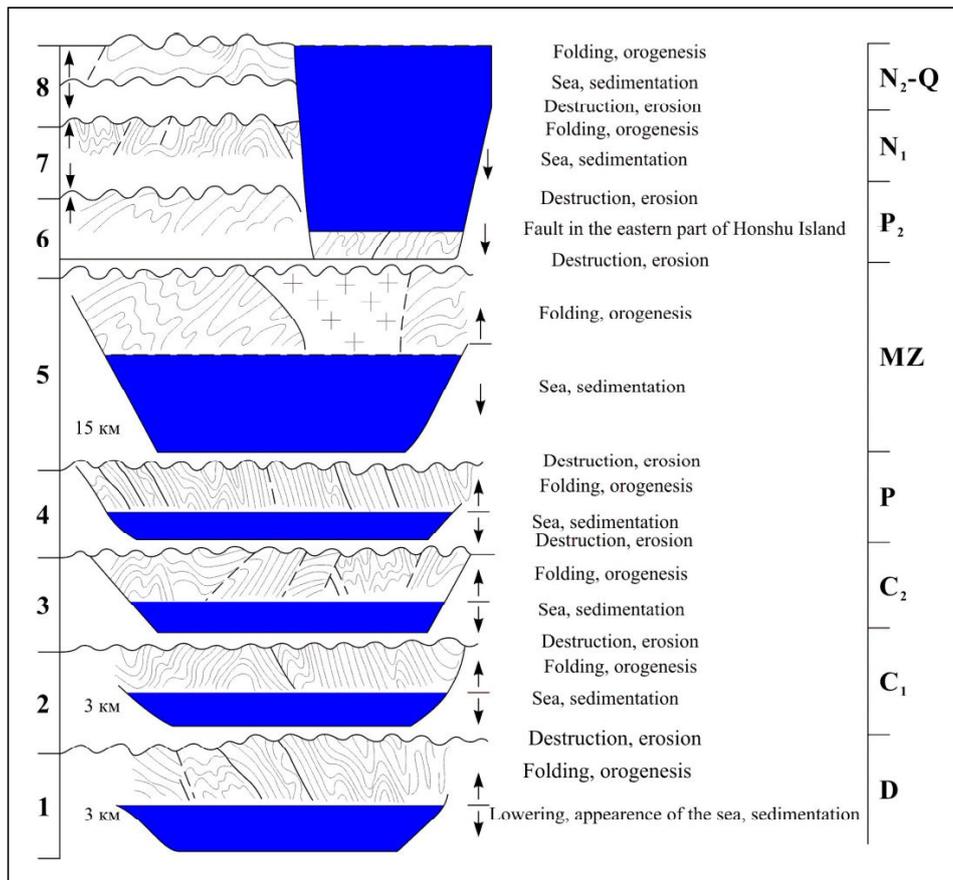


**Рис. 5. Сейсмологический разрез по линии Татарский пролив – Сахалин – Охотское море – Южная Камчатка [16] (автором добавлен цвет):**

1 – осадочный слой; 2 – гранитно-метаморфический слой; 3 – гранулитно-базитовый слой; 4 – граница Мохо; 5 – разломы; 6 – значения скорости продольных сейсмических волн

**Fig. 5. Seismological section along the line Tatar Strait – Sakhalin – Sea of Okhotsk – Southern Kamchatka [16] (color added by the author):**

1 – sedimentary layer; 2 – granite-metamorphic layer; 3 – granulite-basite layer; 4 – Moho boundary; 5 – faults; 6 – velocity values of longitudinal seismic waves



**Рис. 6. Формирование острова Хонсю в течение восьми тектоно-седиментационных циклов, с девона по неоген [6, 12]**

**Fig. 6. Formation of Honshu Island during eight tectonic-sedimentation cycles, from Devonian to Neogene [6, 12]**

вновь воздымались в виде крупных горстов [4]. При этом их краевые части последовательно обрушались по сбросам, вследствие чего современная ширина островов уменьшилась вдвое и более относительно первоначальной ширины.

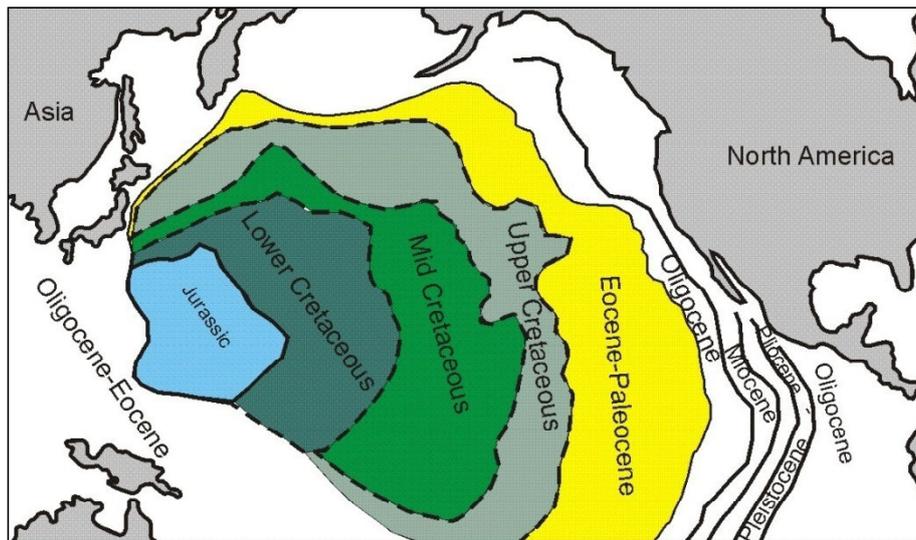
**Затопление окраины Восточной Азии  
Мировым океаном 6 тыс. лет назад**

Как известно, Мировой океан начал формироваться в меловом периоде (130–65 млн. лет назад), вначале – в отдельных грабенах территорий Атлантики и современного Индийского океана, к концу мела – в многочисленных грабенах, с параллельным изливанием больших потоков базальтовой магмы. И лишь в кайнозой установились современные Атлантический и Индийский океаны [28]. На территории современного Тихого океана первый водный бассейн начал формироваться еще в юрское время – на небольшой площади близ Японии, а затем последовательно, на протяжении мела и кайнозоя, обрушались крупные полосы к востоку – до Американского континента (рис. 7) [2].

Таким образом, Мировой океан был сформирован почти полностью к концу кайнозоя. В начале голоцена климат в Арктике был теплый и там росли лиственные леса, бродили стада крупных животных и были поселения людей [21, 22]. Но в середине голоцена (6 тыс. лет назад), после активного вулканизма в первой половине голоцена (Арктика, Камчатка и др.), состоялась последняя стадия образования грабенов Мирового океана.

Центрально-Арктический глубокий грабен (5 км), возникший вдоль прямолинейных субвертикальных разломов, стал наиболее крупным грабеном в это время [12]. Вблизи него возникли Гренландский и Норвежский грабены, а также появилась серия грабенов в пределах окраинных морей Восточной Азии, между Азией и Австралией (рис. 1), и в других местах [4, 33].

Обрушение участков суши, с образованием грабенов, сопровождалось поступлением в грабены огромного количества глубинной эндогенной воды [28, 35]. Возникшие Центрально-Арктиче-



**Рис. 7. Схема последовательного формирования Тихого океана, за счет обрушения полукольцевых фрагментов первичной перidotитовой коры и заполнения их водой, в мезозое–кайнозое [2, 42]**

**Fig. 7. Scheme of the Pacific Ocean sequential formation, due to the collapse of primary peridotite crust semi-ring fragments and filling them with water, in the Mesozoic–Cenozoic [2, 42]**

ский, Гренландский и Норвежский глубокие грабены быстро наполнились водой, тем самым единый прежде мегаконтинент был разделен на два обособленных географических материка – Американский и Евразийско-Африканский [18]. Но вода была теплой, на несколько градусов теплее современной воды [22].

В результате подъема огромного количества воды началось быстрое затопление обширных равнин Арктики и Индонезийского архипелага и других окраин континентов. Уровень воды в Мировом океане поднялся на 120 м [12, 20, 21].

Это событие произошло, по разным данным [1, 22, 28], около 6 тыс. лет назад и сохранилось в памяти народов многих стран как «великий потоп». Тогда погибло много миллионов людей [20].

Великий французский ученый-палеонтолог Ж. Кювье рассматривал «великий потоп» как последнюю крупнейшую катастрофу Земли, которая произошла не ранее 6 тыс. лет назад и стала причиной гибели людей многих стран [20]. Этот вывод обосновывается и в современных исследованиях [24, 26]. В частности, много городов и поселений того времени обнаружены вблизи берегов Средиземного и Черного морей, на глубинах 20 м и более [20].

Около 4 тыс. лет назад в Арктике наступило новое похолодание [22]. Арктический океан покрылся круглогодичным льдом и стал называться в России Северным Ледовитым океаном.

#### **Дискуссионные гипотезы строения земной коры окраины Восточной Азии**

Около пятидесяти лет назад американские геофизики-сейсмологи предложили новую гипотезу – «тектонику плит», созданную на основе данных по геологии дна океанов. Сущность ее составляют несколько предположений. В частности: **«предположим, что крупные блоки поверхности Земли испытывают перемещение и что преобразование этих блоков происходит только вдоль их границ, т.е. на гребнях срединно-океанических хребтов.... предполагается** (выделено автором), **что движение происходит перпендикулярно оси хребта и симметрично относительно ее.... предполагается, что Евразия, с одной стороны, и Гренландия и Америка – с другой, движутся как жесткие плиты... Новейшие, большей частью еще не опубликованные, данные указывают на то, что эта система претерпевает активный спрединг со скоростью около 1 см/год»** [24, с. 94, 95, 103].

Эти предположения основаны на другой гипотезе – о свободной конвекции вещества в мантии Земли, поступлении вещества в гребни срединно-океанических хребтов и раздвижении их в стороны на тысячи километров – до краев континентов, под которые океанические плиты подныривают и погружаются глубоко в мантию Земли. При этом геологические знания, достигнутые в мире за предшествующие полтора века, были проигнорированы так же, как и новые противоречащие факты,

полученные учеными в последующее время.

В настоящее время это суждение пользуется широкой популярностью. Например, многие исследователи предполагают, что отдельные тектонические блоки (так называемые «террейны») могут переместиться из южного полушария в северное полушарие Земли и присоединиться, в частности, к Сихотэ-Алинской окраине Дальнего Востока [8, 9].

Эту гипотезу активно поддерживают и некоторые геофизики, показывая на основе решения обратной гравиметрической задачи погружение различных океанических блоков пород под восточную окраину Азии, на глубине 40–150 км [29, 30 и др.], хотя и делают оговорку, что этот метод имеет определенную неоднозначность решения [31]. Однако обратная гравиметрическая задача вообще не имеет однозначного решения, а глубина 40–150 км недоступна для применения гравиметрического метода [10, 19, 23].

Другие исследователи активно разрабатывают представления о вихревых структурах [16].

#### **Обсуждение**

Приведенные фактические материалы по геологическому строению и тектонике восточной окраины Азии, на границе с базальт-ультрабазитовой корой в дне Тихого океана, достаточно убедительно свидетельствуют о длительной геологической эволюции этой территории на одном месте, в плане. Многочисленные разновременные тектонические движения на территории совершались лишь в геодинамическом режиме вертикальных нисходяще-восходящих тектонических движений. Это приводило к многократному формированию осадочных бассейнов, последующей складчатости горных пород, орогенезу, магматизму и тектоническим движениям сбросо-взбросового типа. Соответственно, неоднократно формировались грабено-горстовые структуры [6, 13, 32].

Что касается плейт-тектонической гипотезы, то в СССР она не имела успеха. Советские академики (Ю.А. Косыгин, В.И. Смирнов, А.Д. Щеглов) и многие крупные геологи-тектонисты (В.В. Белоусов, Г.И. Власов, М.В. Муратов, В.Т. Фролов и др.) считали ее необоснованной: *«насколько глубоко можно увязнуть в дебрях досужих вымыслов... тектоники плит, которая является только гипотезой»* [23, с. 410]. Обоснованная критика главных положений плейт-тектоники продолжается непрерывно, в течение всего времени ее существования [4, 12, 17, 23, 27].

Равным образом дискуссионными являются и активные публикации о перемещениях конти-

нентов на основе данных палеомагнетизма, предположительно связанных с положением географического полюса Земли. Однако, за последние 400 лет регулярных наблюдений за движением магнитного полюса Земли установлено, что он постоянно перемещается на большие расстояния – до 1000 км и более от географического полюса Земли, причем в разные стороны. Таким образом, нет никакой корреляции движений магнитного полюса с положением географического полюса и Земли в целом, остающихся в это время неподвижными. Проблемы магнетизма Земли, а палеомагнетизма тем более, пока наукой не решены [12, 23].

Закончить обсуждение изложенного материала целесообразно словами академика Ю.А. Косыгина: *«научные достижения прошлого в геологии являются фундаментом современных и будущих геологических знаний»* [23, с. 380].

#### **Заключение**

Изложенные в статье новые фактические материалы по геологическому строению и тектонике восточной континентальной окраины Азии, на границе с базальт-ультрабазитовой корой в дне Тихого океана, достаточно убедительно свидетельствуют о длительной геологической эволюции этой территории, начиная с катархея (4,45–4,0 млрд. лет назад), на одном месте, в плане. Многочисленные разновременные тектонические движения на территории совершались лишь в геодинамическом режиме вертикальных нисходяще-восходящих тектонических движений. Это приводило к многократному формированию осадочных бассейнов, последующей складчатости горных пород, орогенезу, магматизму и тектоническим движениям сбросо-взбросового типа. Соответственно, неоднократно формировались грабено-горстовые структуры.

В середине голоцена (6 тыс. лет назад), после активного вулканизма на территориях Арктики, Камчатки и в других местах, нарушилось геостатическое равновесие земной коры в Арктике и произошли крупные и глубокие обрушения земной коры (на 3–7 км), с одновременным поступлением огромного количества эндогенной воды [28, 35]. Это была последняя стадия формирования Мирового океана в мезозое-кайнозое [24, 26].

В результате возникла серия глубоководных грабенов-морей в Арктике и на восточной окраине Азии. Уровень Мирового океана повысился на 100–120 м и равнинные территории по окраинам континентов были затоплены. Поэтому образовались мелководные шельфы, особенно широкие в Арктике и в пределах Индонезийского архипелага.

Это время осталось в памяти человечества как «великий потоп», когда погибло много миллионов людей. В частности, много городов и поселений того времени обнаружены вблизи берегов Средиземного и Черного морей, на глубинах 20 м и более [20, 21].

*Автор благодарен рецензенту за ряд полезных замечаний, учтенных при доработке статьи.*

**Работа выполнена в соответствии с темой научных исследований, утвержденной государственным заданием Министерства науки и высшего образования: «Изучение геологического строения и моделирование глубинных структур земной коры и верхней мантии Восточной Азии и оценка современного состояния и динамики геосистем (2021-2023)» (№ гос. регистрации 0234-2021-0006).**

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Базанова Л.И., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В. и др. Вулканические катастрофы позднего плейстоцена–голоцена на Камчатке и Курильских островах. Часть 1. Типы и классы катастрофических извержений – главных компонентов вулканического катастрофизма // Вулканология и сейсмология. 2016. № 3. С. 3–21.
2. Белоусов В.В. Основы геотектоники. М.: Недра, 1989. 382 с.
3. Болдовский Н.В. Структурно-геологические условия формирования и распространения подземных вод в Восточно-Азиатском вулканическом поясе // Тихоокеанская геология. 2002. Т. 21, № 4. С. 103–121.
4. Васильев Б.И. Геологическое строение и происхождение Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2009. 560 с.
5. Воейкова О.А. Неотектоника и активные разломы Сахалина / О.А. Воейкова, С.А. Несмеянов, Л.И. Серебрякова. М.: Наука, 2007. 186 с.
6. Гаврилов А.А. Структурные элементы впадины Японского моря и прилегающей континентальной островной суши по данным космогеологических исследований // Исследование Земли из космоса. 2020. № 4. С. 27–24.
7. Деменицкая Р.М. Кора и мантия Земли. М.: Недра, 1975. 256 с.
8. Диденко А.Н. Анализ мезозойско-кайнозойских палеомагнитных полюсов и траектория кажущейся миграции полюса Сибири // Физика Земли. 2015. № 5. С. 65–79.
9. Диденко А.Н., Ханчук А.И. Смена геодинамических обстановок в зоне перехода Евразия–Тихий океан в конце раннего мела // Доклады РАН. 2019. Т. 487, № 4. С. 56–59.
10. Жирнов А.М. О вертикальном росте материков в глубоких впадинах перидотитовой мантии Земли // Литосфера. 2020. Т. 20, № 5. С. 727–745. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-5-727-745.
11. Жирнов А.М. О недостоверности специфического гравиметрического метода для исследования литосферы // Вопросы теории и практики геологической интерпретации геофизических полей: материалы 48-й сессии Международного научного семинара им. Д.Г. Успенского – В.Н. Страхова: сборник научных трудов. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 119–124.
12. Жирнов А.М. Северный трех-лучевой неподвижный мегаконтинент Земли: открытие XXI века. Владивосток: Дальнаука, 2017. 228 с.
13. Забродин В.Ю. Взаимодействие Центрально-Азиатского и Тихоокеанского подвижных поясов в позднем триасе-юрe на территории Нижнего Приамурья (Дальний Восток) // Региональная геология и металлогения. 2021. № 87. С. 17–27. DOI: 10.52349/0869-7892\_2021\_87\_17-27.
14. Злобин Т.К., Поплавская Л.Н., Полец А.Ю. О возможности реконструкции реальной динамики земной коры на примере южных районов Сахалина и Курильских островов // Доклады академии наук. 2009. Т. 427, № 6. С. 829–831.
15. Злобин Т.К., Сафонов Д.А., Злобина Л.М. Очаги землетрясений и глубинное строение земной коры и верхней мантии по профилю Южный Сахалин–Охотское море–Камчатка // Тихоокеанская геология. 2007. Т. 26, № 3. С. 46–55.
16. Изосов Л.А., Мельничко Ю.И., Чупрынин В.И. и др. Особенности тектонической эволюции Западно-Тихоокеанского региона: формирование литосферных вихрей // Региональные проблемы. 2021. Т. 24, № 1. С. 10–25.
17. Караулов В.Б. Наука геология и тектоника плит. М.: ЛЕНАНД, 2019. 200 с.
18. Кашубин С.Н., Петров О.В., Андросов Е.А., Морозов Е.А., Каминский В.Д., Поселов В.А. Карта мощности земной коры Циркумполярной Арктики // Региональная геология и металлогения. 2011. № 46. С. 5–13.
19. Кобрунов А.И. Критерии оптимальности и свойства решений обратных задач // Геофизический журнал. 2008. Т. 30, № 3. С. 75–86.
20. Кондратов А.М. Великий потоп: мифы и реальность. Л.: Гидрометеоздат, 1982. 151 с.

21. Кондратов А.М. Следы на шельфе. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 152 с.
22. Короновский Н.В. Геология / Н.В. Короновский, Н.А. Ясаманов. М.: Академия, 2014. 448 с.
23. Косыгин Ю.А. Тектоника. М.: Наука, 1988. 462 с.
24. Крапивнер Р.Б. Последняя планетарная трансгрессия Мирового океана: гляциоэвстазия или тектоника? // Геотектоника. 2020. № 4. С. 27–44. DOI: 10.31857/S0016853X20040050.
25. Ле Пишон Кс. Спрединг океанического дна и дрейф континентов // Новая глобальная тектоника. М.: Мир, 1974. С. 93–133.
26. Николаева С.Б., Лаврова Н.Б., Денисов Д.Б. Катастрофическое событие голоцена в донных отложениях Кольского региона (Северо-Восток Скандинавского щита) // Доклады РАН. 2017. Т. 473, № 1. С. 88–92. DOI: 10.7868/S0869565217070209.
27. Основы геологии / В.А. Ермолов, Л.Н. Ларищев, В.В. Мисейкин. М.: Изд-во Моск. горн. ун-та, 2008. 598 с.
28. Палеоокеанология Атлантического океана / Е.М. Емельянов, Е.М. Тримонис, Г.С. Харин. Л.: Недра, 1989. 247 с.
29. Петрищевский А.М. Земная кора и верхняя мантия в области сочленения Центрально-Азиатского и Тихоокеанского складчатых поясов // Тихоокеанская геология. 2021. Т. 40, № 5. С. 16–32. DOI: 10.30911/0207-4028-2021-40-5-16-32.
30. Петрищевский А.М. Связь теплового потока с зонами реологического разуплотнения в верхней мантии Восточной окраины Азии // Региональные проблемы. 2021. Т. 24, № 4. С. 35–49. DOI: 10.31433/2618-9593-2021-24-4-35-49.
31. Петрищевский А.М. Три образа мышления и три подхода к интерпретации гравитационных аномалий // Региональные проблемы. 2014. Т. 17, № 2. С. 5–17.
32. Прокудин В.Г., Съедин В.Т., Валитов М.Г., Медведев С.Н. Центральная котловина Японского моря: история изучения и тектоника // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. 2018. № 4, вып. 40. С. 82–104. DOI: 10.31431/1816-5524-2018-4-40-82-104.
33. Родников А.Г. Островные дуги западной части Тихого океана. М.: Наука, 1979. 157 с.
34. Строение земной коры и верхней мантии в зоне перехода от Азиатского континента к Тихому океану / Г.С. Гнибиденко, Ю.А. Косыгин, К.Ф. Сергеев и др. Новосибирск. Наука, 1976. 367 с.
35. Сывороткин В.А. Глубинная дегазация земли и глобальные катастрофы. М.: Геоинформцентр, 2002. 250 с.
36. Сычев П.М., Захаров В.К., Семакин В.П. Вертикальные движения и структурообразование в пределах островных систем Северо-Востока Азии // Тихоокеанская геология. 1984. №. 4. С. 15–28.
37. Тектоника континентальных окраин северо-запада Тихого океана. М.: Наука, 1980. 285 с.
38. Хаин В.Е. Общая геотектоника. М.: Недра, 1964. 479 с.
39. Ханчук А.И. Геология и происхождение Срединнокамчатского кристаллического массива // Тихоокеанская геология. 1983. № 4. С. 45–53.
40. Шило Н.А., Туезов И.К. Тектоника и геологическая природа Азиатско-Тихоокеанской зоны перехода // Тихоокеанская геология. 1985. № 3. С. 3–15.
41. Closs H., Behnke Cl. Progress in the use of seismic methods in the exploration of the Earth's crust // International Geology Review. 1963. Vol. 5, N 8. P. 945–956.
42. Fischer A.G., Hessen B. C. et al. Geological history of the Western – North Pacific. Science. 1970. Vol. 168. P. 1210–1214.

REFERENCES:

1. Bazanova L.I., Melekestsev I.V., Ponomareva V.V. et al. Late Pleistocene and Holocene Volcanic Catastrophes in Kamchatka and in the Kuril Islands. Part 1. Types and Classes of Catastrophic Eruptions as the Leading Components of Volcanic Catastrophism. *Vulkanologiya i seismologiya*, 2016, no. 3, pp. 3–21. (In Russ.).
2. Belousov V.V. *Osnovy geotektoniki* (Fundamentals of geotectonics). Moscow: Nedra Publ., 1989. 382 p. (In Russ.).
3. Boldovskiy N.V. The Structural and Geological Conditions of Formation and Distribution of Underground Waters in the East Asian Volcanic Belt. *Tikhookeanskaya geologiya*, 2002, vol. 21, no. 4, pp. 103–121. (In Russ.).
4. Vasil'ev B.I. *Geologicheskoe stroenie i proiskhozhdenie Tikhogo okeana* (Geological structure and origin of the Pacific ocean). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2009. 560 p. (In Russ.).
5. Voeikova O.A. *Neotektonika i aktivnye razlomy Sakhalina*, O.A. Voeikova, S.A. Nesmeyanov, L.I. Serebryakova (Neotectonics and active fractures of Sakhalin). Moscow: Nauka Publ., 2007. 186 p. (In Russ.).

6. Gavrilov A.A. Structural Elements of the Sea of Japan Basin and Adjacent Continental and Island Dryland According to Space Geological Data Investigations. *Issledovanie Zemli iz kosmosa*, 2020, no. 4, pp. 27–24. (In Russ.).
7. Demenitskaya R.M. *Kora i mantiya Zemli* (Crust and mantle of the Earth). Moscow: Nedra Publ., 1975. 256 p. (In Russ.).
8. Didenko A.N. Analysis of Mesozoic-Cenozoic paleomagnetic poles and the trajectory of apparent migration of the pole of Siberia. *Fizika Zemli*, 2015, no. 5, pp. 65–79. (In Russ.).
9. Didenko A.N., Khanchuk A.I. Change of Geodynamic Settings in the Eurasia – Pacific Transition Zone in the Late Early Cretaceous. *Doklady RAN*, 2019, vol. 487, no. 4, pp. 56–59. (In Russ.).
10. Zhirnov A.M. On the vertical growth of continents in deep depressions of the Earth's peridotite mantle. *Litosfera*, 2020, vol. 20, no. 5, pp. 727–745. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-5-727-745 (In Russ.).
11. Zhirnov A.M. On the unreliability of a specific gravimetric method for studying the lithosphere, in *Voprosy teorii i praktiki geologicheskoi interpretatsii geofizicheskikh polei: materialy 48-i sessii Mezhdunarodnogo nauchnogo seminara im. D.G. Uspenskogo – V.N. Strakhova: sbornik nauchnykh trudov* (Questions of theory and practice of geological interpretation of geophysical fields: materials of the 48th session of the D.G. Uspensky – V.N. Strakhov International Scientific Seminar: collection of scientific papers. Saint-Petersburg: VSEGEI, 2022, pp. 119–124. (In Russ.).
12. Zhirnov A.M. *Severnyi trekh-luchevoi nepodvizhnyi megakontinent Zemli: otkrytie XXI veka* (The Northern three-ray stationary megacontinent of the Earth: the discovery of the XXI century). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2017. 228 p. (In Russ.).
13. Zabrodin V.Yu. Interaction of the Central Asian and Pacific Mobile Belts in the Late Triassic-Jurassic in Lower Priamurye (Russian Far East). *Regional'naya geologiya i metallogeniya*, 2021, no. 87, pp. 17–27. DOI: 10.52349/0869-7892\_2021\_87\_17-27 (In Russ.).
14. Zlobin T.K., Poplavskaya L.N., Polets A.Yu. Possibility of the Reconstruction of the Real Dynamics of the Earth's Crust (The Example of the Southern Regions of Sakhalin and Kuril Islands). *Doklady akademii nauk*, 2009, vol. 427, no. 6, pp. 829–831. (In Russ.).
15. Zlobin T.K., Safonov D.A., Zlobina L.M. The Earthquake Foci and Deep Structure of the Earth's Crust and Upper Mantle Along the Southern Sakhalin-Sea of Okhotsk-Kamchatka Profile. *Tikhookeanskaya geologiya*, 2007, vol. 26, no. 3, pp. 46–55. (In Russ.).
16. Izosov L.A., Melnichenko Yu.I., Chuprynin V.I. et al. Tectonic Evolution of the West-Pacific Region: Formation of Lithospheric Vortexes. *Regional'nye problemy*, 2021, vol. 24, no. 1, pp. 10–25. (In Russ.).
17. Karaulov V.B. *Nauka geologiya i tektonika plit* (Science Geology and tectonics shallow). Moscow: LENAND Publ., 2019. 200 p. (In Russ.).
18. Kashubin S.N., Petrov O.V., Androsov E.A., Morozov E.A., Kaminsky V.D., Poselov V.A. Map of the thickness of the Earth's crust of the Circumpolar Arctic. *Regional'naya geologiya i metallogeniya*, 2011, no. 46, pp. 5–13. (In Russ.).
19. Kobrunov A.I. Optimality criteria and properties of solutions to inverse problems. *Geofizicheskii zhurnal*, 2008, vol. 30, no. 3, pp. 7–86. (In Russ.).
20. Kondratov A.M. *Velikii potop: mify i real'nost'* (The Great Flood: myths and reality). Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1982. 151 p. (In Russ.).
21. Kondratov A.M. *Sledy na shel'fe* (Traces on the shelf). Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1981. 152 p. (In Russ.).
22. Koronovskii N.V. *Geologiya*, N.V. Koronovskii, N.A. Yasamanov (Geology). Moscow: Akademiya Publ., 2014. 448 p. (In Russ.).
23. Kosygin Yu.A. *Tektonika* (Tectonics). Moscow: Nauka Publ., 1988. 462 p. (In Russ.).
24. Krapivner R.B. The Last Global Transgression of the World Ocean: Glacio-Eustasy or Tectonics? *Geotektonika*, 2020, no. 4, pp. 27–44. DOI: 10.31857/S0016853X20040050.
25. Le Pichon C. Spreading of the ocean floor and continental drift, in *Novaya global'naya tektonika* (New global tectonics). Moscow: Mir Publ., 1974, pp. 93–133. (In Russ.).
26. Nikolaeva S.B., Lavrova N.B., Denisov D.B. Catastrophic Holocene event in the bottom sediments of the Kola region (Northeast of the Scandinavian Shield). *Doklady Rossiiskoi Akademii Nauk*, 2017, vol. 473, no. 1, pp. 88–92. DOI: 10.7868/S0869565217070209 (In Russ.).
27. *Osnovy geologii*, V.A. Ermolov, L.N. Larichev, V.V. Miseikin (Fundamentals of Geology). Moscow: Moscow Publishing House. gorn. un-ta, 2008. 598 p.
28. *Paleookeanologiya Atlanticheskogo okeana*, E.M. Emel'yanov, E.M. Trimonis, G.S. Kharin

- (Paleoceanology of the Atlantic Ocean). Leningrad: Nedra Publ., 1989. 247 p. (In Russ.).
29. Petrishchevsky A.M. The Earth's crust and upper mantle in the area of articulation of the Central Asian and Pacific folded belts. *Tikhookeanskaya geologiya*, 2021, vol. 40, no. 5, pp. 1–32. DOI: 10.30911/0207-4028-2021-40-5-16-32 (In Russ.).
  30. Petrishchevsky A.M. Connection of heat flow with zones of rheological decompression in the upper mantle of the Eastern margin of Asia. *Regional'nye problemy*, 2021, vol. 24, no. 4, pp. 35–49. DOI: 10.31433/2618-9593-2021-24-4-35-49 (In Russ.).
  31. Petrishchevsky A.M. Three ways of thinking and three approaches to the interpretation of gravitational anomalies. *Regional'nye problemy*, 2014, vol. 17, no. 2, pp. 5–17. (In Russ.).
  32. Prokudin V.G., Syedin V.T., Valitov M.G., Medvedev S.N. Central basin of the Sea of Japan: history of study and tectonics. *Vestnik KRAUNTS. Nauki o Zemle*, 2018, no. 4, is. 40, pp. 82–104. DOI: 10.31431/1816-5524-2018-4-40-82-104 (In Russ.).
  33. Rodnikov A.G. *Ostrovnyye dugi zapada Tikhogo okeana* (Island arcs of the Western Pacific Ocean). Moscow: Nauka Publ., 1979. 157 p. (In Russ.).
  34. *Stroenie zemnoi kory v zone perekhoda ot Aziatskogo kontinenta k Tikhomy okeany* (The structure of the Earth's crust and upper mantle in the transition zone from the Asian continent to the Pacific Ocean), G.S. Gnibidenko, Yu.A. Kosygin, K.F. Sergeev, et al. Novosibirsk: Nauka Publ., 1976. 367. p. (In Russ.).
  35. Syvorotkin V.A. *Glubinnaya degazatsiya Zemli i global'nye katastrofy* (Deep degassing of the earth and global catastrophes). Moscow: Geoinformtsentr Publ., 2002. 250 p.
  36. Sychev P.M., Zakharov V.K., Semakin V.P. Vertical movements and structure formation within the island systems of Northeast Asia. *Tikhookeanskaya geologiya*, 1984, no. 4, pp. 15–28. (In Russ.).
  37. *Tektonika kontinental'nykh okrain severo-zapada Tikhogo okeana* (Tectonics of the continental margins of the Pacific Northwest). Moscow: Nauka Publ., 1980. 285 p. (In Russ.).
  38. Khain V.E. *Obchshaya geotektonika* (General geotectonics). Moscow: Nedra Publ., 1964. 479 p. (In Russ.).
  39. Khanchuk A.I. Geology and origin of the Mid-Kamchatka crystal massif. *Tikhookeanskaya geologiya*, 1983, no. 4, pp. 45–53. (In Russ.).
  40. Shilo N.A., Tuezov I.K. Tectonics and geological nature of the Asia-Pacific transition zone. *Tikhookeanskaya geologiya*, 1985, no. 3, pp. 3–15. (In Russ.).
  41. Closs H., Behnke Cl. Progress in the use of seismic methods in the exploration of the Earth's crust. *International Geology Review*, 1963, vol. 5, no. 8, pp. 945–956.
  42. Fischer A.G., Hessen B. C. et al. Geological history of the Western - North Pacific. *Science*, vol. 168, 1970, pp. 1210–1214.

# ON THE VERTICAL GROWTH OF THE EARTH'S CRUST IN THE EAST ASIA OUTSKIRTS AND ITS FLOODING BY THE WORLD OCEAN SIX THOUSAND YEARS AGO

A.M. Zhirnov

*The relevance of the study is determined by the need of considering the earth's crust in the East Asia outskirts, as there are various contradictory judgments on its origin. The purpose of the work is to characterize the geological structure of the eastern margin of Asia, supplemented with new data. To solve the problem, it is used numerous geological data and seismic sections of the territory, obtained by means of its detailed studies in the twentieth century, and new data. It is established that the eastern margin of Asia has a three-layered continental structure. Its active vertical geological development took place in the Precambrian (4.5–1.7 billion years ago), when the ancient crystalline foundation was created, partly in the Paleozoic, and most powerfully in the Mesozoic-Cenozoic time, when certain parts of the territory underwent several tectonic-magmatic cycles. During the Neocene-Quaternary period, there intensified vertical tectonic movements, volcanism and seismicity. Six thousand years ago, significant flat parts of the territory were covered by sea waters due to the increase in the level of the World Ocean, with the formation of large grabens in the Arctic and the Asia outskirts. Therefore, there appeared a wide shallow shelf and separate deep seas (3–7 km). In addition to well-established facts on the structure of the Earth's crust, there are also the discussion ideas based on plate tectonics and paleomagnetism – movements of individual tectonic blocks and even individual continents from south to north, by a distance of up to 2 thousand kilometers, and the oceanic crust immersion under the outskirts of Asia.*

**Keywords:** *eastern margin of Asia, ancient foundation, Cenozoic activation, deep grabens, shallow shelf, discussed representations.*

**Reference:** Zhirnov A.M. On the vertical growth of the earth's crust in the East Asia outskirts and its flooding by the world ocean six thousand years ago. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 52–64. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-52-64.

*Поступила в редакцию 01.02.2023*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## СОЦИОЛОГИЯ

Научная статья  
УДК 331.5(571.621)

### РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ НЕСТАНДАРТНОЙ ЗАНЯТОСТИ НАСЕЛЕНИЯ В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Ливенец

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,  
e-mail: [livenets.as@yandex.ru](mailto:livenets.as@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0003-1534-4853>

*Нестандартные формы занятости получают все большее распространение на российском рынке труда. Ранее было выявлено, что в Еврейской автономной области стандартная занятость является основным видом занятости населения. В данном исследовании изучалась распространенность нестандартной занятости в регионе. Для этого были проанализированы данные анкетирования жителей Еврейской автономной области по вопросам нестандартной занятости. Вопросы касались причин выбора нестандартной занятости, готовности населения получать дополнительное образование и навыки, развивать альтернативные формы занятости в настоящее время и необходимость помощи от государства. Большинство жителей области и сейчас выбирают стандартную занятость в качестве основной. Нестандартная занятость слабо распространена в регионе. Чаще всего респонденты выбирают нестандартные виды занятости, исходя из желания улучшить материальное благосостояние. В основном население области неактивно и не готово получать дополнительное образование, развивать новые навыки, открывать свое дело. Отчасти это может быть связано с плохой осведомленностью о существующих центрах помощи бизнесу. Половина опрошенных не осведомлены о наличии таких центров, многие знают о них, но ни разу не пользовались их услугами, часть считают, что обращение в такие центры им не поможет. Хорошие перспективы для развития бизнеса в области видят только треть опрошенных, большинство считает, что не хватает финансовой поддержки со стороны государства в виде льготных кредитов и безналогового периода.*

**Ключевые слова:** нестандартная занятость, Еврейская автономная область, самозанятость, бизнес.

**Образец цитирования:** Ливенец А.С. Распространенность нестандартной занятости населения в Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 65–71. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-65-71.

#### Актуальность

В настоящее время российский рынок труда становится более гибким, появляются новые формы занятости и новые кадровые технологии. Нестандартные формы занятости уже давно широко применяются в зарубежной практике, а в российской экономике только формируются [4, 8]. Более широкое распространение такие виды занятости получают благодаря развитию сети Интернет и появлению возможности работать удаленно. Чтобы определить, что такое «нестандартная» занятость, нужно дать определение понятия «стандартной»

занятости. «Стандартной» называется занятость, которая подразумевает работу по найму в режиме полного рабочего дня на основе бессрочного трудового договора на предприятии или в организации, под непосредственным руководством работодателя или назначенных им менеджеров [1]. Все формы занятости, отличающиеся от понятия стандартной занятости, могут рассматриваться как «нестандартные» [1, 4]. В. Гимпельсон и Р. Капелюшников выделяют различные формы нестандартной занятости: непостоянная (временная), неполная занятость, недозанятость, сверхзанятость,

## Characteristics of the studied districts

| Район          | Численность населения, чел. (2022 г.) [2] | Среднемесячная номинальная начисленная заработная плата работников крупных и средних предприятий и некоммерческих организаций, рублей (2021 г.) [7] |
|----------------|---|---|
| г. Биробиджан  | 68 919                                    | 52 110,9  |
| Биробиджанский | 10 782                                    | 42 822,6  |
| Ленинский      | 17 533                                    | 42 081,6  |
| Облученский    | 24 122                                    | 60 829,1  |
| Октябрьский    | 9207                                      | 37 781,8  |
| Смидовичский   | 23 268                                    | 56 464,1  |

самостоятельная занятость, неформальная занятость и занятость в домашних условиях [1].

Стандартная занятость является основным видом занятости населения в ЕАО, при этом распространены самозанятость, неформальная, неполная и временная занятость, менее распространены такие виды занятости, как заемный труд, телетруд, фриланс [3, 5]. Согласно проведенному

ранее опросу сельского населения Еврейской автономной области развитие нестандартной занятости в области находится в зачаточном состоянии [3].

**Объект и методы**

Объектом исследования является Еврейская автономная область: пять районов и город Биробиджан (табл. 1). Исследование проводилось в 20 населенных пунктах (рис. 1).

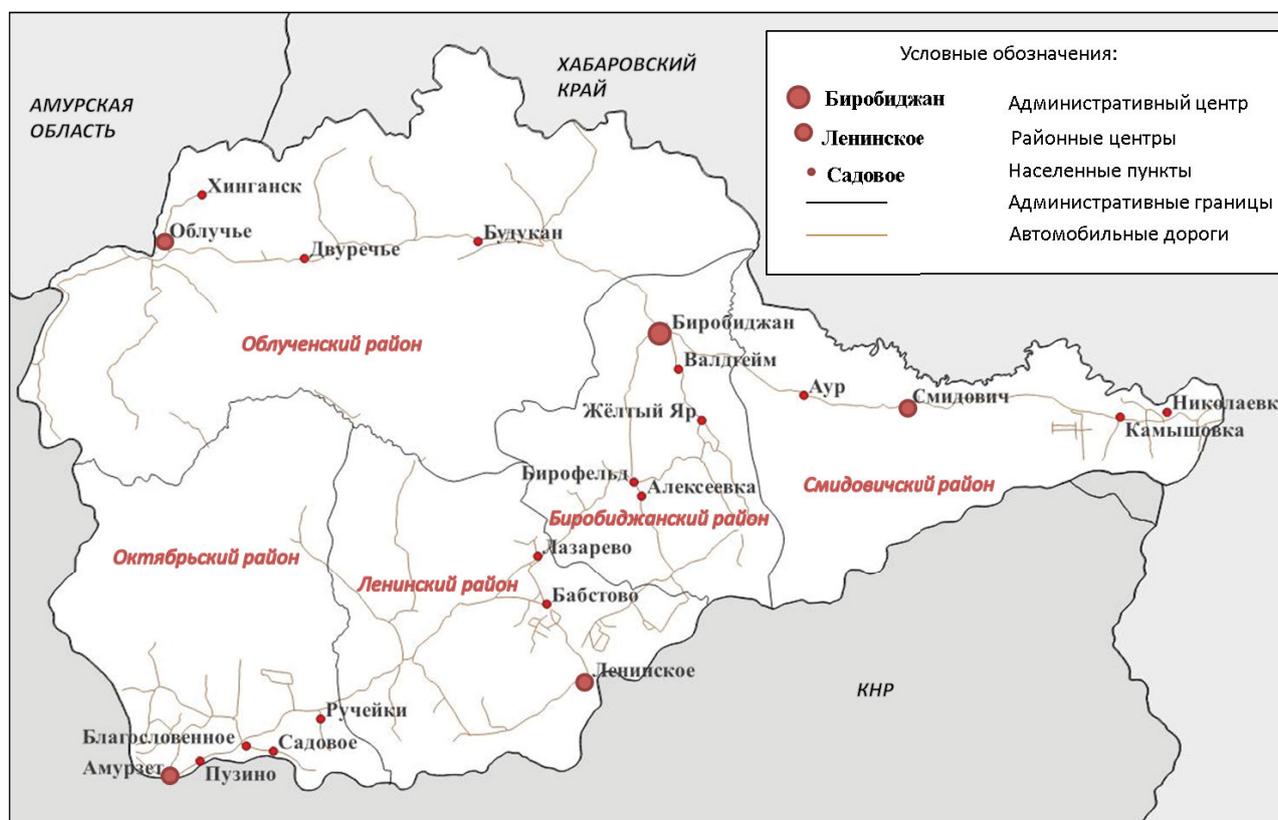


Рис. 1. Карта-схема населенных пунктов проведения опроса

Fig. 1. Scheme of the points of social survey

Целью исследования было изучить распространенность нестандартной занятости в Еврейской автономной области и готовность населения заниматься нестандартными видами занятости.

Исследование состояло в анкетировании населения области. Для составления выборки при проведении социологического опроса использовалась методика многоступенчатого квотного отбора респондентов. На первом этапе выбирались населенные пункты исходя из категории людности и ряда характеристик экономико-географического положения. Объем выборочной совокупности составил  $n=208$ . Для исследования были отдельно рассчитаны две выборки: для городского и для сельского населения. В силу того, что половина населения области сосредоточена в двух населенных пунктах – городах Биробиджан и Облучье, построение равномерной выборки привело бы к тому, что охват анкетированием сельских территорий оказался бы крайне незначительным. В связи с этим выборочная совокупность была разделена между городским и сельским населением. В дальнейшем в процессе анализа собранных материалов для восстановления репрезентативности объединенной выборки использовался механизм взвешивания программного пакета IBM SPSS Statistics v23. Выборка репрезентативна по полу и возрасту. Возраст респондентов – от 18 лет, 45,2% мужчин и 54,8% женщин. Образование респондентов распределилось следующим образом: 11,2% – неполное среднее и среднее школьное образование, 56,3% – профессиональное образование и 21,4% – высшее образование. В городских населенных пунктах и городе выше количество населения с высшим и профессиональным образованием (63% и 37%). Сроки проведения опроса – июнь–август 2022 года.

## Результаты исследования и их обсуждение

Из всех респондентов 85% имеют стандартное трудоустройство в качестве основной работы, дополнительную занятость имеют менее 25%. Чаще всего на дополнительной работе заняты жители города и крупных поселков, таких как Биробиджан, Облучье, Смидович, Николаевка. Распределение по видам дополнительной нестандартной занятости представлено в табл. 2.

В ответ на вопрос «Почему вы выбрали нестандартную занятость?» 67% опрошенных заявили о выборе такой занятости с целью повышения своего достатка, 17,5% опрошенного населения заявило об отсутствии стандартных рабочих мест (рис. 2).

При этом большая часть опрошенных не имеют желания получать дополнительное образование (62%) или осваивать новые навыки (75%) (рис. 3, 4). Нежелание развиваться и заниматься нестандартными видами занятости свидетельствует о слабой активности населения. Для развития самозанятости и предпринимательства в области стоит привлечь более активную треть населения, готового к обучению. Большая часть из них готовы пройти лишь курсы повышения квалификации (12%), немало опрошенных готовы к получению высшего образования (11%), желательно без отрыва от основной работы (10%).

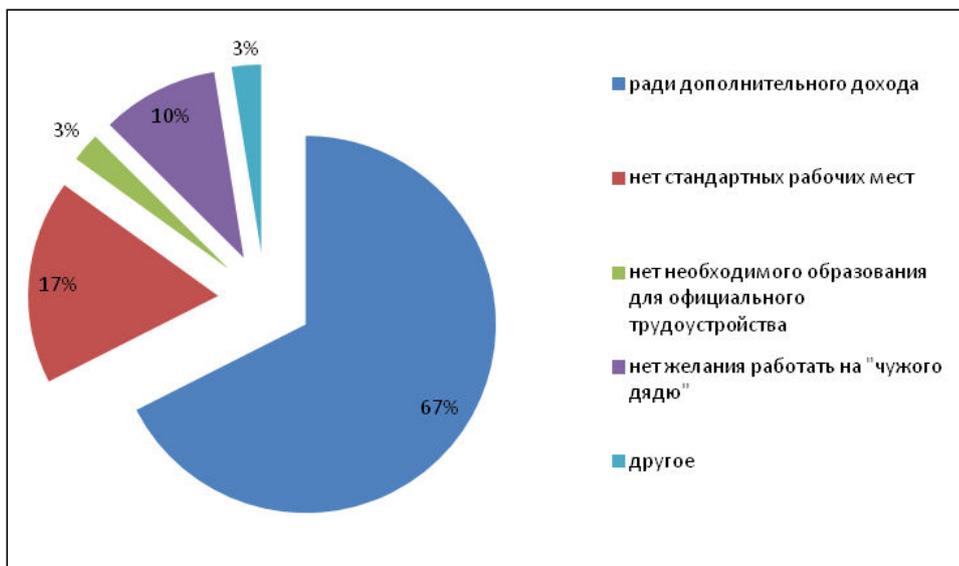
На данный момент только 23% опрошенных в области заявили о готовности создать свой бизнес. Такой же результат был получен и при всероссийском исследовании ВЦИОМ, где было выявлено, что 23% россиян готовы открыть свое дело [6].

Помощь государства могла бы увеличить количество бизнесменов, однако многие жители не осведомлены, что в области существуют специальные службы помощи по организации и развитию малого предпринимательства. 45% опрошенных не слышали о подобных службах, однако 7% населения хотели бы о них узнать (рис. 5). При этом многие знают о таких службах, но ни разу не пользовались их услугами (46%). Четверть (24%) считают, что непосредственно им обращение в такие центры поддержки не поможет. Однако 45% выразили согласие, что услуги таких центров будут им полезны (рис. 6).

В анкете также был вопрос о том, какие перспективы развития бизнеса видят жители области. Мнение разделилось почти равномерно, примерно треть (27,5%) считает, что перспективы хорошие, чуть больше жителей (39,2%) уверены, что пер-

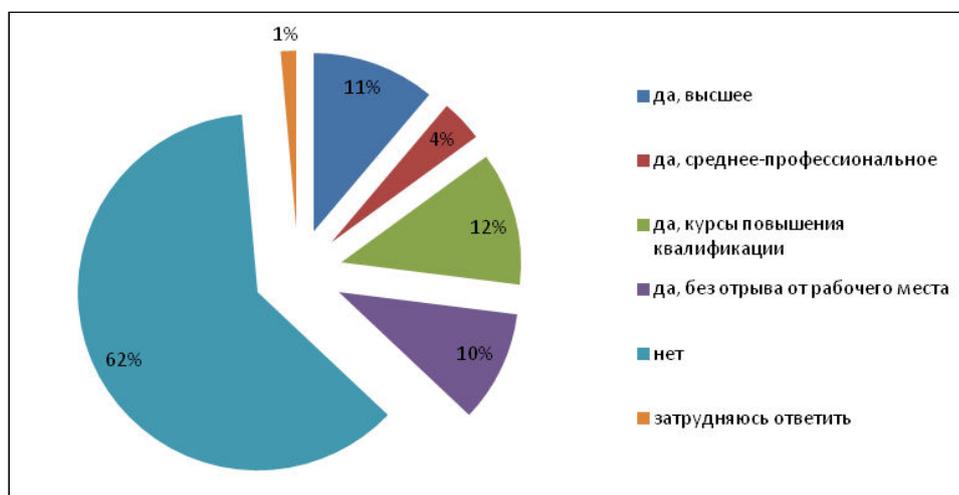
Таблица 2  
Дополнительная занятость  
Table 2  
Side job

| Вид занятости                        | Доля от всех ответов, % |
|--------------------------------------|-------------------------|
| Официальная, неполный рабочий день   | 1,2                     |
| Неофициальная, неполный рабочий день | 4,7                     |
| самозанятость                        | 8,2                     |
| Занятость по устной договоренности   | 1,8                     |
| Периодическая, непостоянная          | 7,6                     |
| Нет                                  | 76,6                    |



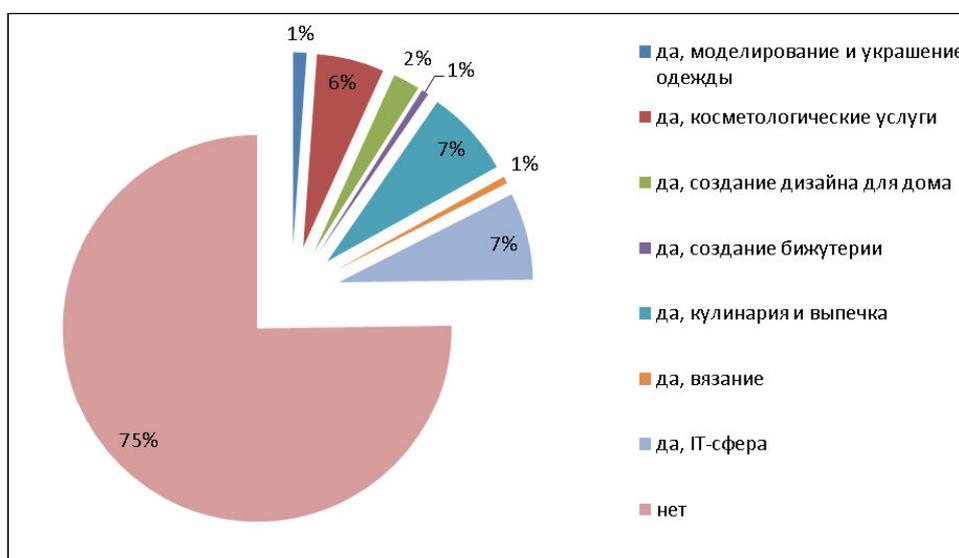
*Рис. 2. Диаграмма ответов на вопрос «Почему вы выбрали нестандартную занятость?»*

*Fig. 2. Diagram of the answers to the question «Why have you chosen a nonstandard employment?»*



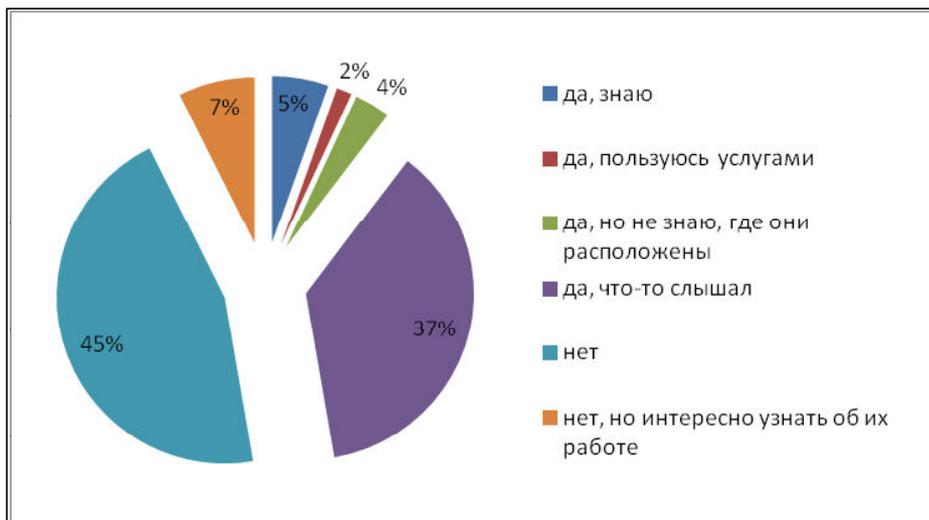
*Рис. 3. Диаграмма ответов на вопрос «Готовы ли вы получить дополнительное образование?»*

*Fig. 3. Diagram of the answers to the question «Would you like to get another education?»*



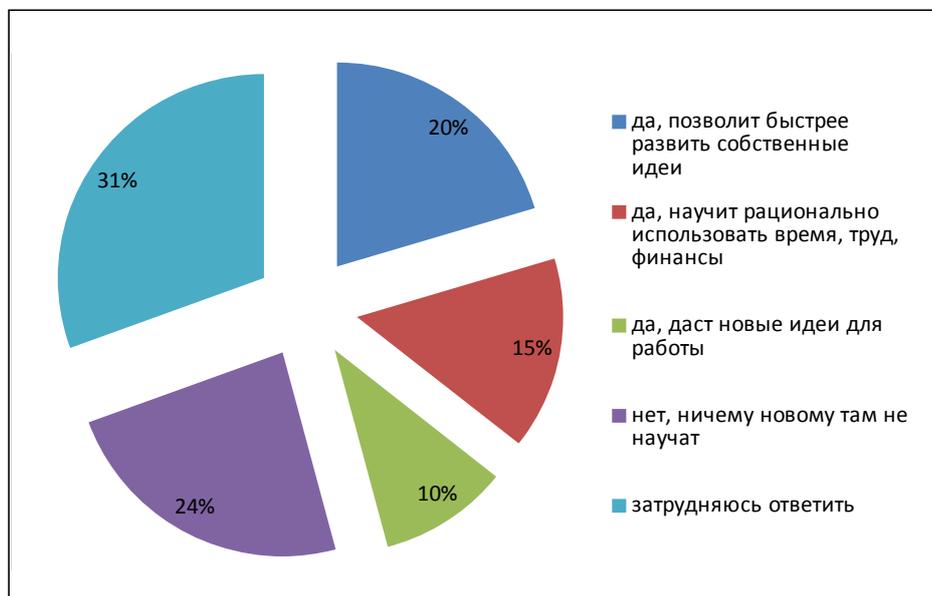
*Рис. 4. Диаграмма ответов на вопрос «Готовы ли вы получить дополнительные навыки?»*

*Fig. 4. Diagram of the answers to the question «Would you like to acquire new skills?»*



**Рис. 5. Диаграмма ответов на вопрос «Знаете ли вы о существовании служб помощи по организации и развитию малого предпринимательства в области?»**

**Fig. 5. Diagram of the answers to the question «Do you know that there is a service for the organization and development of small businesses in the region?»**



**Рис. 6. Диаграмма ответов на вопрос «Лично вам для развития бизнеса поможет обращение в службы помощи по развитию малого предпринимательства?»**

**Fig. 6. Diagram of the answers to the question «Will contacting the small business Development assistance services help you personally to develop your business?»**

спектив нет, остальные затруднились дать ответ. Среди причин отсутствия перспектив назывались различные проблемы области, включая отсутствие хорошо развитой инфраструктуры, отток молодежи, высокую конкуренцию в широко распространенной области торговли. На вопрос о том, какая помощь может понадобиться желающим начать свое дело, большинство упоминали финансовую помощь, включая льготные кредиты, безналоговый период.

#### **Заключение**

Нестандартная занятость слабо распространена в ЕАО, и из тех, кто выбирает её, делают это чаще всего, чтобы улучшить свое материальное

благополучие. Большинство опрошенных не готовы развивать новые навыки или получать дополнительное образование. Готовность открыть свое дело тоже невысокая, о существующих центрах помощи бизнесу знают только примерно половина респондентов. Хорошие перспективы для развития бизнеса в области видят только треть опрошенных.

*Работа выполнена на основе данных, полученных при выполнении гранта департамента образования Еврейской автономной области в соответствии с распоряжением губернатора Еврейской автономной области от 28.04.2022 №124-рг.*

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Гимпельсон В. Нестандартная занятость и российский рынок труда: препринт WP3/2005/05 / В. Гимпельсон, Р. Капелюшников. М.: ГУ ВШЭ, 2005. 36 с.
2. Динамика численности населения. URL: <https://habstat.gks.ru/folder/23595> (дата обращения: 16.01.2023).
3. Калинина И.В., Соловченков С.А. Проблемы развития нестандартной занятости в сельской местности Еврейской автономной области // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2018. № 4. С. 33–45.
4. Камарова Т.А. Понятия, виды и формы «нестандартной занятости», нормативно-правовая основа их применения // Human Progress. 2015. № 1 (1). С. 14–30.
5. Комарова Т.М., Калинина И.В., Соловченков С. А. Субъективные и объективные оценки личной занятости населения дальневосточного региона (на примере Еврейской автономной области) // Вестник института социологии. 2021. № 2 (12). С. 101–122. DOI: 10.19181/vis.2021.12.2.717.
6. Пора предпринимать? Мониторинг 1992–2022. URL: <https://wciom.ru/analytical-reviews/analiticheskii-obzor/pora-predprinimat-monitoring-1992-2022> (дата обращения: 06.09.2022).
7. Среднемесячная номинальная начисленная заработная плата работников, рублей. URL: <https://habstat.gks.ru/folder/23595> (дата обращения: 16.01.2023).
8. Kalleberg A.L. Nonstandard Employment Relations: Part-time, Temporary and Contract Work // Annual Review of Sociology. 2000. N 1 (26). P. 341–365.

#### REFERENCES:

1. Gimpel'son V. *Nestandartnaya zanyatost' i rossiiskii rynek truda: preprint WP3/2005/05* (Non-standard employment and the Russian labor market: WP3/2005/05 preprint), V. Gimpel'son, R. Kapelyushnikov. Moscow: HSE, 2005. 36 p. (In Russ.).
2. *Dinamika chislennosti naseleniya* (Population dynamics). Available at: <https://habstat.gks.ru/folder/23595> (accessed: 16.01.2023). (In Russ.).
3. Kalinina I.V., Solovchenkov S.A. Problems of Development of Nonstandard Employment in Rural Areas of the Jewish Autonomous Oblast. *Izvestiya rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2018, no. 4, pp. 33–45. (In Russ.).
4. Kamarova T.A. Concepts, types and forms of “precarious work”, legal basis of. *Human Progress*, 2015, no. 1 (1), pp. 14–30. (In Russ.).
5. Komarova T.M., Kalinina I.V., Solovchenkov S.A. Subjective and objective assessments of personal employment at the Russian Far East (Jewish Autonomous Region as a case study). *Vestnik instituta sotziologii*, 2021, vol. 12, no. 2, pp. 101–122. DOI: 10.19181/vis.2021.12.2.717 (In Russ.).
6. *Pora predprinimat'?* Monitoring 1992–2022 (Is it time to take action? Monitoring 1992–2022). Available at: <https://wciom.ru/analytical-reviews/analiticheskii-obzor/pora-predprinimat-monitoring-1992-2022> (accessed: 06.09.2022). (In Russ.).
7. *Srednemesyachnaya nominal'naya nachislen-naya zarabotnaya plata rabotnikov, rublei* (Average monthly nominal accrued wages of employees, rubles). Available at: <https://habstat.gks.ru/folder/23595> (accessed: 16.01.2023). (In Russ.).
8. Kalleberg A.L. Nonstandard Employment Relations: Part-time, Temporary and Contract Work. *Annual Review of Sociology*, 2000, no. 1 (26), pp. 341–365.

## POPULARITY OF NON-STANDARD EMPLOYMENT OF THE POPULATION IN JEWISH AUTONOMOUS REGION

A.S. Livenets

*Non-standard forms of employment are getting more widespread in the Russian labor market. In the Jewish Autonomous region, however, a standard employment prevail with the population. In this work, the author considers the popularity of non-standard employment in the region using the residents survey data on non-standard employment. They were asked questions about the reasons for choosing a non-standard employment, willingness to receive additional education and skills, develop alternative forms of employment at present, and about their need for assistance from the state. It was found that most residents in the JAR felt like choosing a standard employment as a basic one. The non-standard employment is not that popular in the region, and the respondents choice of non-standard employments is mostly based on their desire to improve material well-being. Basically, the JAR population is inactive and not ready to receive additional education, develop new skills, or start business of their own. In part, this can be explained by the lack of information about the business assistance centers. Half of the respondents do not know about them, others never use their services; some people do not believe in such centers effectiveness. Only one third of the respondents see good prospects for business development in the region. Most people believe that the state financial support is not sufficient, and the region needs it in the form of preferential loans and tax-free period.*

**Keywords:** *non-standard employment, Jewish Autonomous region, self-employment, business.*

**Reference:** Livenets A.S. Popularity of non-standard employment of the population in Jewish Autonomous Region. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 1, pp. 65–71. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-65-71.

*Поступила в редакцию 23.01.2023*

*Принята к публикации 07.03.2023*

## Правила оформления рукописи в журнале «РЕГИОНАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ»

1. Рукопись загружается на сайте журнала <http://regional-problems.ru/>. Перед загрузкой статьи в редакцию журнала автор должен обязательно зарегистрироваться на сайте <http://regional-problems.ru/> (вкладка «Вход-Регистрация»).

Автору необходимо загрузить на сайт журнала экспертное заключение учреждения (с подписью автора/ов и печатью), в котором выполнена работа. Если по техническим причинам не удастся подать рукопись и сопровождающие документы через информационную систему, ее можно направить на электронный адрес [reg.probl@yandex.ru](mailto:reg.probl@yandex.ru).

2. Рекомендуем оформлять статью по рубрикам: актуальность (постановка проблемы), объект и методы, результаты исследования и их обсуждение, заключение, список литературы. Содержание статей логически структурировано, легко читаемо и понятно.

3. На первой странице рукописи в левом верхнем углу должен быть указан индекс по универсальной десятичной классификации (УДК).

4. Далее по центру: заглавие статьи, фамилии авторов, аффилиация авторов, аннотация, ключевые слова должны быть представлены на русском и английском языке. После e-mail автора через запятую приводят ORCID автора в виде электронного адреса в сети «Интернет».

Аннотация статьи (200–250 слов) должна быть структурированной, кратко и точно излагать содержание статьи, включать основные фактические сведения и выводы, без дополнительной интерпретации или критических замечаний автора статьи. Текст аннотации не должен содержать информацию, которой нет в статье. Она должна отличаться лаконичностью, убедительностью формулировок, отсутствием второстепенной информации. Методы в аннотации только называются. Результаты работы описывают предельно точно и информативно. Приводятся основные теоретические и экспериментальные результаты, фактические данные, обнаруженные взаимосвязи и закономерности. При этом отдаётся предпочтение новым результатам и выводам, которые, по мнению автора статьи, имеют практическое значение. Выводы могут сопровождаться рекомендациями, оценками, предложениями, описанными в статье. Включение в аннотацию схем, таблиц, графиков, рисунков, а также ссылок на литературные источники не допускается.

Ключевые слова и словосочетания (оптимально 5–7 слов) отделяются друг от друга запятой. Список ключевых слов должен максимально точно отражать предметную область исследования.

5. Текст статьи должен быть набран в редакторе WinWord, шрифтом Times New Roman, 12 pt. Поля слева, сверху и снизу – 2,5 см, справа – не менее 1 см. Объем статьи не ограничен, напечатан через 1,5 интервал. К публикации принимаются статьи на русском и английском языках.

6. Сокращения слов, кроме общепринятых, в рукописи не допускаются.

7. Формулы нумеруются в круглых скобках (2), подстрочные примечания не допускаются, необходимые разъяснения даются в тексте.

8. Ссылка на цитату указывается сразу после неё в квадратных скобках. В статье запрещается использовать подстрочные сноски для указания источников цитирования. Текст не должен содержать ссылок на источники, не включённые в пристатейный список.

9. Выводы пишутся в утвердительных предложениях, фиксирующих полученные собственные результаты работы, и, в совокупности, однозначно показывающих достижение цели. Они перечисляются в порядке важности.

10. Таблицы должны иметь заголовки на русском и английском языках и сквозную порядковую нумерацию в пределах статьи, содержание их не должно дублировать текст.

11. Весь иллюстративный материал (графики, схемы, фотографии, карты) именуется рисунками и имеет сквозную порядковую нумерацию. Рисунки выполняются в формате GIF, TIFF, JPEG, CDR, EPS, либо в Word (wmf) и представляются в виде отдельных файлов. Рисунки в текст не вставляются, но в тексте дается обозначение, где должен быть рисунок. Подписи к рисункам на русском и английском языках печатаются на отдельном листе с указанием фамилии автора и названия статьи. Фотографии (1 экз.) должны быть четко отпечатаны на белой бумаге без дефектов. От качества авторских оригиналов зависит качество иллюстраций в журнале.

12. В конце текста статьи (перед используемой литературой) необходимо указать организацию, при финансовой поддержке которой была выполнена статья (например, госзадание №..., проект РФФИ №..., и т.д.).

13. Цитируемая литература приводится отдельным списком, перечисляется по алфавиту. Объем цитируемой литературы не ограничен.

Список литературы приводится сначала на русском языке, далее на латинице (транслитерация – перевод текста, <http://translit.ru/> (вкладка основные переключить на BSI). В списке литературы первым приводится перечень работ отечественных авторов, в который также включаются работы иностранных авторов, переведённые на русский язык. Затем приводится перечень литературных источников, опубликованных на иностранных языках, в который включаются работы отечественных авторов, переведённые на иностранный язык. В список литературы не включаются неопубликованные работы.

13.1. Для каждого пункта списка литературы в зависимости от типа ссылки **необходимо указать:**

- для книг — фамилии авторов, инициалы, название книги, город, издательство, год издания, том, количество страниц;
- для журнальных статей — фамилии авторов, инициалы, название статьи, название журнала, серия, год, том, номер, выпуск, первая (по возможности также последняя) страница статьи;
- для материалов конференций, школ, семинаров — фамилии авторов, инициалы, название статьи, название издания, время и место проведения конференции, город, издательство, год, первая (по возможности также последняя) страница статьи.

Если источнику (его цифровой копии) присвоен DOI, то он обязательно приводится после всего описания источника в следующей форме: DOI: 10.5194/acp-16-14421-2016.

Авторы предоставляют **полный перевод списка литературы (транслитерация)**, с сохранением оригинального порядка следования публикаций, руководствуясь следующими правилами:

#### **Статья из журнала**

Ревуцкая О.Л., Красота Т.Г. Производственный потенциал Еврейской автономной области: оценка и сопоставление с регионами Дальневосточного Федерального округа // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 22–34. DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-4-22-34

#### **Статьи из сборников и материалов конференций**

Комарова Т.М., Калинина И.В., Мищук С.Н. Социально-демографическая безопасность приграничного региона (на примере Еврейской автономной области) // Вопросы географии: сб. 141: Проблемы регионального развития России. М.: Кодекс, 2016. С. 578–594.

Комарова Т.М. Демографическая безопасность стран Центральной Азии: взгляд извне // Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всерос. науч. конф. / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. С. 341–344. DOI: 10.31433/978-5-904121-22-8-2018-341-344

## **Монография**

Рубцова Т.А. Деревья, кустарники, лианы Еврейской автономной области и их использование в озеленении. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2021. 181 с.

Петрищевский А.М. Гравитационный метод оценки реологических свойств земной коры и верхней мантии: в конвергентных и плюмовых структурах Северо-Востока Азии. М.: Наука, 2013. 192 с.

## **Материалы конференции**

Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всероссийской научной конференции / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 459 с.

## **Диссертация**

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 160 с.

## **Автореферат диссертации**

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: автореф. дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 19 с.

## **Электронный ресурс удаленного доступа**

Горюхин М.В. К созданию карты атмосферных и водных экологических ситуаций Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 11–16. URL: <http://regional-problems.ru/index.php/RP/article/view/693> (дата обращения: 07.04.2021).

## **Статья из журнала на англ. яз.**

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability // Nonlinear Dynamics. 2020. Vol. 101, N 1. P. 687–709. DOI: 10.1007 / s11071-020-05745-w

## **Статья из сборника на англ.яз.**

Poturay V.A. Alkanes in a number of hydrothermal systems of the Russian Far East // 16th International Symposium on Water-Rock Interaction (WRI) and 13th International Symposium on Applied Isotope Geochemistry (1st IAGC International Conference). E3S Web of Conferences. Tomsk. Vol. 98. P. 02008. DOI: 10.1051/e3sconf/20199802008

## **13.2. Особенности представления источников в списке на латинице (References)**

Для списка литературы на латинице не применимы правила российского ГОСТа, поскольку используемые в нем знаки не воспринимаются зарубежными системами и ведут к ошибкам и потере данных. В списке литературы на латинице выходные данные издания представляются в соответствии с международными правилами, которые позволят автоматизированным информационным системам распознать источник.

Источники на кириллице переводятся в латинизированный формат с помощью сочетания транслитерации и перевода (см. описания и примеры ниже).

Если в источнике на кириллице есть перевод названия на английский, использовать следует именно его (это не отменяет параллельной транслитерации в случаях из описаний ниже!). Также из источника (при наличии) следует взять транслитерации Ф.И.О. авторов и редакторов.

Список литературы в латинице можно готовить с помощью систем транслитерации свободного доступа (<http://www.translit.ru>) во вкладке **Основные** выбираем **BSI**.

Просим авторов строго соблюдать все приведенные ниже правила (включая пробелы, шрифты и другие особенности форматирования, знаки препинания между словами и пр.).

Для русскоязычной монографии/сборника в полное описание входят: автор(ы) (если указаны, транслитерация); название (транслитерация); перевод названия на английский; редак-

тор(ы) (если они указаны, транслитерация); место издания на английском языке; издательство (перевод, если это организация; транслитерация + Publ., если издательство имеет собственное название); год издания; указание на язык статьи (In Russ.).

Для русскоязычной статьи в полное описание входят: автор(ы) (транслитерация); перевод названия статьи на английский; название источника, в котором опубликована статья (транслитерация или – для журнала – официальное название на английском); перевод названия источника на английский (для журнала не требуется); выходные данные с обозначениями на английском языке; указание на язык статьи (In Russ.).

Указанные схемы (с корректировкой в очевидных местах) применяются также для иностранных источников. Специально обращаем внимание авторов на то, что таким образом один и тот же иностранный источник в традиционном списке и в списке на латинице будет представлен по-разному.

В отличие от форматирования отбор данных для описания References (сокращение списка авторов и пр.) происходит по принципам традиционного списка литературы, приведённым выше.

Исключения: 1) римские цифры нужно заменять арабскими (например, в номерах томов); 2) в названиях и переводах названий книг на английском слова, кроме служебных, пишутся с заглавной буквы (не относится к названиям статей, названиям на других языках и транслитерации названий!); 3) для журнальных статей допускается представление источника в сокращённом формате (с пропуском названия статьи и слов в выходных данных, см. пример).

### ***Примеры представления источников в References:***

#### **Статья из журнала**

Ревуцкая О.Л., Красота Т.Г. Производственный потенциал Еврейской автономной области: оценка и сопоставление с регионами Дальневосточного Федерального округа // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 22–34. DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-4-22-34

#### **Транслитерация**

Revutskaya O.L., Krasota T.G. Production potential of the Jewish Autonomous Region: assessment and comparison with the regions of the Far Eastern Federal. *Regional'nye problemy*, 2020, vol. 23, no. 4, pp. 22–34. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-4-22-34

#### **Статьи из сборников и материалов конференций**

Комарова Т.М., Калинина И.В., Мищук С.Н. Социально-демографическая безопасность приграничного региона (на примере Еврейской автономной области) // Вопросы географии: сб. 141: Проблемы регионального развития России. М.: Кодекс, 2016. С. 578–594.

Комарова Т.М. Демографическая безопасность стран Центральной Азии: взгляд извне // Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всерос. науч. конф. / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. С. 341–344. DOI: 10.31433/978-5-904121-22-8-2018-341-344

#### **Транслитерация**

Komarova T.M., Kalinina I.V., Mishchuk S.N. Sociodemographic security of a Border Region: a case study of Jewish Autonomous Oblast, in *Voprosy geografii: no. 141: Problemy regional'nogo razvitiya Rossii* (Problems of Geography: no 141: Problems of Regional Development of Russia). Moscow: Kodeks Publ., 2016, pp. 578–594. (In Russ.).

Komarova T.M. Demographic security of the Central Asian countries: looking from the outside, in *Sovremennye problemy regional'nogo razvitiya* (Present Problems of Regional Development).

Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018, pp. 341–344. (In Russ.).

#### **Монография**

Рубцова Т.А. Деревья, кустарники, лианы Еврейской автономной области и их использование в озеленении. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2021. 181 с.

Петрищевский А.М. Гравитационный метод оценки реологических свойств земной коры и верхней мантии: в конвергентных и плюмовых структурах Северо-Востока Азии. М.: Наука, 2013. 192 с.

#### **Транслитерация**

Rubtsova T.A. *Derev'ya, kustarniki, liany Evreiskoi avtonomnoi oblasti i ikh ispol'zovanie v ozelenenii* (Trees, shrubs, lianas of the Jewish Autonomous Region and their use in planting of greenery). Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2021. 181 p. (In Russ.).

Petrishchevsky A.M. *Gravitatsionnyi metod otsenki reologicheskikh svoistv zemnoi kory i verkhnei mantii: v konvergentnykh i plyumovykh strukturakh Severo-Vostochnoi Azii* (Gravity method for evaluation of rheological properties of the crust and uppermost mantle: in the convergent and plume structures of the North-East Asia. Moscow: Nauka Publ., 2013. 192 p. (In Russ.).

#### **Материалы конференции**

Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всероссийской научной конференции / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 459 с.

#### **Транслитерация**

*Sovremennye problemy regional'nogo razvitiya: materialy VII Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii* (Present Problems of Regional Development: materials of the VII All-Russian Scientific Conference), Frisman E.Ya., Ed. Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 459 p. (In Russ.).

#### **Диссертация**

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 160 с.

#### **Транслитерация**

Poturay V.A. Organic matter in the peninsular and continental hydrothermal systems of the Far East. Dissertation of cand. Sci. (geol. –mineral.). Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 459 p. (In Russ.).

#### **Автореферат диссертации**

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: автореф. дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 19 с.

#### **Транслитерация**

Poturay V.A. Organic matter in the peninsular and continental hydrothermal systems of the Far East. Extended Abstract of Cand. Sci. (geol.-mineral.) Dissertation. Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 19 p. (In Russ.).

#### **Электронный ресурс удаленного доступа**

Горюхин М.В. К созданию карты атмосферных и водных экологических ситуаций Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 11–16. URL: <http://regional-problems.ru/index.php/RP/article/view/693> (дата обращения: 07.04.2021).

### **Транслитерация**

Goryukhin M.V. Approaches to creating a map of atmospheric and water ecological situations in the Jewish autonomous region. *Regional'nye problemy*, 2020, vol. 23, no. 4, pp. 11–16. Available at: <http://regional-problems.ru/index.php/RP/article/view/693> (accessed: 07.04.2021). (In Russ.).

### **Статья из журнала на англ. яз.**

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability // *Nonlinear Dynamics*. 2020. Vol. 101, N 1. P. 687–709. DOI: 10.1007 / s11071-020-05745-w

### **Транслитерация**

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability. *Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 101, no. 1, pp. 687–709.

### **Статья из сборника на англ.яз.**

Poturay V.A. Alkanes in a number of hydrothermal systems of the Russian Far East // 16th International Symposium on Water-Rock Interaction (WRI) and 13th International Symposium on Applied Isotope Geochemistry (1st IAGC International Conference). E3S Web of Conferences. Tomsk. Vol. 98. P. 02008. DOI: 10.1051/e3sconf/20199802008

### **Транслитерация**

Poturay V.A. Alkanes in a number of hydrothermal systems of the Russian Far East. *16th International Symposium on Water-Rock Interaction (WRI) and 13th International Symposium on Applied Isotope Geochemistry (1st IAGC International Conference)*. E3S Web of Conferences. Tomsk, no. 98, pp. 02008.

14. В конце рукописи необходимо четко указать название учреждения, фамилию, имя, отчество, ученую степень, звание, почтовый адрес (с индексом) и телефон автора, с которым редакция будет решать вопросы, возникающие при работе с текстом.