

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования «Саратовский национальный исследовательский
государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

На правах рукописи



Иванов Глеб Алексеевич

**РЕПРОДУКТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ
В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦЫ (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Специальность 03.02.08 – Экология (биологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук,
доцент кафедры морфологии
и экологии животных
М. В. Ермохин

Саратов – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. РЕПРОДУКТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ (обзор литературы)	9
1.1. Половой диморфизм бесхвостых амфибий	9
1.2. Влияние размерно-весовых признаков и упитанности на репродуктивные характеристики бесхвостых амфибий	11
1.3. Влияние трансформации климата на фенологию, репродуктивную экологию и состояние популяций бесхвостых амфибий ...	17
1.4. Влияние репродуктивных характеристик самок и экологических факторов на выживаемость сеголетков бесхвостых амфибий ..	23
Глава 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ	31
2.1. Физико-географическая характеристика района исследований .	31
2.2. Методика количественных учетов бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций	34
2.3. Методика изучения фенологии зимовки и нерестовых миграций бесхвостых амфибий	34
2.4. Методика реконструкции фенологии зимовки и начала нерестовых миграций в 1892 – 2008 гг.	37
2.5. Методика изучения размерно-весовой и половой структуры популяций бесхвостых амфибий	40
2.6. Методика оценки эффективности определения плодовитости самок бесхвостых амфибий при частичном подсчете яиц на примере <i>Pelobates fuscus</i>	41
2.7. Методика изучения репродуктивных параметров бесхвостых амфибий	43

Глава 3. ФЕНОЛОГИЯ ЗИМОВКИ И НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ	47
3.1. Особенности размещения в почвенном профиле чесночницы обыкновенной (<i>Pelobates fuscus</i>) в начале зимовки в долине р. Медведица	47
3.2. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной (<i>Pelobates fuscus</i>) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья	53
3.3. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий	71
Глава 4. РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ	88
4.1. Размерно-весовая и половая структура популяций <i>Pelobates fuscus</i>	88
4.2. Размерно-весовая и половая структура популяции <i>Pelophylax ridibundus</i>	97
4.3. Размерно-весовая и половая структура популяции <i>Bombina bombina</i>	101
Глава 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ САМОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ	106
5.1. Сходимость результатов определения плодовитости бесхвостых амфибий методами полного и частичного подсчёта яиц на примере <i>Pelobates fuscus</i>	106
5.2. Репродуктивные параметры самок <i>Pelobates fuscus</i>	112
5.3. Репродуктивные параметры самок самок <i>Bombina bombina</i> и <i>Pelophylax ridibundus</i>	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	136
ВЫВОДЫ	139
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	141

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Анализ особенностей репродуктивной экологии бесхвостых амфибий необходим для понимания современного состояния и прогнозирования перспектив их популяций. Исследование данных аспектов представляется важным, поскольку бесхвостые амфибии наиболее уязвимы к трансформации климата (Alford, 2010). Со второй половины XX и в начале XXI вв. наблюдаются существенные отрицательные изменения состояния их популяций, в том числе у широко распространенных и массовых видов (Stuart et al., 2004; Reading, 2007).

В условиях глобального потепления происходит аридизация климата Нижнего Поволжья (Левицкая и др., 2009), которая привела к нестабильности гидрологического режима нерестовых водоёмов амфибий в долинах рек (Ермохин и др., 2012), и в ближайшее время может определить нарушение их воспроизводства с последующей деградацией популяций. Репродуктивные характеристики бесхвостых амфибий варьируют в пределах ареала и могут определяться как размерно-весовыми особенностями самок, так и особенностями среды обитания (Reading, 2007). Выявление количественных закономерностей формирования плодовитости амфибий позволит использовать их для прогнозирования способности популяций к самовоспроизведению. Поэтому изучение репродуктивной экологии (временные закономерности нерестовых миграций, условия зимовки, размерная и половая структура популяций, репродуктивные характеристики самок и т.д.) бесхвостых амфибий представляется в современных условиях актуальным и необходимым для разработки принципов сохранения их популяций.

К числу наиболее массовых видов бесхвостых амфибий в долинах рек бассейна Дона относятся жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina*), чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*) и лягушка озёрная (*Pelophylax ridibundus*) (Шляхтин и др., 2005). Репродуктивные характеристики этих видов исследованы во многих частях ареала (Белова, 1959; Аврамова и др., 1976; Бобылев, 1989; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009; Антонюк, Панченко, 2014; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990; Rafińska, 1991; Cogălniceanu, Miaud, 2004). На территории долин левобережных притоков Дона подобные аспекты биологии исследованы крайне недостаточно. Поэтому определение количественных параметров связи числа яиц и веса половых продуктов с длиной и весом тела самок этих видов амфибий представляется актуальной задачей, решение которой позволит перейти к формированию более фундаментальных представлений о роли этих животных в переносе вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.

Цель работы – изучение временных и количественных характеристик процесса репродукции в популяциях трёх видов бесхвостых амфибий (жерлянки краснобрюхой, чесночницы обыкновенной и лягушки озёрной) в условиях долины р. Медведица.

Основные задачи:

1. Установить особенности фенологии нерестовых миграций модельных видов бесхвостых амфибий (выявить пороговые значения температуры среды, даты их наступления, соответствующие началу, кульминации и окончанию явления) и провести сравнительный анализ их фенологических фаз.

2. Оценить трансформацию основных параметров зимовки на примере *P. fuscus* (даты начала, окончания и продолжительности зимовки, фазы предзимовочной эстивации, глубины размещения в почвенном профиле) в условиях изменения климата на севере Нижнего Поволжья.

3. Выявить особенности и временную динамику размерной и половой структуры популяций бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций.

4. Количественно оценить уровень точности определения плодовитости самок бесхвостых амфибий методом подсчета выборки яиц на примере чесночницы обыкновенной.

5. Определить ключевые репродуктивные характеристики самок, а также количественную зависимость числа яиц и веса половых продуктов в период прибытия в нерестовые водоёмы от размерных и весовых характеристик.

Защищаемые положения:

1. Дата начала миграций видов бесхвостых амфибий определяется особенностями хода температуры в течение конкретного года, а последовательность их прибытия в нерестовые водоёмы – критической температурой воды специфической для каждого вида.

2. Бóльшая часть сокращения продолжительности зимовки *P. fuscus* произошла во второй половине XX в. и обусловлена в основном смещением на более ранние сроки начала нерестовых миграций.

3. На фоне потепления климата в популяциях *P. fuscus* происходит увеличение доли самок, сокращение числа яиц в овариях и веса половых продуктов, а у *P. ridibundus* – половая структура остается стабильной с преобладанием самцов в популяциях при сохранении уровня репродуктивных характеристик самок.

4. Частичный подсчет яиц в овариях позволяет формировать представления об уровне плодовитости самок бесхвостых амфибий со «взрывным» типом нереста (explosive breeders) при высоком уровне точности результатов.

Научная новизна. Выявлены региональные особенности и уточнены температурные параметры, характеризующие условия нерестовых миграций массовых видов бесхвостых амфибий. Установлена последовательность нерестовых миграций видов в пойменных экосистемах р. Медведица. Определена критическая температура начала нерестовых миграций *P. fuscus*, существенно отличающаяся от ранее установленных значений. Впервые показаны закономерности трансформации параметров зимовки *P. fuscus* и дан прогноз деграда-

ции этой фазы годового цикла вида за счет более раннего начала нерестовых миграций в весенний период. Показаны основные тенденции изменения размерной и половой структуры популяций массовых видов бесхвостых амфибий. Впервые проанализированы репродуктивные характеристики самок трёх видов бесхвостых амфибий в условиях севера Нижнего Поволжья. Определен вклад размерно-весовых факторов в формирование репродуктивных характеристик бесхвостых амфибий исследованных видов. Впервые количественно обоснован уровень точности определения плодовитости самок амфибий со «взрывным» типом нереста на примере *P. fuscus*. Предлагаемая методика позволяет существенно снизить исследовательское усилие при сохранении приемлемого для экологических исследований уровня точности результатов.

Теоретическая и практическая значимость.

Полученные результаты вносят вклад в понимание временных закономерностей нерестовых миграций бесхвостых амфибий, позволяют прогнозировать последовательность наступления основных фенологических фаз данного явления. Результаты исследования показывают вековые тренды изменения параметров зимовки *P. fuscus*. Проанализирована размерная и половая структура популяций трех видов бесхвостых амфибий, показаны тенденции их изменения. Установлены основные репродуктивные характеристики самок этих видов (число яиц в кладке, вес половых продуктов и его доля от веса тела) и оценен вклад размерно-весовых и некоторых биологических особенностей в их формирование. Определены минимальные размерно-весовые характеристики самок, при достижении которых возможно начало синтеза половых продуктов. Оптимизированная методика определения плодовитости, основанная на частичном подсчете яиц, может быть применена к видам со «взрывным» типом нереста (чесночницы, жабы, бурые лягушки и т.п.) для снижения исследовательского усилия для установления этой характеристики при сохранении приемлемого уровня точности результатов. Полученные данные могут быть использованы в ВУЗах при чтении курсов «Герпетология», «Популяционная экология», «Экология», а также при ведении Большого практикума.

Личный вклад автора. Автор лично принимал участие в постановке цели и формулировании задач исследования, в сборе полевого материала, выборе и реализации методик его камеральной и статистической обработки, а также в обсуждении полученных результатов. Доля личного участия автора в сборе материала, его обработке и подготовке текстов публикаций пропорциональна числу соавторов и составляет от 30 до 100%.

Аппробация работы и публикации.

Основные результаты диссертационного исследования были доложены на четырёх всероссийских и международных конференциях, в том числе на 3-й Международной научной конференции «Проблемы изучения краевых структур биоценозов», (Саратов, СГУ, ИПЭЭ РАН, 2012 г.), VI и VII Региональных научных конференциях «Исследования молодых ученых в биологии и экологии» (Саратов, СГУ, 2014 г., 2015 г.), Международной конференции «Современные проблемы эволюции и экологии. Любимцевские чтения – 2015. (Ульяновск, УлГПУ, 2015 г.).

Основные положения исследования отражены в 14 печатных работах, включая 10 статей в журналах, рекомендованных перечнем ВАК МОН РФ.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 171 странице и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 279 литературных источников (в том числе 210 на иностранных языках). Текст диссертации включает 39 таблиц и иллюстрирован 12 рисунками.

Благодарности. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01248).

Глава 1. РЕПРОДУКТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ (обзор литературы)

1.1. Половой диморфизм бесхвостых амфибий

Различие средних размеров тела взрослых самцов и самок, характерное для большинства видов животных, определяет феномен полового диморфизма (sexual size dimorphism) (Lovich, Gibbons, 1992). Для многих видов бесхвостых амфибий половой диморфизм хорошо выражен: у 90% видов этой группы животных одновозрастные самки заметно крупнее самцов по размерно-весовым характеристикам (Shine, 1979). Данная закономерность в основном поддерживается объяснением, предложенным еще Ч. Дарвином (1874; цит. по: Shine, 1988): более крупные самки обеспечивают больший вклад в размножение через откладку заметно большего числа яиц. Преобладание самок по размерам и весу более существенно проявляется у амфибий с «взрывным» типом нереста (explosive breeders, т.е. откладывающих яйца единомоментно, одной целостной кладкой и имеющих относительно компактный по времени период нереста конкретной особи). Именно у таких видов отбор поддерживает формирование наиболее выраженного полового диморфизма и преобладание самок более крупных по сравнению с самцами (Woolbright, 1983; Nali et al., 2014).

Обратное соотношение размерно-весовых характеристик полов бесхвостых амфибий (обратный половой диморфизм) (Fu et al., 2007) следует считать скорее исключением из общей закономерности (Katsikaros, Shine, 1997). Такая выраженность полового диморфизма обнаружена у немногих видов, например у *Pelobates syriacus* (Rot-Nikčević et al., 2001; Roşioru et al., 2012; Cogălniceanu et al., 2013, 2014) и *Rana arvalis* (Ляпков и др., 2007, 2010; Песков, Петренко, 2014). Еще реже встречается отсутствие устойчивого полового диморфизма по

размерно-весовым характеристикам, в частности у представителей рода *Bombina* (Radojičić et al., 2002; Di Cerbo, Biancardi, 2012).

У ряда видов амфибий установившееся нетипичное в целом для таксономической группы соотношение размеров и веса тела самцов и самок определяется специфическими особенностями биологии размножения. Так, для остромордой лягушки установлено, что различия в размерах полов составляют часть специфической репродуктивной стратегии. Такая стратегия может быть обусловлена климатическими особенностями, характерными для региона обитания конкретной локальной популяции. Она отчетливо проявляется в популяциях остромордой лягушки из более южных частей ареала, в которых самки созревают и приступают к участию в размножении раньше самцов на год при относительно меньших размерах тела, а в северных популяциях размерно-весовой половой диморфизм может вообще отсутствовать (Ляпков и др., 2010). В то же время, тенденции выраженности полового диморфизма в различных возрастных группах локальных популяций остромордой лягушки не всегда оказываются устойчивыми. Это дает основания предполагать влияние условий развития головастиков в водоеме в течение конкретного сезона на формирование стартовых размеров при метаморфозе сеголетков отдельной когорты данного вида.

Степень выраженности полового диморфизма бесхвостых амфибий также может быть тесно связана со стратегией их размножения. Примерно у 5% видов бесхвостых амфибий, более крупные размеры самцов обусловлены половым отбором в условиях характерного для вида репродуктивного поведения: активная конкуренция за спаривание с присутствием антагонистических, агрессивных взаимодействий (поединков) между самцами, предшествующих амplexусу (Shine, 1979; Katsikaros, Shine, 1997). Также установлено, что чем менее выражена забота самцов амфибий о потомстве, тем выше плодовитость самок, тем в большей степени естественный отбор поддерживает увеличение их размеров и, соответственно, более выражен половой диморфизм (Han, Fu,

2013). Однако по данным других исследователей связь полового диморфизма с эволюцией форм заботы о потомстве опровергается (Monroe, Alonzo, 2014).

Уровень количественного развития полового диморфизма в отдельных поколениях холонокровных видов животных может испытывать значительное влияние температуры воды в период личиночного развития (Ketola et al., 2012). Климат и географическая широта местности, в которых обитают локальные популяции бесхвостых амфибий, также могут определять варьирование их размерно-веса полового диморфизма (Ляпков и др., 2010; Schäuble, 2004). Во многих исследованиях соотношения средних размеров самцов и самок в популяциях бесхвостых амфибий уровень полового диморфизма оказывается следствием различий среднего возраста особей этих полов (Monnet, Cherry, 2002): особи пола, более крупного по размерно-весовым характеристикам, как правило, также имеют больший возраст.

Таким образом, в результате анализа современных исследований полового диморфизма бесхвостых амфибий установлено, что различия по размерно-весовым характеристикам – широко распространенное явление в этом отряде позвоночных животных. Однако, степень количественной выраженности этого явления изучена недостаточно, причем даже для обычных видов, в том числе тех, которые обитают в долинах рек северной части Нижнего Поволжья. Учитывая высокую степень вариабельности полового диморфизма, как в пределах ареала вида, так и в популяциях соседних водоёмов, исследование этого явления представляется актуальной задачей репродуктивной экологии популяций бесхвостых амфибий.

1.2. Влияние размерно-весовых признаков и упитанности на репродуктивные характеристики бесхвостых амфибий

Репродуктивные характеристики самок большинства видов бесхвостых амфибий (число яиц в кладке, вес половых продуктов и т.д.) – это ключевые

биологические особенности, способные, наряду с другими факторами, определять динамику численности, перспективы состояния и развития их популяций. Основными предикторами, от которых зависит этот комплекс признаков, считаются размерные и весовые характеристики особей (Kuramoto, 1978; Cummins, 1986; Gibbons, McCarthy, 1986; Mitchell, Pague, 1994; Cherdantsev et al., 1997; Jaafar et al., 1999; Gunzburger, 2006; Reading, 2009; Hartmann et al., 2010; Liedtke et al., 2014). Причем для некоторых видов бурых лягушек, например, *Rana arvalis* в качестве дополнительного предиктора плодовитости, наряду с длиной тела (*SVL*), предлагается использовать также длину бедра (*f*), очевидно, предоставляющую ряд конкурентных преимуществ при формировании репродуктивных характеристик (Cherdantsev et al., 1997).

Отсутствие отчетливой связи репродуктивных характеристик с длиной и весом тела самок бесхвостых амфибий встречается скорее как исключение из общей закономерности. В таких случаях значительно в большей степени оказывают влияние факторы окружающей среды, действующие в период овогенеза, а также ответная реакция организма на их воздействие, реализованная в виде специфической репродуктивной стратегии, например, у квакши *Hyla ca-lypsa* (Lips, 2001) и у многих видов *Leptodactylus* (Prado, Haddad, 2005).

Вероятно, в наибольшей степени отсутствие таких связей характерно именно у видов с преобладающим в течение годового цикла наземным образом жизни. Например, в отличие от амфибиотических лягушек, у некоторых видов, обитающих на суше часто вдали от водоемов (*Rana dalmatina* и *R. temporaria*), число яиц в кладке может не иметь статистически значимой корреляции с длиной тела (*SVL*) (Bosbach et al., Weddelling et al., 2003). Репродуктивные характеристики (число яиц в кладке, вес одного яйца) у таких видов подвергаются также влиянию продолжительности периода активности, варьирующего в связи с метеорологическими условиями обитания конкретных локальных популяций (Liao et al., 2016).

Некоторые виды бесхвостых амфибий в качестве репродуктивной стратегии используют способ синтеза половых продуктов, определяемый балансом

вклада вещества и энергии в рост и размножение. Некоторые локальные популяции *R. temporaria* нерестятся в прудах с нестабильным гидрологическим режимом. В качестве адаптации к условиям пересыхания нерестовых водоемов до завершения развития головастиков установлено сокращение числа яиц в кладке почти на 25%, по сравнению с постоянными водоёмами, при сохранении веса яиц (Loman, 2001).

Вклад вещества и энергии в репродукцию у самок бесхвостых амфибий обычно характеризуется долей половых продуктов от сухого веса тела. У многих видов она составляет около 30% (Boyd, Goodyear, 1971; Ryser, 1989; Jahn, 1998; Lyarkov et al., 2002). Сходный уровень вклада в репродукцию установлен при выражении его в энергетическом эквиваленте (около 29% от объема ассимилированного вещества) у некоторых тропических видов, самки которых имеют до 9 кладок за год (Grafe et al., 1992).

Несколько меньший вклад вещества в размножение характерен для представителей рода *Bombina* (*B. bombina* – в среднем 20.6% и *B. variegata* – 26.3%) (Rafińska, 1991). Для этих видов характерно неполное выметывание самками половых продуктов при нересте, составляющее 40 – 60% от веса овариев в момент прихода в нерестовый водоем (Cogălniceanu, Miaud, 2004) и последующая резорбция неотложенных яиц. В данном случае, очевидно, также можно предполагать наличие специфической репродуктивной стратегии, учитывающей баланс затрат на репродукцию и рост при широко распространенном нересте даже в относительно небольших водоемах с потенциально нестабильным гидрологическим режимом в период развития головастиков. Самки травяной лягушки (*R. temporaria*) также имеют несколько меньший вклад вещества в половые продукты относительно веса тела около 15 – 16% (Smith, 1950).

На примере многих видов было показано, что мелкие самки амфибий вкладывают в потомство относительно меньше энергии, чем более крупные особи (Castellano et al., 2004; Camargo et al., 2005). Увеличение репродуктивного вклада (доли веса овариев от веса тела живых особей) при увеличении размеров тела самки от 13 до 22% отмечено, например, для *Bufo bufo* (Reading, 2009).

Абиотические факторы среды, например, свойства субстрата, лежащего в основе формирования почвы, могут оказывать опосредованное влияние на размер кладки и вес яиц у бесхвостых амфибий с преобладающим в течение годового цикла наземным образом жизни (например, *Bufo calamita* и *Pelobates cultripes*: Gomez-Mestre et al., 2008). Очевидно, такое воздействие происходит через отличия в микроклимате биотопов, сокращение размеров тела и формирование иного ритма активности в течение теплого сезона.

На формирование определенного уровня плодовитости некоторых видов бесхвостых амфибий может также оказывать влияние численность локальной популяции вида. В периоды высокого обилия возможно преобладание относительно мелких молодых самок, что ведет к снижению популяционной плодовитости и может считаться одним из механизмов регуляции численности популяции (Green, Middleton, 2013; Green, 2015).

Трофические условия в течение года, предшествующего нересту, могут оказывать существенное положительное влияние как на рост особей бесхвостых амфибий, так и на репродуктивные характеристики (число яиц в кладке, вес одного яйца). Экспериментально показано, что при усиленном питании *Rana temporaria* происходит увеличение числа откладываемых яиц, а также среднего веса яйца (Lardner, Loman, 2003). Увеличение упитанности самок в период, предшествующий нересту, в том числе при зимовке с более низкой температурой среды, ведет к увеличению размерно-весовых характеристик откладываемых яиц (Tomavsević et al., 2007).

Вес яйца, наряду с трофическими факторами, во многом определяется температурой среды в период овогенеза. Так, у *Bombina orientalis* в условиях достаточного количества пищевых ресурсов, но при более высокой температуре, вес формирующихся яиц оказывается значительно меньше, чем в условиях недостатка пищи, но при более низкой температуре. Показано также, что уменьшение веса яйца этого вида амфибий может оказывать существенное негативное влияние на выживаемость личинок (Kaplan, 1987). Лабораторные исследования на примере *Hyla intermedia* показали негативную связь числа яиц

в кладке и количественных характеристик роста и развития головастиков, но положительную связь с ними размера яйца (Caddedu, Castellano, 2012).

Большой вес яйца (вклад самок в репродукцию) имеет особенно важное адаптивное значение в условия стрессового воздействия среды в период развития головастиков, например, при ацидификации водоёмов (Räsänen et al., 2005, 2008). Большой стартовый запас питательных веществ и энергии в яйце позволяет ускорить темпы роста и развития, что обеспечивает более раннее завершение цикла развития в водоеме до стадии метаморфоза и большую дистанцию расселения сеголетков (метаморф, особей амфибий, только что завершивших метаморфоз). В условиях пересыхающих водоемов большой родительский вклад в размножение существенно повышает выживаемость потомства.

Варьирование веса одного яйца может быть сопряжено с фенологическими особенностями конкретных локальных популяций. Например, откладка более крупных яиц в условиях Англии происходила обычно в популяциях с более ранними датами нереста (Beattie, 1985). Данную закономерность, вероятно, не следует считать однозначной, поскольку по результатам других исследователей этого вида более крупные яйца могут быть отложены при более позднем нересте или в популяциях более северных или восточных (Koskela, Pasanen, 1975).

Повышение температуры среды в течение различных периодов годового цикла может оказывать существенное влияние на уровень плодовитости многих видов амфибий. Так, повышение температуры воды в период размножения на 8 °C у видов с порционным нерестом (например, *Lissotriton helveticus*) вдвое снижает количество откладываемых яиц, что в условиях глобального потепления существенно при оценке перспектив выживания популяций таких видов (Galloy, Denoël, 2010).

Смягчение условий зимовки, связанное с глобальным потеплением климата, двумя путями снижает приспособленность бесхвостых амфибий. С одной стороны, зимовка при более высокой температуре среды увеличивает траты на обмен веществ и снижает уровень упитанности особей, а, следовательно,

выживаемость в этот период. С другой – в таких условиях формируются самки с относительно меньшими размерами тела и весом, что в дальнейшем значительно уменьшает их плодовитость (Reading, 2007).

Уровень упитанности, достигнутый за период, предшествующий нересту, может определять дифференциацию поведенческой стратегии самцов некоторых видов бесхвостых амфибий в период нереста (например, *Bufo woodhousii* и *B. cognatus*). Более упитанные особи становятся активно вокализирующими, тогда как менее упитанные – реализуют менее энергозатратную стратегию самцов- «сателлитов» (Leary et al., 2004).

Количество липидов, депонированных у бесхвостых амфибий в основном в жировых телах, достаточно содержательно характеризует упитанность особей, которая оказывает значительное влияние на количественные аспекты протекания цикла гонад этих животных и, как следствие репродуктивные характеристики (Fitzpatrick, 1976; Iela et al., 1979; Pramoda, Saidapur, 1984; Kanamadi et al., 1989; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990). Степень упитанности самок амфибий определяет до 41% дисперсии их плодовитости, а совокупность двух характеристик – веса тела и упитанности – объясняет до 85% индивидуальной вариации плодовитости (Reading, Clarke, 1995).

На содержание жира в теле оказывают существенное влияние температурные условия зимовки в наземных условиях (Reading, Clarke, 1995). Сходные тенденции были показаны при анализе влияния широты размещения локальной популяции *Rana temporaria* (т.е. температуры и продолжительности периода активности) на вес жировых тел и печени у особей данного вида (Jönsson et al., 2009), а также для *Rana chensinensis*, формирующей большие запасы энергии в предзимовочный период при обитании в условиях более низкой температуры среды (Chen et al., 2011). Размеры особей амфибий и уровень их упитанности существенно увеличиваются в связи с проявлениями сезонности климата, большей выраженностью холодного периода и продолжительностью стадии зимовки в годовом цикле этих животных (Valenzuela-Sánchez et al., 2015).

Установленная для многих видов бесхвостых амфибий возможность влияния размерно-возрастных характеристик, а также факторов окружающей среды (в том числе действующих в период зимовки) на репродуктивные характеристики самок требует детального количественного исследования такого воздействия на примере конкретных видов. Определение степени такого воздействия приобретает особую актуальность при трансформации регионального климата на севере Нижнего Поволжья на фоне глобального потепления.

1.3. Влияние трансформации климата на фенологию, репродуктивную экологию и состояние популяций бесхвостых амфибий

Температура среды – ключевой экзогенный фактор, определяющий время наступления основных фаз годового цикла бесхвостых амфибий в умеренных широтах, приобретает особое значение для инициации их репродуктивного поведения (Brizzi, Corti, 2006). Температура в течение достаточно длительного периода, предшествующего началу нерестовых миграций, может оказывать существенное влияние на дату начала этого фенологического явления в годовом цикле бесхвостых амфибий. Так, ранее в условиях южной Англии Редингом и Кларком (1995) на примере *Bufo bufo* было показано влияние средней температуры воздуха в течение месяца до начала нереста на календарную дату откладки первых яиц самками данного вида. Сходные эффекты температуры воздуха были отмечены в Румынии для *Rana dalmatina* (Hartel et al., 2007 b).

Особое значение имеют пороговые значения температуры среды, при ее понижении после окончания периода зимовки (в течение предрепродуктивного и репродуктивного периодов). Температура ниже 4 °С, действующая в течение длительного периода времени, может оказаться летальной для бесхвостых амфибий, особенно для представителей рода *Rana*, многие из которых зимуют в водоемах (Berger, 1988). Близкие пороговые значения температуры, необходимые для выживаемости личинок получены, в том числе, для тропических ви-

дов *Rana* (4.9 °C), обитающих в высокогорье (Lai et al., 2003). Однако, учитывая, что зимовка особей таких видов происходит, как правило, в водотоках в условиях наличия ледового покрова, температура воды крайне редко и на очень непродолжительное время достигает подобных пороговых значений. Температурный режим водоемов, обусловленный физическими свойствами среды, обеспечивает стабильные условия зимовки и выживание значительной части популяции в этот период. Экстремальные погодные события, учащающиеся в связи с глобальным потеплением климата, часто могут служить основной причиной снижения плодовитости самок и выживаемости сеголетков амфибий (Cañuela et al., 2016).

Дата начала нерестовых миграций многих видов жаб определяется не столько динамикой температуры воздуха или наличием атмосферных осадков в предшествующий этому явлению период, сколько фазами лунного цикла. Например, миграции жабы серой (*Bufo bufo*) в нерестовые водоемы начинаются при растущей луне (Grant et al., 2009; Arnfield et al., 2012; Kusano et al., 2015). В то же время у прочих видов амфибий (лягушек, квакш, саламандр) динамика освещенности открытых (необлесенных) биотопов, обусловленная сменой фаз луны, оказывает влияние в основном на общую активность (трофическое поведение, защита от контактов с хищниками), но не регулирует репродуктивные циклы (Luiselli et al., 2014).

На дату начала нерестовых миграций некоторых видов оказывает существенное влияние высота местности, где обитает локальная популяция. Например, сроки начала этого явления у травяной лягушки откладываются на 6 сут. с увеличением высоты над уровнем моря на каждые 100 м. Кроме того, для этого вида существенно достижение некоторой пороговой суммы положительных температур, в среднем 106 градусодней. Кульминация нерестового поведения происходит при достижении пороговой температуры воды 7 °C, хотя отдельные особи способны откладывать яйца при 3.1 °C (Beattie, 1985).

Фенология начала нерестовых миграций в конкретных популяциях определяется также действием целого ряда ландшафтно-географических факторов

(широта, долгота, удаленность от берега моря – степень океанического влияния на климат) (Sparks et al., 2007). Например, дата начала нерестовых миграций камышовой жабы откладывается на 2.5 дня при перемещении с запада на восток на 1° долготы, т.е. наблюдается обратная зависимость даты от степени континентальности локального климата, степени смягчающего действия близости моря (Beebe, 1985).

В целом влияние увеличения высоты местности над уровнем моря и географической широты на репродуктивную экологию бесхвостых амфибий можно свести к следующим основным проявлениям (Morrison, Hero, 2003): 1) сокращение продолжительности периода активности, в том числе периода размножения; 2) удлинение периода личиночного развития; 3) укрупнение размеров тела всех стадий развития головастиков, а также сеголетков при метаморфозе; 4) увеличение размеров тела половозрелых особей в популяциях; 5) более позднее по возрасту половое созревание; 6) уменьшение количества кладок за сезон размножения (у видов с порционным нерестом); 7) увеличение веса кладки, но меньший вес половых продуктов самок относительно веса их тела; 8) продуцирование более крупных яиц.

В условиях глобального потепления климата во второй половине XX – начале XXI в. происходят существенные изменения в состоянии популяций многих позвоночных животных (Parmesan, 2006; Lavergne et al., 2010; Cahill et al., 2012; Pacifici et al., 2015). Амфибии считаются одной из таксономических групп животных наиболее чувствительных к действию комплекса метеорологических факторов, возникающих в связи с трансформацией климата (Alford, 2010). В этих условиях установлено, что у 60% видов бесхвостых амфибий наблюдаются сдвиги в фенологии размножения на более ранние сроки, сокращение продолжительности зимовки (Gibbs, Breisch, 2001; Blaustein et al., 2004).

К числу ключевых характеристик, претерпевающих наибольшие изменения при потеплении климата, относят температуру и количество осадков. Первый фактор оказывает наибольшее воздействие на фенологические аспекты биологии бесхвостых амфибий, тогда как второй фактор – на уровень выжива-

емости взрослых особей и, особенно, сеголетков, а также на структуру локальных популяций. Причем для популяций конкретных видов действие этих факторов может быть разнонаправленным и обычно требует специального исследования для выявления характера и последствий такого воздействия (Ficetola, Maïorano, 2016). Установлено также, что значительно бóльшую угрозу для выживания локальных популяций бесхвостых амфибий представляет не столько увеличение средней температуры среды, связанное с глобальным потеплением, сколько усиление контрастности температурных условий (перепадов температур, их изменения до экстремальных значений) в течение периода активности этих животных (Vasseur et al., 2014).

Кроме того, повышается чувствительность к действию некоторых внешних факторов, способных оказать влияние на смертность этих животных на различных стадиях развития, например, к ультрафиолетовому излучению; возникают условия для распространения новых для конкретных географических регионов инфекционных заболеваний (Blaustein et al., 2002, 2004, 2011; Cummins, 2003; Corn, 2005; Crucitti, 2012). Действие физических факторов и инфекционных агентов на эмбриональные стадии развития амфибий усиливается в условиях прогрессирующего снижения водности нерестовых водоёмов, обусловленной в свою очередь уменьшением высоты снежного покрова и запасов воды в нём (Corn, Muths, 2002; Corn, 2003). Для некоторых видов бесхвостых амфибий в результате комплексного воздействия климатических изменений в течение последних 100 лет документировано существенное сокращение площади ареала. Например, у *Pelobates fuscus* на Балканах оно составило около 13% (Džukić et al., 2005).

Виды бесхвостых амфибий с более ранними сроками нереста оказываются более чувствительными к изменениям климата, причем на стадии личиночного развития их ответная реакция включает как временные сдвиги начала этого периода на более ранние даты (Walpole et al., 2014), так и изменение продолжительности развития головастика (Diaz-Paniagua, 1992). В то же вре-

мя у видов с более поздними сроками начала нереста не наблюдается фенологического сдвига даты его начала (Walpole et al., 2012).

Количественные оценки величины фенологических сдвигов, связанных с потеплением климата, выполненные многими исследователями на основании анализа протяженных временных серий наблюдений, существенно различаются в различных частях умеренного пояса по степени выраженности, интенсивности происходящих изменений и специфичны применительно к конкретным видам бесхвостых амфибий. Например, в конце XX в. на востоке США наблюдался сдвиг даты начала вокализации большинства видов лягушек на 10 – 13 сут. по сравнению с началом этого века (Gibbs, Breisch, 2001). В течение последних 40 лет у половины видов бесхвостых амфибий южной части Канады подобные сдвиги составили от 19 до 37 сут. (Klaus, Loughheed, 2013). В тот же период времени (1978 – 2002 гг.) в Польше наблюдалось смещение даты начала нереста *Bufo bufo* на 8 – 9 сут. за 25 лет (Tryjanowski et al., 2003). В различных популяциях *Rana temporaria* в Финляндии за 150 лет (1846 – 1986 гг.) дата начала нерестовых миграций сместилась на относительно небольшой промежуток времени (наступает на 2 – 13 сут. раньше) (Terhivuo, 1988). В Англии за более короткий период времени (12 лет) в конце XX – начале XXI в. произошло более резкое смещение фенологических дат начала ключевых событий репродуктивного цикла *R. temporaria*. Наибольшие изменения произошли по дате образования нерестовых скоплений этих амфибий (более 17 сут.), менее выражены они применительно к началу нереста (около 10 сут.) и откладке яиц (7 сут.), причем отмечается удлинение периода между прибытием в нерестовый водоем и началом откладки яиц (10 сут.) (Scott et al., 2008). Для четырех из 10 исследованных североамериканских видов амфибий было показано значимое смещение даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки в течение 30 лет, составившее от 6 до 37 сут. за десятилетие (Todd et al., 2011).

Продолжительность гидропериода и водность водоёмов – один из ключевых факторов, определяющих успешность их использования для нереста некоторыми видами бесхвостых амфибий (Paton et al., 2002; Jakob et al., 2003;

Richter-Boix et al., 2006 *a*; Hartel et al., 2007; Hocking et al., 2008). Для амфибий, использующих для нереста постоянные водоемы, большее значение имеет температура в период развития, тогда как для видов, размножающихся во временных водоёмах – количество осадков в период размножения и личиночного развития (Richter-Boix et al., 2006 *b*).

У видов бесхвостых амфибий, для которых характерно наиболее раннее прибытие на нерест весной, при аномально ранней откладке яиц повышается риск гибели кладки при замерзании водоема. Однако ранний нерест не ведет к сопоставимо более раннему метаморфозу сеголетков: головастики, развивающиеся из рано отложенных яиц, имеют более продолжительный период развития и проходят метаморфоз при более крупных размерах тела. Перечисленные особенности могут повышать приспособленность и выживаемость сеголетков по сравнению с особями, начавшими развитие позднее (Loman, 2009). Фенологический сдвиг нереста северных популяций бесхвостых амфибий на более ранние даты, обусловленный потеплением климата, кроме того, ведет к необходимости выработки специфической стратегии противодействия хищникам (повышение подвижности головастиков, сокращение продолжительности личиночного развития и более ранний метаморфоз при меньших размерах тела) (Orizaola et al., 2012). Реализация подобных стратегий, очевидно, определяет увеличение приспособленности и выживаемости в течение личиночной стадии развития, но может уменьшать этих характеристики в течение первого года жизни сеголетков в наземных условиях.

Одна из основных причин деградации и исчезновения популяций амфибий при изменении климата – потеря мест размножения, обусловленная как пересыханием нерестовых водоемов, так и их трансформация, вызванная появлением инвазионных видов растений и животных (Middleton, Green, 2015). Прогрессирующее на фоне аридизации климата севера Нижнего Поволжья пересыхание пойменных озёр в поймах средних и малых рек левобережной части бассейна Дона определяет необходимость уделять более пристальное внимание исследованию половой и размерно-весовой структуры популяций бесхво-

стных амфибий для принятия научно обоснованных природоохранных решений, основанных на многолетнем мониторинге в регионе.

1.4. Влияние репродуктивных характеристик самок и экологических факторов на выживаемость сеголетков бесхвостых амфибий

Выживаемость сеголетков бесхвостых амфибий во многом зависит от размеров яиц в момент откладки (Ficetola, Bernardi, 2009). Размеры отложенных яиц оказывают существенное влияние на размерно-весовые характеристики, развивающихся из них сеголетков: например, из крупных яиц *Rana arvalis* формируются сеголетки большего веса, из мелких – меньшего (Черданцева и др., 2007). Один из аспектов выживаемости сеголетков – стратегия противодействия хищничеству в период личиночного развития – значимо увеличивается у потомства более крупных самок, способных производить большее количество (размер кладки) более крупных яиц, что находит экспериментальное подтверждение на примере представителей семейства Ranidae (Bennet, Murray, 2014). Важная характеристика, также определяющая уровень выживаемости сеголетков амфибий в первый год жизни в наземных условиях – уровень упитанности (накопленный в период личиночного развития запас липидов) (Scott et al., 2007).

Пересыхание водоемов до завершения метаморфоза головастиков амфибий может быть одним из ключевых факторов, определяющих уровень смертности, существенно превышающий по значению влияние хищничества на их популяции в пределах водоема (Mirabile et al., 2009). Кроме того, выживание головастиков до стадии метаморфоза и размеры сеголетков отрицательно коррелируют с количеством отложенных при нересте яиц (Berven, 1990). После расселения из нерестовых водоемов к ключевым факторам смертности сеголетков бесхвостых амфибий относятся потеря организмом воды, хищничество птиц и млекопитающих, гибель от автотранспорта (Bull, 2009).

Кроме величины репродуктивных характеристик, наблюдаемых в начале нерестового периода (количество и вес откладываемых яиц) на выживаемость когорты сеголетков оказывают существенное влияние условия в водоеме в период личиночного развития. Одним из ключевых внешних факторов, определяющих перспективы выживания когорты сеголетков, считается температура воды в период развития головастиков. Температурный режим в нерестовом водоеме во многом определяет уровень упитанности сеголетков в период метаморфоза и их жизнеспособность. Так, на примере двух локальных популяций травяной лягушки (*Rana temporaria*), было показано, что развитие при более низкой температуре среды (15 °С) значительно увеличивает упитанность сеголетков, что, очевидно, повышает вероятность переживания ими первой зимовки; с другой стороны, в популяциях другого региона (Хорватия) развитие при более высокой температуре (20 °С) увеличивает подвижность особей (длину прыжка), что также снижает риск смертности при хищничестве и вероятность выживания сеголетков в период после прохождения метаморфоза (Drakulić et al., 2016).

Половая дифференциация головастиков бесхвостых видов амфибий, устанавливаемая анатомически по строению гонад, у видов рода *Rana* происходит относительно рано, уже на 28–31 стадии развития по Гесснеру (подвижность и самостоятельное питание начинается у них на 25 стадии) (Ogielska, Kotusz, 2004; Buchholz et al., 2002).

Большие размеры сеголетков преимущественно наземных видов амфибий, развивающихся из кладок, отложенных более крупными самками, позволяют им использовать большую площадь территории вокруг нерестового водоема, которая определяется дистанцией их расселения после прохождения метаморфоза (Ponsero, Joly, 1998).

Второй вариант адаптивной стратегии, сопровождающейся увеличением размеров сеголетков при метаморфозе, реализуется у *Rana ridibunda*, обитающих в техногенно подогреваемых водоемах-охладителях и также ведет к увеличению выживаемости более крупных сеголетков, покидающих нерестовый

водоем после переживания периода зимовки на личиночной стадии (Фоминых, Ляпков, 2011). Приведенные авторами данного исследования результаты позволяют предполагать возможные в будущем изменения репродуктивной стратегии вида в условиях существенной трансформации температурного режима водоемов при потеплении климата.

Около половины энергии, затрачиваемой организмом бесхвостой амфибии в течение периода покоя (зимовки или эстивации), поступает из жировых тел (Seymour, 1973; Fitzpatrick, 1976). Упитанность сеголетков бесхвостых амфибий и количество резервных веществ, в том числе в жировых телах (начинают формироваться с 25 стадии развития) зависят от продолжительности личиночного развития: у короткоциклических видов (например, род *Bufo*) эти придатки гонад практически не сформированы, тогда как у имеющих более длительное развитие головастиков лягушек из сем. Ranidae они могут иметь весьма существенный вес, достигающий до 2 – 7% от веса тела (Gramapurohit et al., 1998). Однако у половозрелых особей *R. temporaria* их развитие относительно менее выражено: от 0.68 до 1.24% от веса тела (Smith, 1950; Krawczyc, 1971; Koskela, Pasanen, 1975; Jørgensen et al., 1979, 1981; Кутенков, 1991, 2009). Причем установлено, что у видов лягушек, зимующих в наземных условиях, относительный вес жировых тел меньше, чем у таковых, зимующих в воде, но для относительного веса печени показаны противоположные тенденции (Кутенков, 1991). Кроме того, на размерно-весовые характеристики и упитанность оказывает влияние гидропериод водоема, опосредованно определяющий продолжительность развития головастиков (Morey, 1998).

Размеры тела при метаморфозе считаются наиболее устойчивой и надежной мерой приспособленности сеголетков бесхвостых амфибий (по сравнению с продолжительностью развития головастиков), причем качество оценки данного признака оказывается более высоким у видов с относительно большим промежутком времени от метаморфоза до полового созревания (Earl et al., 2015). В то же время для *Pelobates fuscus* был установлен относительно близкий уровень приспособленности, выражающийся в достижении полозре-

лости, у особей проходящих метаморфоз как при малых, так и при больших размерах тела. Причем в условиях Австрии у небольшого количества мелких самцов с ранними сроками прохождения метаморфоза вероятность доживания до половозрелости оказалась даже выше, чем у более крупных особей с поздними датами метаморфоза (Schnidt et al., 2012).

Действие естественного отбора в период метаморфоза и расселения сеголетков направлено на более быстрый рост головастиков и прохождение метаморфоза при более крупных размерах тела. Реализация этих двух особенностей развития обеспечивает большую вероятность выживания сеголетков в период после прохождения метаморфоза: дифференциально выживают более крупные сеголетки, а также особи, прошедшие метаморфоз раньше (Smith, 1987; Berven, 1990; Goater, 1994; Chelgren, 2003; Chelgren et al., 2006;). В некоторых случаях меньшие размеры тела при метаморфозе не могут компенсироваться ростом особи в период активности до наступления первой зимовки (Altwegg, Reyer, 2003). У некоторых видов *Ranidae* преимущество в приспособленности крупных и рано метаморфизировавших сеголетков проявляются только в течение первого года жизни, а в течение второго года соотношение различных размерных и «временных» по прохождению метаморфоза групп в когорте выравнивается за счет повышенной смертности относительно более крупных особей (Smith, 1987).

Повышенная у крупных сеголетков жизнеспособность обусловлена, как правило, большими возможностями перемещения в равной мере и в водной, и в наземной среде, а также более высокой вероятностью поимки и потребления пищевых объектов (Cabrera-Guzmán et al., 2013). Следует также отметить, что в умеренных широтах наибольшая доля вариации доживания молодых особей бесхвостых амфибий до половозрелости обусловлена уровнем смертности в период личиночного развития в нерестовом водоеме, а уровень выживаемости сеголетков после прохождения метаморфоза, например, у *Ranidae*, сохраняется относительно постоянным в течение многих лет (Berven, 1990). В то же время имеются примеры отдаленного влияния условий развития головастиков при

различной плотности населения в нерестовом водоеме на выживаемость молодых особей. Так, среди сеголетков *Bufo bufo*, развивающихся в условиях низкой плотности головастиков, смертность в течение 18 недель после начала развития составляет только 3.2%, тогда как при высокой плотности – 33.3% (Goater, 1994).

На размерно-весовые характеристики сеголетков бесхвостых амфибий может оказывать существенное влияние антропогенная трансформация территории водосбора вокруг нерестовых водоемов. Так, восстановление задернованности пашни вокруг таких водоемов может увеличивать их гидропериод, а также повышать размеры особей сеголетков различных видов сем. Pelobatidae на 148%, что, очевидно увеличивает вероятность их выживания и достижения половозрелости (Gray, Smith, 2005).

Численность сеголетков в большей степени определяется плотностью населения головастиков в нерестовом водоеме, по сравнению с плотностью прошедших метаморфоз особей, причем при большей плотности головастиков формируются, как правило, сеголетки, имеющие значительно меньшие размеры тела. Следует также отметить, что уровень выживаемости головастиков в нерестовом водоеме не имеет существенных отличий при низкой и высокой плотности их населения (Altwegg, 2003). Однако, на примере головастиков *Bufo bufo spinosa*, установлено, что фактор высокой плотности негативно влияет на размеры сеголетков только в условиях высокой температуры воды (Indermaur et al., 2010).

В то же время, у видов с коротким циклом развития головастиков (54 – 63 сут.) (например, *Bufo terrestris*) и сеголетками, проходящими метаморфоз при относительно малой длине (7.5 мм) и весе тела (0.049 г), дифференциальная выживаемость более крупных особей наиболее значима в течение первых двух недель жизни в наземных условиях. Затем (в течение двух месяцев после метаморфоза) размерно-весовые характеристики оказывают значимое, но менее существенное воздействие на выживание особей (Beck, Congdon, 1999).

Закономерности формирования количественных характеристик развития сеголетков бесхвостых амфибий (продолжительность личиночной фазы развития, размеры при метаморфозе) могут определяться альтернативными механизмами в различных условиях среды. Степень генетической обусловленности, ограниченности пределов варьирования продолжительности развития головастиков и размеров сеголетков при метаморфозе наиболее велика в жестких природных условиях. Так, в тундре длительность личиночного периода канализирована и мономорфна независимо от размеров тела при метаморфозе. В популяциях, обитающих в условиях гор, генетически определяются как продолжительность развития, так и размеры сеголетков. В относительно более мягких погодно-климатических условиях равнин умеренных широт размеры сеголетков бесхвостых амфибий проявляют низкую наследуемость, но наблюдается большее значение условий среды в течение конкретного года, определяющих дифференциальную выживаемость более крупных особей (Berven, Gill, 1983).

У представителей семейства Pelobatidae количественные характеристики личиночного развития в большей степени определяются филогенетической принадлежностью к определенному роду, чем условиями среды в нерестовом водоёме. При этом в пределах данного семейства в различных родах реализованы все возможные варианты стратегий развития (короткий цикл, мелкие сеголетки – род *Scaphiopus*; длинный цикл, мелкие сеголетки – род *Pelodytes*; короткий цикл, крупные сеголетки – род *Spea*; длинный цикл, крупные сеголетки – род *Pelobates*) (Buchholz et al., 2002).

Уровень упитанности (вес печени и жировых тел) и размерно-весовые характеристики сеголетков многих видов бесхвостых амфибий определяются также плотностью их населения в нерестовом водоёме (Loman, 1999, 2002): при более высокой плотности формируются относительно мелкие особи с низким запасом питательных веществ (Crump, 1981; Richter-Boix et al., 2006; Vouchar et al., 2015). Например, вес тела сеголетков *Bufo bufo* при одиночном содержании головастиков из прудов с низкой плотностью их популяций может

быть на 11 – 35% выше, чем при высокой плотности головастиков в водоеме (Goater, 1994). В отдельных случаях малые размеры могут быть компенсированы более быстрым ростом уже в наземных условиях после прохождения метаморфоза и расселения сеголетков (Bouchard et al., 2015).

Большое значение для выживания головастиков до стадии метаморфоза имеет температурный режим нерестового водоема. Например, у представителей рода *Pelobates* при длительном действии температуры воды 32 °C наблюдается смертность 20 – 40%, а у выживших особей останавливается рост, возникает состояние, близкое к летаргии, и избыточное обводнение организма (Buchholz et al., 2002). Повышение температуры в период развития головастиков на 5 °C у некоторых видов может укорачивать продолжительность метаморфоза и даже несколько сокращать абсолютные (но не относительные) потери вещества на этой стадии развития (Orizaola, Laurila, 2009).

Пересыхание нерестового водоема по результатам большинства исследований может ускорять прохождение метаморфоза сеголетками бесхвостых амфибий, причем у отдельных видов оно не оказывает значимого воздействия на размеры особей и их выживаемость в этот период (Ryan, Winne, 2001).

Исследование влияния хищничества на продолжительность развития, дату наступления метаморфоза и размерно-весовые характеристики сеголетков бесхвостых амфибий показало противоречивые результаты. В присутствии хищных клопов сеголетки могут завершать развитие раньше и при меньшем весе тела, тогда как наличие хищных пауков ведет к отложенному метаморфозу и к увеличению массы тела при метаморфозе, но только в отсутствие водных клопов (Vonesh, Warkentin, 2006).

Выживаемость сеголетков некоторых видов рода *Rana*, может находиться в обратной зависимости от их численности (Harper, Semlitsch, 2007; Berven, 2009). Высокий уровень выживаемости сеголетков лесной лягушки в наземных условиях при низкой численности, очевидно, обусловлен уже состоявшимся действием отбора на стадии головастика, которое проявляется особенно сильно в субоптимальных или даже пессимальных условиях в период развития в

водоёме. Возможно, низкий уровень выживаемости сеголетков амфибий при высоком уровне их численности определяется меньшими их размерами (Harper, Semlitsch, 2007).

Ежегодное пополнение популяций амфибий происходит в основном в результате формирования огромной численности сеголетков, что характерно как для хвостатых, так и для бесхвостых амфибий (пополнение составляет 76 и 79% от численности родительской популяции (Salvidio, 2011). Выживаемость самок молодых амфибий в период обитания в наземных биотопах носит бимодальный характер: вдвое более низкий уровень этой характеристики установлен для сеголетков первого года жизни и для самок, впервые участвующих в размножении (Schmidt, Anholt, 1999). Увеличение смертности самок амфибий в течение первых лет участия в размножении, вероятно, следует считать особенностью, характерной для популяций многих их видов (Shirose, Brooks, 1995), особенно обитающих преимущественно в наземных условиях. Повышенный уровень смертности в нерестовых водоёмах в течение репродуктивного периода по сравнению с наземной фазой их годового цикла отмечен для многих видов амфибий (Unglaub et al., 2015). Расселение сеголетков амфибий происходит в основном в радиусе до 1 км от нерестового водоёма, поэтому состояние наземных экосистем именно в этих биотопах может оказывать наиболее существенное влияние на статус и перспективы сохранения их локальных популяций (Semlitch, 2007).

Таким образом, для формирования научно-обоснованного подхода к сохранению популяций бесхвостых амфибий, оценки перспективы их воспроизводства в условиях деградации нерестовых водоёмов в долинах рек требуется комплексное исследование временных закономерностей репродуктивной экологии, а также размерно-весовой структуры их популяций и репродуктивных характеристик широко распространенных видов.

Глава 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.

2.1. Физико-географическая характеристика района исследований

Территория, на которой проводились исследования репродуктивной экологии бесхвостых амфибий, располагается на юго-западных отрогах Приволжской возвышенности в пределах Лысогорского административного района Саратовской области. Модельные нерестовые озера находятся в междуречье двух притоков – рек Чивка и Карамыш – в центральной пойме и притеррасных понижениях левобережной части долины р. Медведицы. Физико-географическая характеристика района исследований была выполнена на основе анализа картографического материала (Учебно-краеведческий атлас..., 2013) и наблюдений на участке долины в среднем течении р. Медведица от пгт. Лысые Горы до с. Атаевка.

Геологическая основа данной местности образована Рязано-Саратовским прогибом Восточно-Европейской платформы (Русской плиты). Материнские подпочвенные породы состоят из водно-ледниковых песков ледникового (моренного) комплекса и аллювиальных песков четвертичного возраста. Грунтовые воды, подпирающие большинство пойменных озер, относятся к гидрокарбонатному типу с концентрацией солей до 1 мг/л. Рельеф местности аллювиальный в основном верхнечетвертичного, местами среднечетвертичного возраста. Высота над уровнем моря не превышает 140 м.

Для данного региона характерен континентальный засушливый климат. Среднегодовое количество осадков составляет 400 – 425 мм. Температура наиболее холодного месяца (января) находится в пределах 11.5 – 12.0 °С, наиболее жаркого (июля) – 21 – 22 °С. Среднегодовая температура составляет 4.5 – 5.0 °С.

Преобладающие типы почв – аллювиальные дерновые насыщенные и пески слабогумусированные. Основные типы растительности – широколиственные леса (дубравы, липодубравы), среди вторичных типов леса обычны липняки, кленовики, березняки и осинники. Пойменные леса представлены в основном дубравами, черно-ольшанниками (ольсами) и осокорниками. На незатапливаемых участках поймы и на надпойменных террасах были широко распространены посадки сосны в возрасте от 5 до 60 лет, которые в значительной степени оказались уничтоженными пожарами в течение аномально жарких и засушливых весны и лета 2010 г.

В качестве модельных водоёмов были использованы четыре озера, расположенных в пойме р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области): Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.), Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.) и «Черепашье» (51°21'52" с. ш., 44°49'05" в. д.). Используемые в качестве модельных для исследования амфибий озера относятся к типичным водоемам поймы р. Медведицы по площади и периметру береговой линии (рис. 2.1).

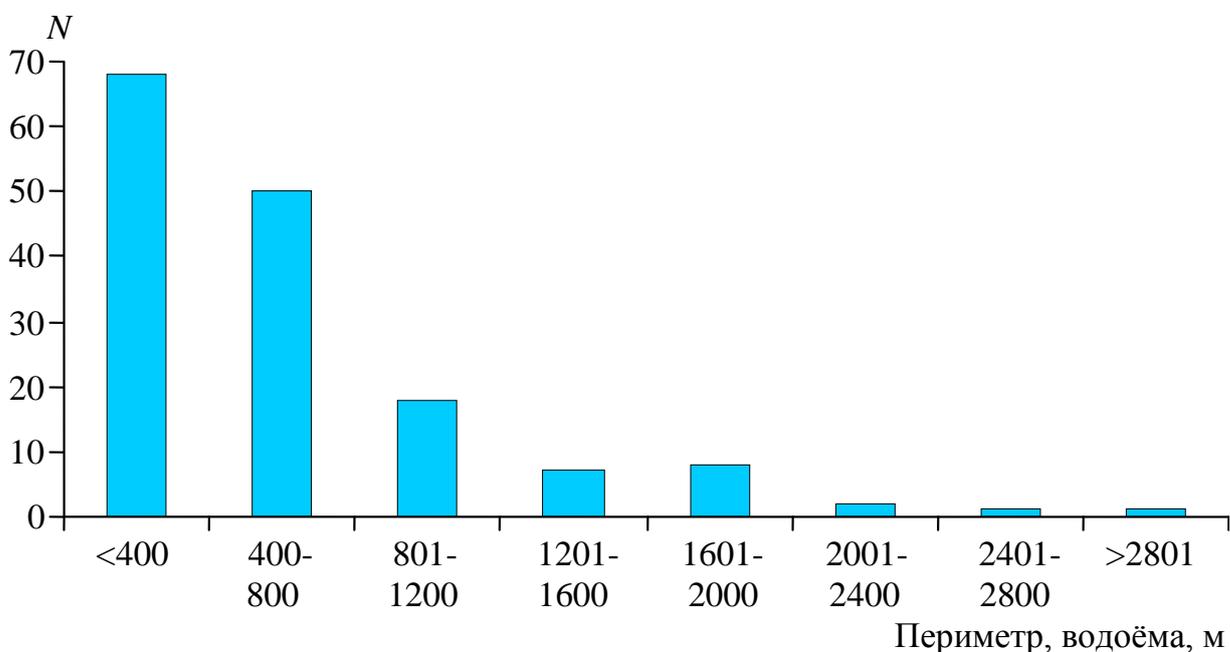


Рис. 2.1. Распределение пойменных озер по периметру акватории в среднем течении р. Медведицы на участке (от пгт. Лысье Горы до с. Атаевка)

Озеро Садок расположено в центральной пойме в 200 м от русла р. Медведицы. Котловина озера заполняется талыми водами в период снеготаяния и паводковыми водами в годы с высоким паводком, а в меженный период – грунтовыми водами. Глубина его достигает 3.5 м в период максимального заполнения в первой декаде апреля и до 0.5 м во второй половине лета, однако в маловодные годы озеро пересыхает полностью (июль – август 2012 – 2015 гг.). Площадь водного зеркала в период максимального заполнения котловины составляет 0.95 га, а к моменту окончания летней межени – 0.088 га. Хорошо прогреваемые мелководья в период нереста и развития личинок составляют более 70% площади этого водоема, а в период метаморфоза вся акватория озера мелководна и прогревается до дна до 26 – 28°C. В 2012 – 2015 гг. ввиду непостоянства гидрологического режима озеро Садок было лишено ихтиофауны.

Озеро Лебяжье – относительно крупный, мелководный притеррасный водоём в 1100 м от русла р. Медведица. Площадь его в период максимального заполнения в начале 2000-х гг. составляла более 12 га. Однако со второй половине первого десятилетия XX в. в связи с понижением уровня грунтовых вод это озеро характеризуется нестабильным гидрологическим режимом (его площадь в период максимального наполнения сократилась до 4.5 га); гидропериод сократился до 3.5 мес. в 2012 г.

Озеро Кругленькое – мелководный притеррасный пойменный водоем в 1400 м от русла р. Медведица (площадь около 0.45 га). В период максимального наполнения в апреле 2012 – 2015 гг. глубина составляла около 1.5 м. Озеро полностью пересыхало в межень в течение последних 4 лет. Большая часть площади котловины имеет глубину менее 1 м и пригодна для нереста бесхвостых амфибий. Температура воды в период метаморфоза составляла 22 – 24°C.

Озеро «Черепашье» – малое притеррасное пойменное озеро, расположенное в непосредственной близости от озера Кругленькое. Его площадь в период наибольшего заполнения составляла 0.42 га при глубине до 2.5 м, а минимальная (в конце периода расселения сеголетков) – 0.003 га при глубине 0.2 – 0.5 м. Озеро при значительном падении уровня и сокращении площади

акватории в 2012 – 2015 гг. не пересыхало полностью. Продолжительность гидропериода в течение этих лет была достаточной для завершения метаморфоза большинства видов бесхвостых амфибий, использовавших этот водоём в качестве нерестового.

2.2. Методика количественных учетов бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций

Бесхвостых амфибий отлавливали методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Корн, 2003; Corn, Bury, 1990), установленными вокруг исследуемых водоёмов в период схода снежного покрова до начала нерестовых миграций. Учёты заканчивали через неделю после попадания последних половозрелых особей исследуемых видов в ловчие цилиндры.

Применяли метод частичного огораживания нерестовых водоёмов: вокруг каждого из озёр было установлено не менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый (Ермохин, Табачишин, 2011). Ловчие цилиндры осматривали ежедневно один раз в сутки в утренние часы. Производили учёт количества особей каждого вида амфибий. На основании анализа динамики числа особей прибывших в нерестовый водоём в течение суток по каждому виду бесхвостых амфибий определяли дату наступления трех фаз нерестовых миграций: начало миграции (приход первых особей в нерестовый водоём), ее кульминации (пик прихода амфибий) и окончания (приход последних особей).

2.3. Методика изучения фенологии зимовки и нерестовых миграций бесхвостых амфибий

Дату начала нерестовых миграций определяли по появлению первых особей *P. fuscus*, перемещающихся от мест зимовки в нерестовый водоём в 2009 – 2014 гг. Учеты проводили методом линейных заборчиков с ловчими

цилиндрами (Корн, 2003; Corn, Bury, 1990), установленными вокруг исследуемых водоёмов за 3–5 сут. до начала нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Использовали метод частичного огораживания нерестовых водоёмов: вокруг каждого из озёр было установлено не менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый (Ермохин, Табачишин, 2011; Ермохин и др., 2012; Беляченко и др., 2014). Ловчие цилиндры осматривали ежедневно в утренние часы один раз в сутки.

При исследовании фенологии зимовки *P. fuscus* анализировали следующие основные характеристики: даты прекращения наземной активности вида, наступления состояния оцепенения в зимовальных камерах (дата начала зимовки: H_1) и начала нерестовых миграций (прекращение зимовки: H_2), а также продолжительность зимовки (H , сут.), фазы предзимовочной эстивации (E , сут.) и глубину залегания зимующих особей в почвенном профиле (S , см).

Температуру почвы в период зимовки регистрировали с точностью до 0.5°C с использованием термохронов iButton DS1921-F5, установленных на глубине 1.5, 2 и 2.5 м от поверхности почвы в горизонтах почвенного профиля, наиболее характерных для расположения зимовальных камер *P. fuscus* (Ермохин и др., 2013 б). Температуру определяли с ноября по май 2013–2015 гг. круглосуточно синхронно со временем регистрации данных на метеостанциях сети Росгидромета.

Температуру и относительную влажность воздуха измеряли с помощью логгеров DT-172, установленных на затененных участках северо-восточной экспозиции на уровне почвы вблизи озёр на расстоянии 50 – 80 м от нерестового водоема *P. fuscus*. Температуру воздуха измеряли с точностью до 0.1°C , относительную влажность воздуха – с точностью до 0.1%. Измерения параметров проводились в автоматическом режиме круглосуточно с периодичностью 3 ч (8 раз в сутки) с последней декады марта по последнюю декаду ноября, синхронно со снятием данных по временной схеме, принятой метеостанциями сети Росгидромета. Температуру воды в исследуемых нерестовых водоёмах определяли с точностью до 0.5°C с помощью термохронов iButton DS1921-F5,

установленных на глубине 0.5 м от поверхности воды. На каждом из водоёмов было установлено по три термохрона.

Каждый из термохронов предварительно был покрыт тонким слоем «жидкой резины». Нанесение такого покрытия обеспечивало водонепроницаемость датчика в течение всего периода его использования. Корректность использования датчиков с подобным покрытием была проанализирована Э. А. Розник и Р. Элфордом (Roznik, Alford, 2012) и показала, что его наличие позволяет получать температурные данные с приемлемым уровнем погрешности, не превышающим точность измерений термохронов данной модели ($\pm 0.5^{\circ}\text{C}$). Большинство обнаруженных этими авторами отклонений возникали в диапазоне температуры выше 30°C , а такой порог не был достигнут в водоёмах в период исследований.

По результатам сопоставления данных учётов амфибий с сезонным ходом температуры определяли несколько критических значений температуры, существенных для характеристики термобиологических особенностей видов в период нерестовых миграций. Устанавливали минимальные и максимальные значения температуры воды и воздуха в дни начала, кульминации и окончания миграции, а также рассчитывали среднесуточную температуру.

Статистическая обработка включала расчёт для каждой из исследуемых характеристик (дата наступления фенологической фазы нерестовых миграций, их продолжительность в сутках, температура воды и воздуха) средней арифметической, стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (min – max). После проверки гипотез о нормальном распределении (критерий Колмогорова – Смирнова) и равенстве дисперсий (*F*-критерий Фишера) для обнаружения различий между средними датами наступления фаз фенологического явления использовали непараметрический критерий Краскелла – Уолиса (множественные сравнения популяций). Парные сравнения (post-hoc тест) проводили по критерию Манна – Уитни. Для сравнения температурных характеристик (гипотеза о нормальности распределения не отклоняется, дисперсии не равны) применяли дисперсионный анализ (*F*-критерий Фишера в модификации Уэлча

для множественных сравнений видов и популяций). Парные сравнения (post-hoc тест) проводили по критерию Тьюки (при значимом тесте Левена, $P < 0.05$) или по критерию Даннета (при незначимом тесте Левена, $P > 0.05$). Различия по статистическим критериям признавали значимыми при $P < 0.05$.

2.4. Методика реконструкции фенологии зимовки и начала нерестовых миграций в 1892 – 2008 гг.

Пороговая температура среды (почвы, воды, воздуха), при которой возможна активность *P. fuscus* вне почвенного профиля была установлена ранее и составляет в среднем 4.5°C (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Данная температура в горизонте почвенного профиля, в котором находятся особи чесночниц, ограничивает период времени между двумя фенологическими датами: начало и окончание зимовки. Продолжительностью зимовки считали промежуток времени между датой наступления оцепенения особей *P. fuscus* в зимовальных камерах в почвенном профиле (при 4.5°C) и датой начала нерестовых миграций (при переходе температуры почвы в горизонте зимовки через 4.5°C в положительную сторону).

Промежуток времени между датой последнего появления особей этого вида на поверхности почвы и наступлением зимовки (состояния оцепенения) считали периодом предзимовочной эстивации. Продолжительность периода эстивации, как правило, обусловлена наличием и количеством атмосферных осадков, а также определяемой этим фактором величиной относительной влажности воздуха в приземном слое. Дату начала предзимовочной эстивации определяли, используя нижнее пороговое значение относительной влажности воздуха, при которой чесночницы появляются в сумеречное и ночное время на поверхности почвы. Оно в условиях севера Нижнего Поволжья составляет 50% (по данным наблюдений за активностью этого вида амфибий на территории наземного обитания в июне – августе 2014 – 2015 гг.). Ночная наземная

активность *P. fuscus* продолжалась не более пяти суток после даты последнего дождя с количеством осадков не менее 2 мм.

Для определения возможности наземной активности особей в конкретные дни и даты ее прекращения в 2009 – 2014 гг. использованы оригинальные данные о состоянии погоды (минимальная температура и минимальная относительная влажность воздуха), полученные на исследуемых участках, а также ретроспективные данные архива погоды, установленные на ближайшей к месту исследования действующей метеостанции «Октябрьский Городок» (WMO 34163). Эта метеостанция расположена в 55 км от модельных водоёмов. Однако сопоставление динамики среднесуточной температуры в районе исследований с данными этой метеостанции показал незначительность различий (не более 0.5°C). Кроме того, метеостанция «Октябрьский Городок» относится к числу опорных климатических станций в сети Всемирной Метеорологической Организации (WMO), поскольку обладает одним из наиболее обширных рядов архивных данных погоды в европейской части России. Ретроспективные данные получены для периода с 1892 по 2005 г. из архива погоды (Среднегодовая средняя..., 2005), с 2006 по 2008 г. – из архива погоды (Архив погоды..., 2014), с 2009 по 2014 г. использованы оригинальные данные, собранные авторами на песчаных гривах вблизи нерестовых озёр. Фенологические закономерности в период с 1892 по 2008 г. установлены на основании реконструкции температурного режима почвы на глубине зимовки *P. fuscus* и воды в нерестовых водоёмах на глубине до 0.5 м. Значения среднесуточной температуры среды были получены как средняя температура воздуха за 10 предшествующих дней. Отклонения расчетных значений от фактических (установленных на основании данных термохронов в 2009–2014 гг.) составляли от 0.1 до 0.5 °C, что не превышало погрешности измерения приборов моделей, использованных в работе.

Глубина залегания особей в почвенном профиле (S , см) была определена как наибольшая глубина в течение периода зимовки *P. fuscus*, на которой температура почвы составляла 3.5°C. В 2013–2014 гг. она была установлена по данным сезонной динамики температуры в период с ноября по май на глубине

1.5, 2.0 и 2.5 м. В период с 1963 по 2012 гг. для определения этой характеристики были использованы ретроспективные посуточные данные о динамике температуры в почвенном профиле (на глубине 2, 5, 10, 15, 20, 40, 60, 80, 120, 160, 240 и 320 см), полученные по результатам измерений на метеостанции Октябрьский городок (WMO 34163) (Температура почвы..., 2014). В этот период максимальная глубина размещения особей *P. fuscus* получена как расчетная величина, а анализ тенденций её изменения имеют характер реконструкции, не противоречащей эмпирическим данным по температурному режиму в горизонтах зимовки в 2013 – 2014 гг. и устойчиво воспроизводимому в предыдущие и последующие годы.

Статистическая обработка материала включала определение медианных дат начала и окончания зимовки, ее продолжительности, а также продолжительности предзимовочной эстивации. Определяли размах варьирования этих характеристик (min – max) за исследуемый период в целом и в отдельные выделенные периоды. Различия между средними исследовали при множественном сравнении с помощью критерия Краскела – Уоллиса (H test), post-hoc тесты выполнены по критерию Манна – Уитни (U) с учетом поправки Бонферрони.

При анализе глубины размещения особей *P. fuscus* в почвенном профиле использовали среднюю арифметическую. Множественное сравнение проводили методом дисперсионного анализа (ANOVA), а post-hoc тесты – по критерию Тьюки (Q) с учетом поправки Бонферрони. Различия по статистическим критериям признавали значимыми при $P < 0.05$.

Тренды изменения характеристик анализировали с использованием метода линейной регрессии. Значимость зависимостей определяли по *F*-критерию Фишера, а значимость коэффициентов регрессионных моделей оценивали по *t*-критерию Стьюдента. Долю объясняемой дисперсии фактических данных устанавливали по коэффициенту детерминации (R^2).

Периодичность изменения исследованных характеристик зимовки во временных рядах данных устанавливали методом вейвлет-анализа (непрерыв-

ное вейвлет преобразование, функция Морле). Величину периода значимых циклов определяли графически по участкам локальной мощности вейвлет спектров (Астафьева, 1996; Torrence, Compo, 1998; Cazelles et al., 2008). Конкретные проявления цикличности признавали значимыми при $P < 0.05$ (χ^2 -тест по методике К. Торренса и Г. П. Компо (Torrence, Compo, 1998)).

2.5. Методика изучения размерно-весовой и половой структуры популяций бесхвостых амфибий

Отлов сеголеток производили заборчиками из полиэтиленовой пленки длиной 10 м и высотой 0.5 м с 4 ловчими цилиндрами (по 2 с каждой стороны по краям заборчика) объемом 10 л (Корн, 2003). Ловчие цилиндры осматривали и очищали ежедневно. Вокруг каждого озера были установлены не менее 10 заборчиков. Пол амфибий определяли при помощи анализа вторичных половых признаков (наличие мозолей на предплечьях у *P. fuscus*). Длину тела (*SVL*) отловленных особей измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

При исследовании размерно-весовых характеристик бесхвостых амфибий применяли разные методические подходы к формированию выборок особей. Совокупность особей *P. fuscus* прибывающих на нерест в конкретное пойменное озеро рассматривали как локальную популяцию и определяли такие характеристики для выборок из каждого водоёма отдельно, т.е. выборки были стратифицированы по нерестовым водоёмам и по году исследования. Такой методический подход обусловлен высокой степенью репродуктивного консерватизма этого вида: половозрелые особи чесночниц возвращаются на нерест в тот водоём, в котором они появились из икры и проходили метаморфоз, а миграционный обмен между даже близко расположенными нерестовыми озерами практически отсутствует (Hels, 2002). У других видов амфибий, обитающих в долине р. Медведицы, – жерлянки краснобрюхой и лягушки озёрной – такое явление выражено слабо и возможен нерест в соседних водоё-

мах, особенно в маловодные годы, когда многие из озёр пересыхают или даже не образуются после снеготаяния и при отсутствии питания паводковыми водами. Такие виды оказываются пространственно организованы в форме метапопуляций, т.е. их нерестовые группировки в пределах конкретного водоёма могут значительно пополняться при миграциях за счет особей, нерестившихся в прошлые годы в других водоёмах. Поэтому при исследовании размерно-весовых и репродуктивных характеристик жерлянок и лягушек использовали интегральные выборки, полученные при объединении материала из различных нерестовых водоёмов.

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней длины тела самцов и самок отдельно (M), стандартного отклонения (SD) и размаха варьирования ($L_{min} - L_{max}$); нормальность распределения определяли по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по F -критерию Фишера. Поскольку распределение во всех случаях оказалось нормальным, а дисперсии не равны, для проверки гипотезы равенства средних между самцами и самками в каждой выборке использовали дисперсионный анализ ($ANOVA$) в модификации Уэлча. Уровень значимости при множественных сравнениях по этому критерию определяли с учетом поправки Бонферони.

Индекс полового диморфизма рассчитывали по формуле:

$$SDI = \left(\frac{SVL_f}{SVL_m} - 1 \right) * 100,$$

где SDI – индекс полового диморфизма, SVL_f – длина тела самки, SVL_m – длина тела самца (Lovich, Gibbons, 1992). Отличие распределения полов от 1 : 1 устанавливали с помощью критерия χ^2 .

2.6. Методика оценки эффективности определения плодовитости самок бесхвостых амфибий при частичном подсчете яиц на примере *Pelobates fuscus*

Самок для исследования ($N = 32$ экз.) отбирали из выборки бóльшего

размера рандомизированно с использованием генератора случайных чисел (алгоритм ANSI, реализованный в пакете программ Attestat 12.5). Полученная таким способом исследуемая выборка включала половозрелых самок различных размерно-весовых категорий, характерных для рассматриваемых популяций. Соблюдение данного требования к свойствам выборки обусловлено установленной ранее зависимостью плодовитости самок *P. fuscus* от длины и веса тела (Ермохин, Табачишин, 2011б).

Для определения плодовитости извлекали яичники, в которых полностью подсчитывали количество яиц. Данную величину принимали за контрольное значение (N_k , шт.), а затем сопоставляли с расчетным значением, полученным на основании значений среднего сухого веса яиц в пробах определенного объема, извлеченных из яичников ($N_{расч}$, шт.). Пробы для получения расчетных значений числа яиц в кладке отбирали, последовательно разделяя массу яиц на фрагменты, увеличивающиеся по числу яиц: 25, 50, 75, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400 и 450 яиц (до полного исчерпания). Отдельно подсчитывали число яиц в остатке, не укладываемом в данную схему.

Полученные пробы высушивали до постоянного веса в сушильном шкафу при температуре 90 °С. Взвешивание производили на электронных весах с точностью до 0.01 мг. Средний сухой вес одного яйца устанавливали как отношение веса пробы к числу яиц в ней, а число яиц в кладке – как отношение сухого веса всей массы яиц в яичниках к сухому весу одного яйца.

В качестве меры сходимости $N_{расч}$ и N_k использовали относительную погрешность расчета (δ_N , %), которую определяли по формуле:

$$\delta_n = \frac{N_{расч} - N_k}{N_k} \cdot 100,$$

где $N_{расч}$ – расчетное значение числа яиц в кладке; N_k – число яиц в кладке, полученное путем их полного подсчета (контрольное).

Для каждого варианта объема выборки отдельно определяли среднюю относительную погрешность (значения брали без учёта знака), а также – ее минимальное (δ_{min}) и максимальное (δ_{max}) значение (с учётом знака). Нормаль-

ность распределения оценивали по критерию Колмогорова – Смирнова (во всех выборках гипотеза о нормальности не отклоняется), равенство дисперсий – по F -критерию Фишера (дисперсии не равны). Исходя из этих свойств выборочных совокупностей, различия между средними арифметическими оценивали по t -критерию Саттерзвайта (Орлов, 2004). Различия признавали значимыми при $P < 0.05$.

2.7. Методика изучения репродуктивных характеристик бесхвостых амфибий

Анализ репродуктивных характеристик самок жерлянки краснобрюхой, лягушки озерной и чесночницы обыкновенной основывается на данных полевых исследований, выполненных в период нерестовых миграций этих видов в первой декаде апреля – второй декаде мая 2012 – 2015 гг. Исследованы четыре локальные популяции каждого вида, проходившие нерест в пойменных озёрах долины р. Медведица («Черепашье», Садок, Кругленькое и Лебяжье).

Длину тела (SVL) отловленных особей измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли, взвешивая их на электронных весах KERN CM60-2N с точностью до 0.01 г.

Сухой вес самок (W_{dry}) и половых продуктов устанавливали по стандартной методике (высушивание до постоянного веса при температуре 90 °С в сушильном шкафу с последующим взвешиванием на электронных весах KERN ABT 120-5DM с точностью до 0.1 мг). Долю половых продуктов от веса самки рассчитывали как отношение веса половых продуктов к весу самки с половыми продуктами (сухой вес).

Сухой вес одного яйца определяли, отделяя небольшой фрагмент кладки (50 – 100 яиц), подсчитывая число яиц в нем, высушивая до достижения постоянного веса и рассчитывая отношение веса данного фрагмента к числу яиц в нем. Количество яиц в кладке получали, вычисляя отношение сухого веса

кладки к сухому весу одного яйца (Ермохин и др., 2014). Всего было исследовано 107 самок *B. bombina*, 71 – *P. ridibundus* и 1084 – *P. fuscus*. Объем выборок самок бесхвостых амфибий, сделанных из различных локальных популяций в разные годы исследования, для анализа их репродуктивных характеристик показан в табл. 1.1.

Таблица 1.1

Объем выборок самок бесхвостых амфибий из популяций в долине
р. Медведица, использованных для определения плодовитости

Год	Водоём			
	«Черепашье»	Садок	Кругленькое	Лебяжье
<i>Bombina bombina</i>				
2013	–	4	19	3
2014	29	0	41	–
2015	8	0	3	–
Всего	37	4	63	3
<i>Pelophylax ridibundus</i>				
2013	–	27	1	4
2014	3	24	2	–
2015	0	7	3	–
Всего	3	58	6	4
<i>Pelobates fuscus</i>				
2013	–	144	37	185
2014	310	114	140	–
2015	70	47	37	–
Всего	380	305	214	185

Статистическая обработка данных включала расчет средней арифметической, стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (*min – max*); гипотеза о нормальности распределения проверялась по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по *F*-критерию Фишера. Распределение во всех случаях не имело значимых отклонений от нормального. При го-

могенности дисперсий (оценивали по тесту Левена) для проверки гипотезы равенства средних между выборками применяли дисперсионный анализ (*ANOVA*), при отсутствии гомогенности – этот метод реализовывали в модификации Уэлча. Post-hoc тесты выполнены с использованием критерия Манна-Уитни с учетом поправки Бонферрони для множественных сравнений. Парные сравнения средних выполнены по *t*-критерию Стьюдента (при нормальном распределении выборочных данных и равенстве дисперсий) или по *t*-критерию Саттерзвайта (при неравных выборочных дисперсиях: *F*-критерий Фишера).

Для сокращения размерности и выявления интегральных факторов, оказывающих влияние на репродуктивные характеристики самок был использован факторный анализ. При его проведении в качестве алгоритма выделения факторов из корреляционной матрицы использованы главные компоненты. При вращении факторные нагрузки получены методом вращения осей вариации нормализованных значений. После вращения факторы сохраняли ортогональность. Количество выделенных факторов и их структура определяется пороговой величиной собственного значения фактора, равной 0.75.

Согласованность варьирования размерно-весовых (длина тела, живой вес, сухой вес) и репродуктивных признаков (количество яиц в кладке, сухой вес одного яйца, вес половых продуктов, доля половых продуктов от сухого веса самки) определяли методом корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона r считали значимым при $P < 0.05$). При обнаружении значимой корреляции между характеристиками для выявления количественной меры связи проводили регрессионный анализ. Гипотезу линейности связи между ними проверяли с помощью дисперсионного анализа (*ANOVA*, *F*-критерий Фишера признавали значимым при $P < 0.05$). Адекватность полученных линейных моделей вида $y = a + bx$ оценивали по уровню значимости коэффициентов уравнения, а долю объясненной дисперсии – по коэффициенту детерминации R^2 .

Сравнительный анализ регрессионных моделей проводили методом ковариационного анализа (*ANCOVA*), проверяя гипотезы о гомогенности наклона

линий регрессии и совпадения точек пересечения функций с осью ординат. Различия признавали значимыми при $P < 0.05$.

Прогнозирование критических значений размерно-весовых характеристик самок – длина тела SVL_0 (мм), живой вес W_{live0} (мг) и сухой вес W_{dry0} (мг), при достижении которых возможно начало синтеза половых продуктов и начало участия в репродукции, было осуществлено решением регрессионных уравнений при значении аргумента принятом равным 1. Были использованы уравнения, в которых оба коэффициента (коэффициент регрессии и свободный член) были статистически значимы.

Все вычисления в ходе статистической обработки выполнены с использованием пакетов программ Statistica 6.0, PAST 2.17 и MS Office Excel (модуль AtteStat 12.5).

Глава 3. ФЕНОЛОГИЯ ЗИМОВКИ И НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

3.1. Особенности размещения в почвенном профиле чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в начале зимовки в долине р. Медведица

Чесночница обыкновенная – один из наиболее широко распространенных и многочисленных видов бесхвостых амфибий европейской части России, в том числе и на севере Нижнего Поволжья (Шляхтин и др., 2005). Однако многие аспекты биологии данного вида до настоящего времени остаются недостаточно изученными, в частности не определены условия и особенности гибернационного периода. Зимовка считается критическим периодом сезонного цикла жизни пойкилотермных животных, поскольку она определяет выживаемость видов и состояние отдельных локальных популяций. Особенно существенно воздействие условий этого периода на популяции амфибий, зимующих на суше (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Писанец, 2007; Wells, 2007).

В условиях Саратовской области зимует *P. fuscus* вблизи нерестовых водоёмов на участках с песчаной почвой с крайне разреженной травянистой растительностью, не образующей дерновины и более пригодной для закапывания. Все обнаруженные нами зимующие *P. fuscus* располагались в почвенном профиле несколько ниже уровня промерзания грунта. В течение предыдущих нескольких лет (2009 – 2012 гг.) этот показатель в районе исследований составлял в среднем 60 – 80 см (в малоснежные годы до 100 см) (Информационное..., 2012). Однако следует отметить, что в период с 1972 по 2007 г. в связи с климатическими изменениями отмечена устойчивая тенденция к сокращению глубины промерзания почвы в среднем на 2.1 см в год: за последние два десятилетия XX в. она уменьшилась на 46 см (Иванова и др., 2007). В дальнейшем

при сохранении тренда изменений глубина промерзания почвы может существенно повлиять на условия зимовки амфибий на суше.

Переход амфибий к состоянию зимовки определяется, прежде всего, температурным режимом. Необходимо отметить, что ранее в пределах ареала вида уже было показано критическое значение температуры, характерное для перехода *P. fuscus* к зимовке, составляющее $+9^{\circ}\text{C}$ (Гаранин, 1977; Кузьмин, 1999; Писанец, 2007). В условиях исследуемой территории, на которой обитают модельные популяции *P. fuscus*, устойчивый переход средней ночной температуры воздуха через $+9^{\circ}\text{C}$ в 2012 г. наблюдался в середине второй декады октября (рис. 3.1). В это время (в конце октября – начале ноября) *P. fuscus* обычно размещались несколько ниже глубины, характерной для состояния дневного покоя в период их активности с конца апреля по октябрь. Так, 4 ноября 2012 г. обнаруженные особи находились преимущественно на глубине от 40 до 70 см (табл. 3.1), причем сеголетки располагались в почвенном профиле значительно ближе к поверхности почвы, чем половозрелые особи. Последние в это время уже достигали горизонта, почвенного профиля, в котором, очевидно, будет проходить их зимовка (80 – 105 см).

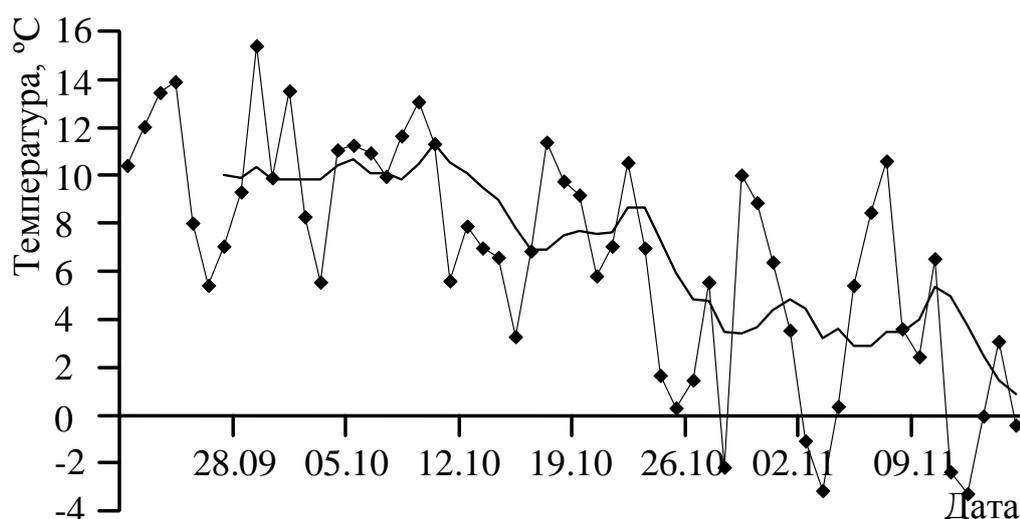


Рис. 3.1. Динамика средней ночной температуры в период перехода *P. fuscus* к зимовке (21 сентября – 14 ноября 2012 г.); линия тренда построена методом линейной фильтрации по 7 точкам

Второе критическое значение температуры, характеризующее условия зимовки *P. fuscus*, составляет $+3^{\circ}\text{C}$, поскольку именно такая температура обычно регистрируется в горизонтах почвенного профиля, в которых размещается на зимовку большая часть популяции данного вида (рис. 3.2, 3.3).

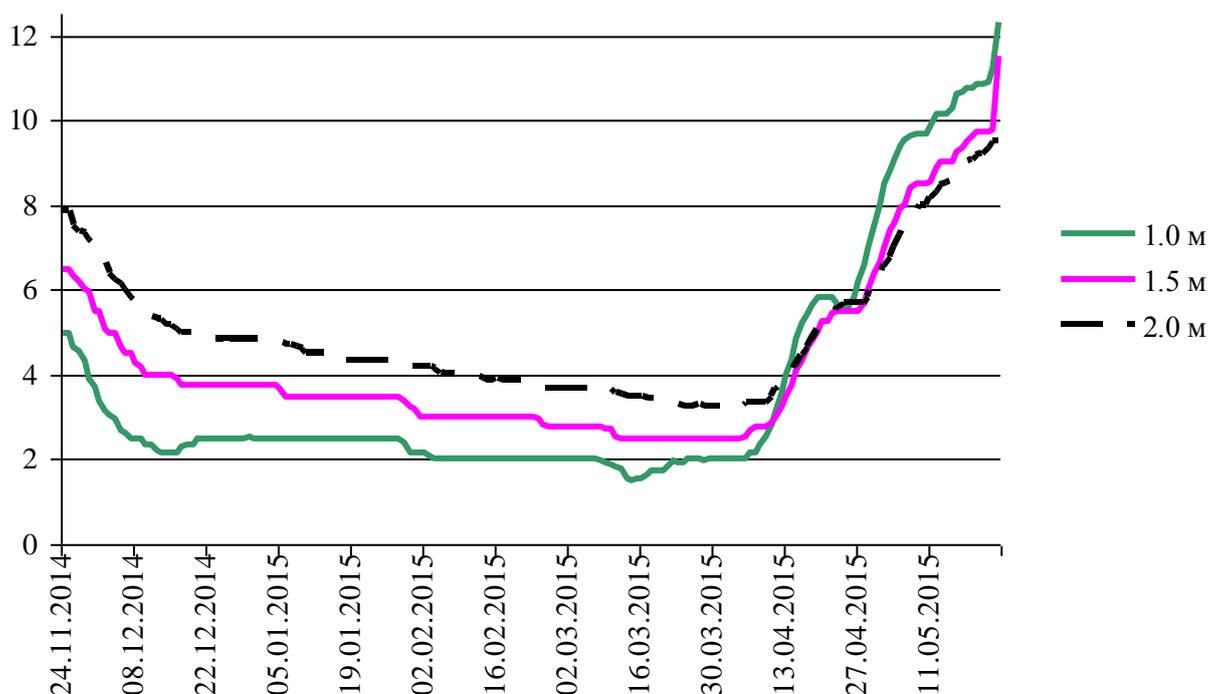


Рис. 3.2. Динамика температуры в почвенном профиле в биотопах, используемых для зимовки *P. fuscus*, на глубине 1.0, 1.5 и 2.0 м в 2014 – 2015 г. (средняя для профилей песчаных почв в окр. озёр Садок, Кругленькое и Лебяжье)

Устойчивый переход средней ночной температуры воздуха через это пороговое значение наблюдался в первой декаде ноября 2012 г. В дальнейшем при понижении температуры воздуха зона с температурой грунта менее $+3^{\circ}\text{C}$ закономерно смещается в глубину почвенного профиля, а следом за ней, вероятно, перемещаются закапывающиеся *P. fuscus*. Например, через неделю после начала данного исследования (11 ноября 2012 г.) наблюдалось заметное понижение температуры воздуха, а все отмеченные чесночницы обнаружены на глубине от 55 до 120 см (см. табл. 2.1). Причем в популяции, обитающей на оз. Кругленькое, более удаленной от русла р. Медведица, они закапывались в среднем на 20 см глубже, чем в окрестностях оз. Садок ($t = 3.31$, $P = 0.003$).

Выявленные особенности размещения зимующих *P. fuscus* в почвенном профиле, возможно, связаны с более суровыми условиями зимовки (большой глубиной промерзания грунта) на

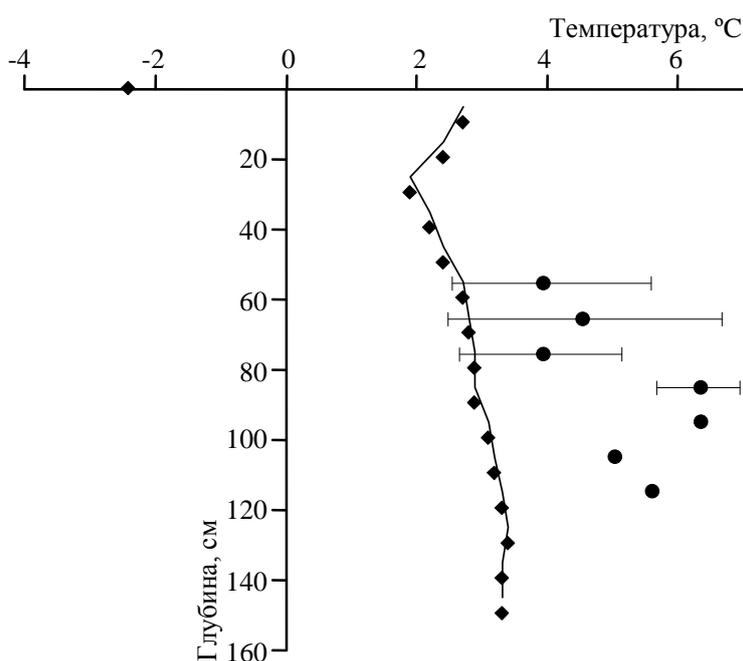


Рис. 3.3. Температура грунта в почвенном профиле и в зимовальных камерах *P. fuscus* (окрестности оз. Садок, 11 ноября 2012 г.): ◆ — температура грунта; — — линия тренда, построенная методом линейной фильтрации по трём точкам; ● — средняя температура в зимовальной камере ($t_h \pm SD$, °C)

тем относительно небольшой объём материала не позволяет утверждать, что данная особенность имеет устойчивый характер. В целом более крупные особи размещаются на зимовку несколько глубже в почвенном профиле, чем мелкие, однако положительная корреляция между глубиной закапывания и размерами особи, относительно низкая (коэффициент корреляции Спирмена: $r_s = 0.45$, $P = 0.05$).

В исследованных почвенных профилях *P. fuscus* располагались в зимовальных камерах, представляющих собой небольшую полость в грунте, стенки которых отстояли на расстоянии 3 – 5 мм от поверхности тела чесночниц. Температура грунта в зимовальных камерах (t_h) составляла от +1 до +6.8°C (в

большой промерзания грунта) на участках долины реки, более удаленных от ее русла.

Между особями различного пола не обнаружено различий по глубине размещения на зимовку и температурным характеристикам. Вместе с тем следует отметить, что половозрелые самки *P. fuscus* на оз. Садок размещаются на зимовку заметно глубже сеголеток того же пола ($t = 2.63$, $P = 0.05$): 80 – 98 см (в среднем 89 см) против 55 – 80 см (в среднем 65 см). Для самцов обеих возрастных групп таких отличий выявлено не было. Между

среднем около $+4^{\circ}\text{C}$), тогда как на поверхности тела амфибий (t_b) она варьировала от $+2.8$ до $+7.8^{\circ}\text{C}$ (в среднем около $+5^{\circ}\text{C}$). Причем, у особей из популяции оз. Садок она была незначительно (в среднем на $+0.5^{\circ}\text{C}$) выше таковой грунта (парное сравнение: $t = 2.12$, $P = 0.05$), а в популяции оз. Кругленькое таких различий обнаружено не было ($t = 1.69$, $P = 0.13$).

Таблица 3.1

Характеристика условий зимовки *P. fuscus* в двух локальных популяциях

Показатели	Озеро		$\frac{t}{P^*}$
	Садок	Кругленькое	
N , экз.	19	9	–
Глубина, см	$\frac{80 \pm 17}{55-120}$	$\frac{99 \pm 13}{80-120}$	$\frac{3.31}{\mathbf{0.003}}$
t_h , $^{\circ}\text{C}$	$\frac{4.0 \pm 1.9}{1.0-6.8}$	$\frac{6.0 \pm 1.3}{3.3-7.6}$	$\frac{3.23}{\mathbf{0.003}}$
t_b , $^{\circ}\text{C}$	$\frac{4.5 \pm 1.6}{2.8-6.7}$	$\frac{5.7 \pm 1.1}{3.5-7.8}$	$\frac{2.27}{\mathbf{0.03}}$

Примечание. В числителе – среднее значение и стандартное отклонение, в знаменателе – *min – max*; * – проверка гипотезы о равенстве средних: в числителе – значение критерия Саттерзвайта, в знаменателе – уровень его значимости (жирным шрифтом показаны уровни значимости $p < 0.05$).

Температура стенок исследованных зимовальных камер чесночниц оказалась выше, чем в горизонте почвенного профиля, в котором они располагались: средняя температура почвы в горизонтах, в которых чесночницы размещаются на зимовку, составляла $3.0 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ (рис. 3.4), что в среднем на 2°C ниже, чем на поверхности тела зимующих здесь амфибий ($5.1 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$; парные сравнения: $t = 5.92$, $P = 0.001$).

Таким образом, в условиях долины р. Медведица (Саратовская область) при переходе *P. fuscus* к зимовке можно выделить два существенных периода, ограниченных двумя критическими (пороговыми) значениями температуры воздуха, определяющими тип активности особей. Первый период можно услов-

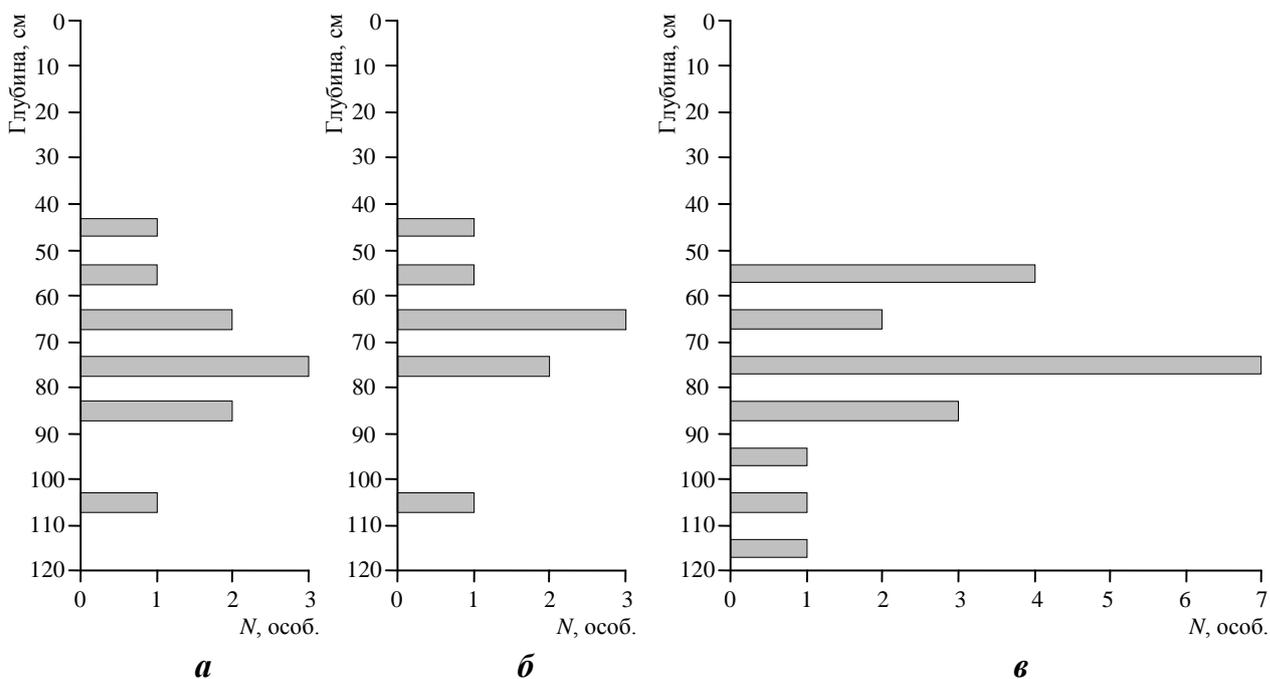


Рис. 3.4. Пространственное размещение *P. fuscus* в почвенном профиле: *а* – оз. Кругленькое, 11.11.12 г.; *б* – оз. Садок, 04.11.12 г.; *в* – оз. Садок, 11.11.12 г.

но назвать предзимовочным. Он начинается при устойчивом переходе средней ночной температуры через $+9^{\circ}\text{C}$. При такой температуре чесночницы прекращают наземную активность и перестают появляться на поверхности почвы. До этого времени они располагаются в почвенном профиле на глубине 0.15 – 0.30 м, характерной для периода пострепродуктивной активности в течение большей части теплого времени года. Собственно зимовка начинается при устойчивом снижении средней температуры воздуха ниже $+5^{\circ}\text{C}$. В период времени, ограниченный этими двумя критическими значениями температуры, происходит перемещение закапывающихся особей между двумя горизонтами стационарного размещения в почвенном профиле: горизонтом, в котором происходит днёвка в период пострепродуктивной активности, и горизонтом зимовки. Зимовка наступает при достижении закапывающимися особями горизонта почвенного профиля, расположенного ниже глубины промерзания почвы (в регионе исследований – 60 – 80 см). В горизонте зимовки *P. fuscus* температура грунта, вероятно, не опускается ниже $+4 - 6^{\circ}\text{C}$. В данном горизонте чесночницы пребывают в течение всего периода зимовки вплоть до полного оттаивания почвенного профиля весной.

3.2. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья

В начале XXI в. трансформация климата становится одним из ключевых факторов, способных определять состояние популяций большинства видов амфибий (Corn, 2005; Seimon, 2010; Blaustein et al., 2011). Реализация альтернативных сценариев его изменения (потепление, похолодание) может привести к существенному изменению границ их ареалов (Araújo et al., 2006). Для бесхвостых амфибий, относительно оседлых животных, большее значение, очевидно, имеет не столько глобальное изменение климата, сколько его региональная трансформация в местах обитания их локальных популяций. Доля локально действующих погодно-климатических факторов в общей трансформации климата в конкретном регионе может достигать 40% (Sutton et al., 2015). Значение локально проявляющейся вариации температуры и достижение критических значений в период активности амфибий может оказывать большее влияние на перспективы выживания их локальных популяций, чем глобальное изменение климата (Vasseur et al., 2014).

Некоторые виды оказываются более чувствительными к потеплению климата, в их годовом цикле как правило отмечается более раннее начало нерестовых миграций (Blaustein et al., 2001). Трансформация фенологических событий в репродуктивном цикле амфибий наиболее отчетливо может быть прослежена у видов, характеризующихся относительно компактным по времени периодом нереста, откладывающих кладку целиком и достаточно быстро покидающим после этого нерестовый водоём («explosive breeders»: Hartel et al., 2007).

Наиболее существенные фенологические изменения характерны для событий годового цикла организмов, происходящих весной и осенью, причем весенние события характеризуются более значительными темпами изменения по сравнению с осенними (Ibanez et al., 2010). Фенологические сдвиги в годовом цикле организмов могут служить одним из наиболее очевидных последствий

глобального потепления климата и могут быть использованы в качестве индикаторных событий для оценки степени климатических изменений (Møller, 2015).

Выявление закономерностей изменения репродуктивной фенологии амфибий в условиях трансформации климата необходимо для научно обоснованной организации природоохранных мероприятий на нерестовых водоемах и маршрутах их миграций (Paton, Crouch, 2002). Отмечено, что температурные адаптации локальных популяций конкретных видов, особенно у холоднокровных животных, могут быть существенны для оценки масштабов временного сдвига фенологических фаз репродуктивного цикла (Sparks et al., 2007). Исследование многолетней динамики фенологии периода зимовки позволит оценить влияние трансформации климата в течение продолжительного периода времени, а также провести анализ последствий этих изменений для современного экологического состояния и перспектив локальных популяций конкретных видов бесхвостых амфибий.

Увеличение диапазона вариации температуры, учащение периодов с экстремальной температурой и увеличение их продолжительности значительно в большей степени воздействуют на эктотермных животных, чем повышение средней температуры среды, которое анализируется в большинстве экологических исследований виды бесхвостых амфибий, для которых свойственны более ранние сроки начала нерестовой активности, в большей степени подвержены смещению даты начала сезона размножения по сравнению с видами с более поздними сроками нереста (Walpole et al., 2012). В условиях севера Нижнего Поволжья для чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) характерно наиболее раннее среди бесхвостых амфибий начало нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Именно поэтому популяции данного вида целесообразно использовать в качестве модельного объекта для исследования степени фенологических изменений в условиях трансформации климата в регионе.

Кроме того, *P. fuscus* относится к группе наиболее многочисленных видов бесхвостых амфибий в долинах рек на севере Нижнего Поволжья (Ермо-

хин, Табачишин, 2010, 2011). В рассматриваемом регионе обитает восточная форма этого вида (Полуконова и др., 2013 а, б), обособленность которой ранее была обоснована по результатам исследования массы ядерной ДНК и специфическому набору митохондриальных гаплотипов (Боркин и др., 2001; Borkin et al., 2001). На современном этапе исследований фенологии вида была дана характеристика событий весенней фазы годового цикла для нескольких локальных популяций *P. fuscus*, происходящих в период нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Кроме того, были установлены некоторые закономерности размещения в почвенном профиле и термобиологические аспекты, характерные для вида в начале периода зимовки (Ермохин и др., 2013 б).

Продолжительность зимовки P. fuscus на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г., полученная на основании реконструкции (в период с 1892 по 2008 г) и в результате анализа оригинальных данных (2009–2014 гг.) варьирует в широких пределах от 144 до 211 сут. (табл. 3.2: в среднем 179 ± 14 сут. без учета предзимовочной эстивации). Причем следует отметить, что оба экстремальных значения были установлены в период с 1982 по 2014 г. Сравнительный анализ продолжительности зимовки в различные интервалы времени в течение этого периода показал, что с середины XX в. эта характеристика стала постепенно снижаться (рис. 3.5, а). В конце XIX – первой половине XX в. продолжительность зимовки в среднем составляла 184–185 сут. (табл. 3.2), а в 1951 – 2014 гг. она была значимо меньше – в среднем 173 – 178 сут. (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 13.99$, $P = 0.003$; post hoc тесты, критерий Манна – Уитни с учетом поправки Бонферрони: 1952 – 1981 гг. и 1982 – 2014 гг. – $P = 0.01$). Обнаруженные различия во многом обусловлены заметным сокращением продолжительности зимовки в период с 2002 по 2014 гг. по сравнению с 1982 по 2001 гг. (в среднем 166 и 176 сут. соответственно: критерий Манна – Уитни: $U = 94.5$, $P = 0.14$). Кроме того, следует отметить значительное увеличение размаха варьирования (на 15 сут.) в течение исследуемого периода с 53 сут. в течение 30 лет в период с 1892 по 1981 г. (от 52 до 54 сут.) до 67 сут. с 1982 по 2014 г.

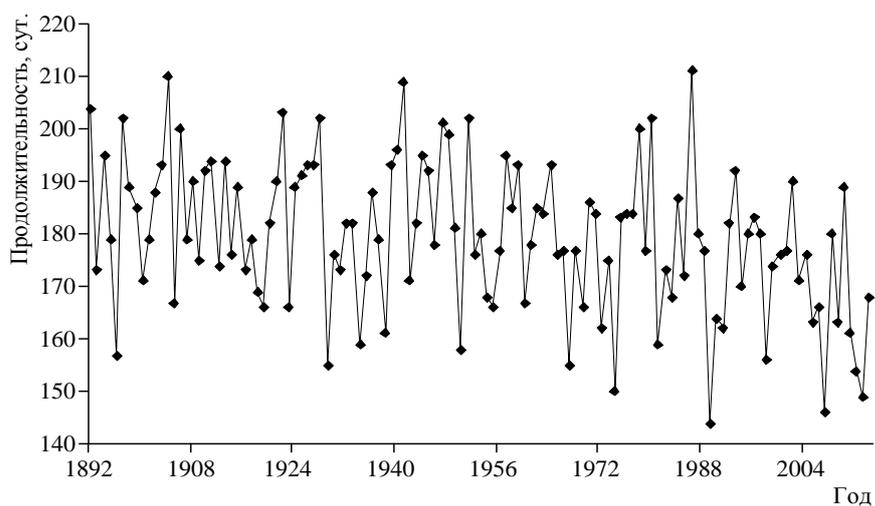
Характеристика особенностей зимовки в течение четырех интервалов времени в период с 1892 по 2014 г.

Интервалы времени	Параметры зимовки				
	H , сут.	E , сут.	H_1 (даты)	H_2 (даты)	S , см
1892–1921	$\frac{184}{157-210}$	$\frac{14}{6-45}$	$\frac{3.10}{15.09-27.10}$	$\frac{24.04}{10.04-5.05}$	–
1922–1951	$\frac{185}{155-209}$	$\frac{14}{3-86}$	$\frac{2.10}{18.08-20.10}$	$\frac{24.04}{6.04-5.05}$	–
1952–1981	$\frac{178}{150-202}$	$\frac{11}{6-43}$	$\frac{8.10}{11.09-25.10}$	$\frac{18.04}{5.04-3.05}$	$\frac{238 \pm 13}{120-310}$
1982–2014	$\frac{173}{144-211}$	$\frac{13}{6-53}$	$\frac{7.10}{17.09-25.10}$	$\frac{17.04}{29.03-9.05}$	$\frac{174 \pm 11}{80-280}$
в том числе					
1982–2001	$\frac{176}{144-211}$	$\frac{17}{8-42}$	$\frac{5.10}{20.09-21.10}$	$\frac{18.04}{30.03-5.05}$	$\frac{189 \pm 15}{100-280}$
2002–2014	$\frac{166}{146-190}$	$\frac{13}{6-53}$	$\frac{15.10}{28.09-25.10}$	$\frac{17.04}{29.03-9.05}$	$\frac{150 \pm 15}{80-260}$

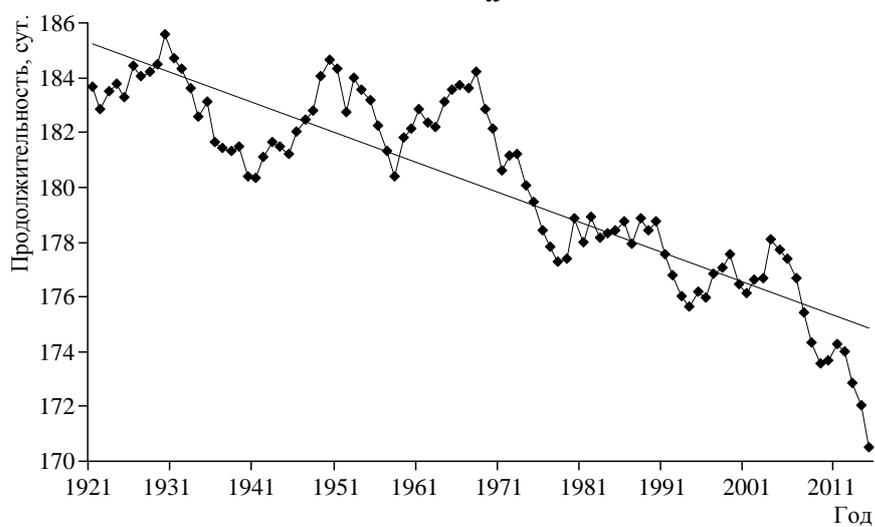
Примечание. В числителе – медиана (для H , E , H_1 , H_2) или средняя арифметическая (для S), в знаменателе – размах варьирования ($min - max$).

Анализ линейного тренда, значимого для данных, полученных методом скользящей средней за 30 лет, предшествовавших данному году (рис. 3.5, б), показал, что темпы сокращения периода зимовки соответствуют 11 сут. за 100 лет (табл. 3.3). Поскольку в течение последнего десятилетия (2002 – 2014 г.) наблюдаются существенные отклонения от вековых тенденций трансформации продолжительности зимовки, этот период был проанализирован отдельно. Анализ линейного тренда за этот период времени показал, что темпы изменения этой характеристики существенно увеличились и достигают 57 сут. за 100 лет (см. табл. 3.3). С учетом изменившейся скорости трансформации продолжительность зимовки в среднем сократилась на 18 сут. по сравнению с последним десятилетием XIX в. (см. табл. 3.2).

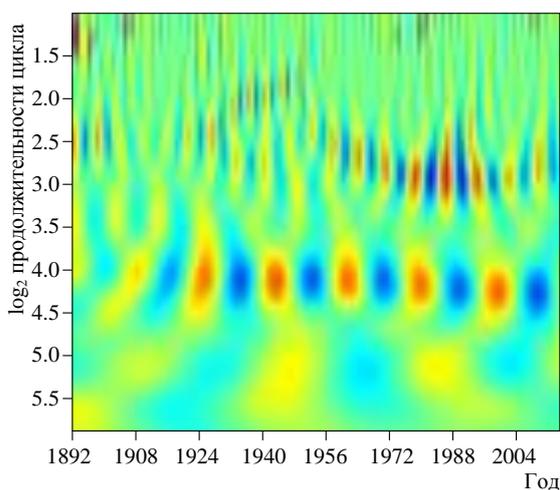
Для динамики продолжительности зимовки *P. fuscus* характерна цикличность, обусловленная наличием колебаний данной характеристики с периодом



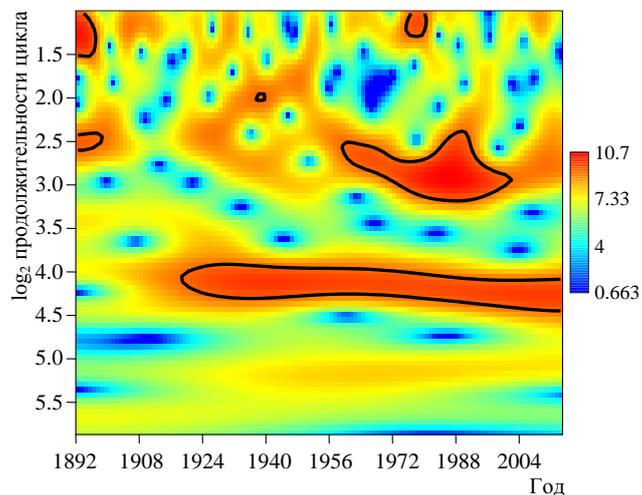
a



б



в



г

Рис. 3.5. Динамика и цикличность изменения продолжительности зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

8 и 18 лет (рис. 3.5, в, г). Причем первый тип цикла относительно неустойчив во времени и значимо действовал только в конце XIX и во второй половине XX в. (в период с середины 1950-х до начала 1990-х гг.), а второй, более продолжительный, стабильно воспроизводится с 1915 г. до настоящего времени. Он соответствует по продолжительности одному из вариантов лунного цикла с периодом 18.6 лет (Астафьева, 1996), обуславливающему планетарные нутационные процессы и климатические колебания.

Продолжительность предзимовочной эстивации может существенно сокращать период активности *P. fuscus* в течение теплого времени года. В этот период, как правило, наблюдается относительная влажность воздуха ниже 50%. При таких метеорологических условиях эти амфибии, с одной стороны, не появляются на поверхности грунта и не имеют возможности питаться, а, с другой – не впадают в состояние зимнего оцепенения и расходуют запас питательных веществ, накопленный к данному моменту времени. Поэтому данный период фактически не включается в период зимовки. Продолжительность предзимовочной эстивации составляла в среднем 13 сут. (медиана), варьирует от 3 до 86 сут. (рис. 3.6 а, б; см. табл. 3.2).

Наибольшие значения этого показателя характерны для аномально засушливых лет, в течение которых чесночницы прекращают наземную активность через 3 – 5 сут. после последнего дождя (иногда в первой половине июля) и возобновляют её только следующей весной после периода зимовки. Подобные периоды встречаются относительно редко и обычно соответствуют минимумам увлажнения, повторяющимся в регионах с континентальным климатом, для которых характерны циклы Брикнера, возникающие с периодичностью 35 – 38 лет (рис. 3.6 в, г) (Шнитников, 1950). На территории северной части Нижнего Поволжья подобные аномальные засухи в течение последних 120 лет возникали трижды: в середине 30-х, в середине 70-х гг. XX в. и в 2009 – 2011 гг.).

Наименьшая продолжительность предзимовочной эстивации характерна для лет с резким похолоданием в осенний период. Подобные метеорологические

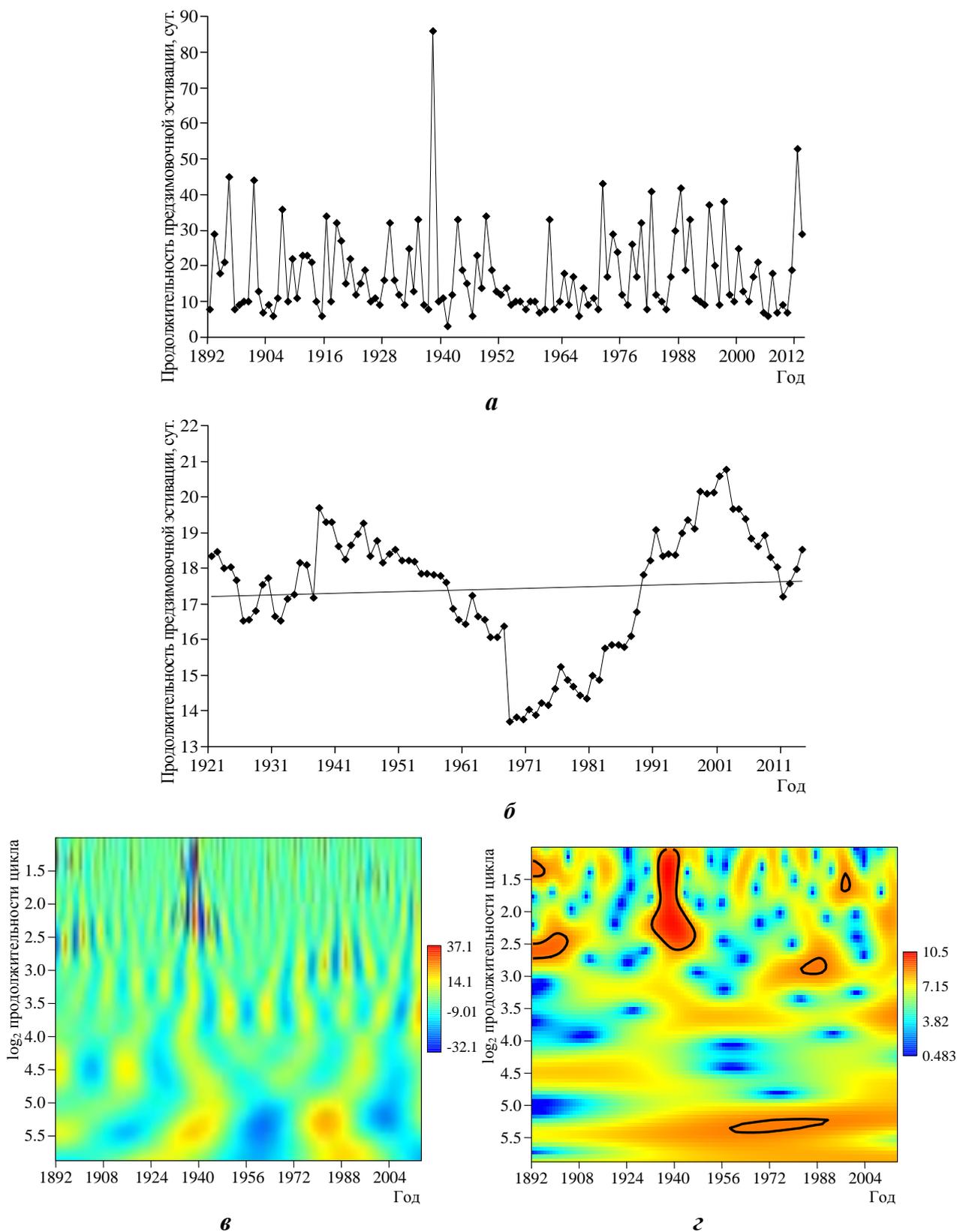


Рис. 3.6. Динамика и цикличность изменения продолжительности предзимовочной эстивации *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет спектр преобразования Морле; *з* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Таблица 3.3

Коэффициенты регрессионных уравнений и оценка качества моделей, описывающих тенденции изменения особенностей зимовки в период с 1892 по 2014 г. и с даты возникновения последнего устойчивого тренда (линейное сглаживание за период 30 лет)

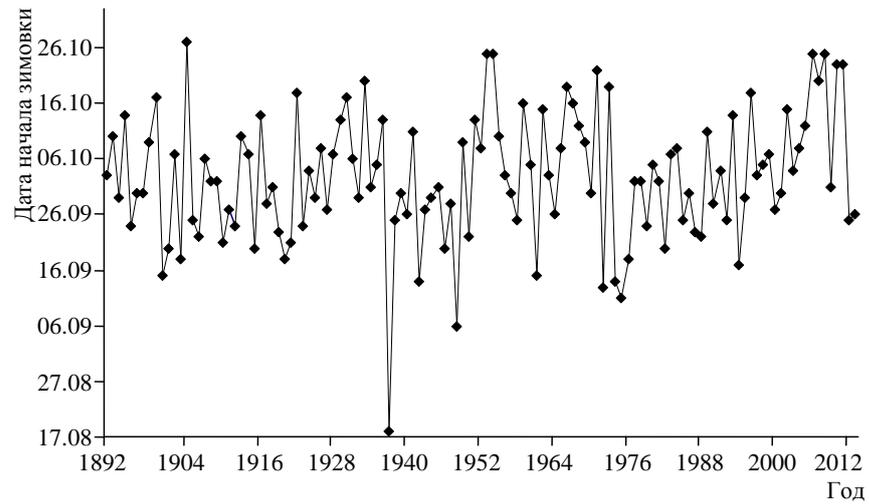
Характеристика	Коэффициенты уравнения линейной регрессии				$\frac{F}{P}$	R^2
	$a \pm SE$	$\frac{t}{P}$	$b \pm SE$	$\frac{t}{P}$		
В период с 1921 по 2014 г.						
H , сут.	188.3±0.33	$\frac{556.7}{<0.0001}$	-0.1094±0.060	$\frac{18.35}{<0.0001}$	$\frac{336.73}{<0.0001}$	0.78
E , сут.	17.05±0.54	$\frac{31.73}{<0.0001}$	0.005±0.007	$\frac{0.74}{0.46}$	$\frac{0.54}{0.46}$	0.006
H_1	276.9±0.46	$\frac{597.0}{<0.0001}$	0.0268±0.0057	$\frac{4.69}{<0.0001}$	$\frac{22.00}{<0.0001}$	0.19
H_2	117.2±0.25	$\frac{473.17}{<0.0001}$	0.0779±0.003	$\frac{25.53}{<0.0001}$	$\frac{651.72}{<0.0001}$	0.88
С возникновения последнего устойчивого тренда (с 1951 по 2014 г.)						
H , сут 2002–2014 гг.	178.6±0.40	$\frac{442.90}{<0.0001}$	-0.5685±0.051	$\frac{11.19}{<0.0001}$	$\frac{125.19}{<0.0001}$	0.92
H_1 2002–2014 гг.	275.9±0.32	$\frac{853.47}{<0.0001}$	0.6070±0.041	$\frac{14.90}{<0.0001}$	$\frac{222.02}{<0.0001}$	0.95
H_2 1951–2014 гг.	113.0±0.22	$\frac{523.09}{<0.0001}$	-0.0899±0.006	$\frac{15.56}{<0.0001}$	$\frac{242.02}{<0.0001}$	0.80
Глубина размещения особей в почвенном профиле в период зимовки						
S , см	257.2±2.2	$\frac{102.17}{<0.0001}$	-3.539±0.129	$\frac{27.40}{<0.0001}$	$\frac{750.59}{<0.0001}$	0.96

условия, обусловившие продолжительность этого периода <7 сут., возникали относительно редко (6 раз) и без определенной цикличности (1905, 1915, 1941, 1946, 1968 и 2007 гг.). В такие годы состояние зимовки данного вида амфибий наступает практически сразу после прекращения фазы наземной активности. Тенденции к существенному изменению продолжительности предзимовочной эстивации в период с 1892 по 2014 г. не обнаружено

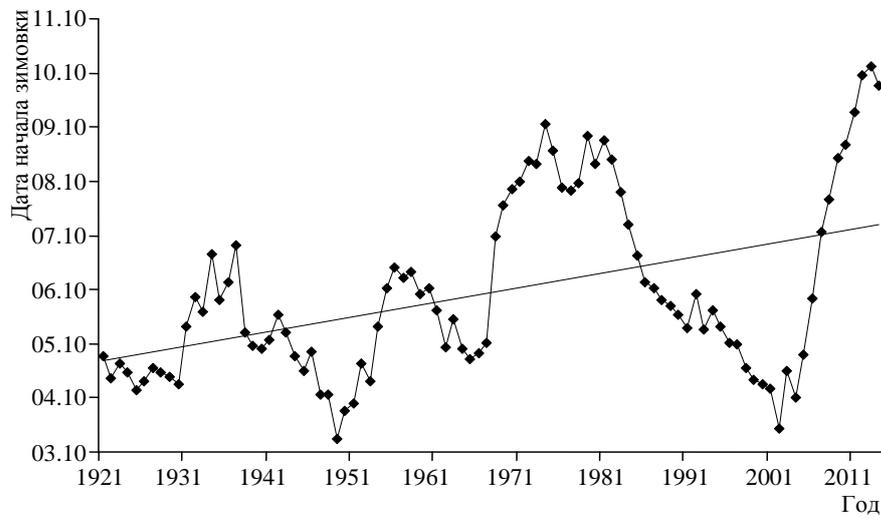
Дата начала зимовки. Зимовка *P. fuscus* в течение анализируемого периода наступала в среднем 2 октября (варьировала от 18 августа – в 1938 г. до 27 октября в 1905 г.). В целом за последние 120 лет отмечено относительно небольшое смещение этой даты на более ранние сроки (около 5–6 сут.) (см. табл. 3.2). Сравнение средних значений за относительно большие (30-летние) промежутки времени в течение исследуемого периода на показало существенных различий (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 4.59$, $P = 0.20$). Однако в 2002 – 2014 гг. смещение даты начала зимовки на более поздние сроки относительно последнего десятилетия XIX – начала XX в. составило в среднем 12 сут. (рис. 3.6, а, б). Сравнительный анализ векового тренда и трансформации данной характеристики в течение последнего десятилетия показал резкое увеличение скорости его изменения более чем в 20 раз (с 3 сут. до 61 дня/100 лет: см. коэффициенты регрессионных уравнений в табл. 3.3).

Цикличность изменения даты начала зимовки обусловлено колебаниями данной характеристики с периодом 16 и 36 лет (см. рис. 3.6 в, г). Причем первый вариант цикла неустойчив и действовал только в 40-х – 70-х гг. XX в., а второй, соответствующий по продолжительности циклу Брикнера (около 36 лет), существовал в течение всего исследуемого временного периода, но приобрел статистическую значимость (анализ распределения мощности после вейвлет преобразования, функция Морле: $P < 0.05$) со второй половины 20-х гг. XX в. и действует до настоящего времени.

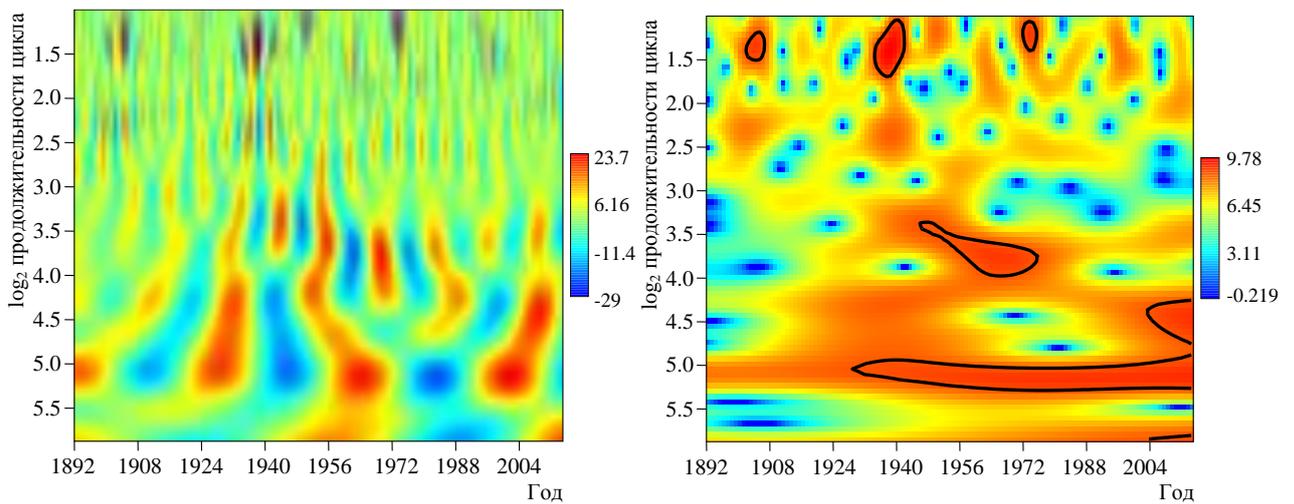
Дата окончания зимовки. Зимовка *P. fuscus* в период с 1892 по 2014 г. завершалась (начиналась миграция половозрелых особей в нерестовые водоёмы) в среднем 17 апреля (наиболее раннее окончание предполагается 29 марта 2007 г., наиболее позднее – 9 мая 2008 г.). Следует отметить, что оба экстремальных значения обнаружены в течение двух лет последнего десятилетия исследуемого промежутка времени (рис. 3.8, а). Размах варьирования даты окончания зимовки существенно увеличился в период с 1982 по 2014 г. и составил 41 сут., тогда как за предыдущее столетие (1892 – 1981 гг.) он варьировал в различные периоды времени в ограниченных пределах 25 – 29 сут.



a



б



в

з

Рис. 3.7. Динамика и цикличность изменения даты начала зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживание по данным за 30 лет); *в* – вейвлет спектр преобразования Морле; *з* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

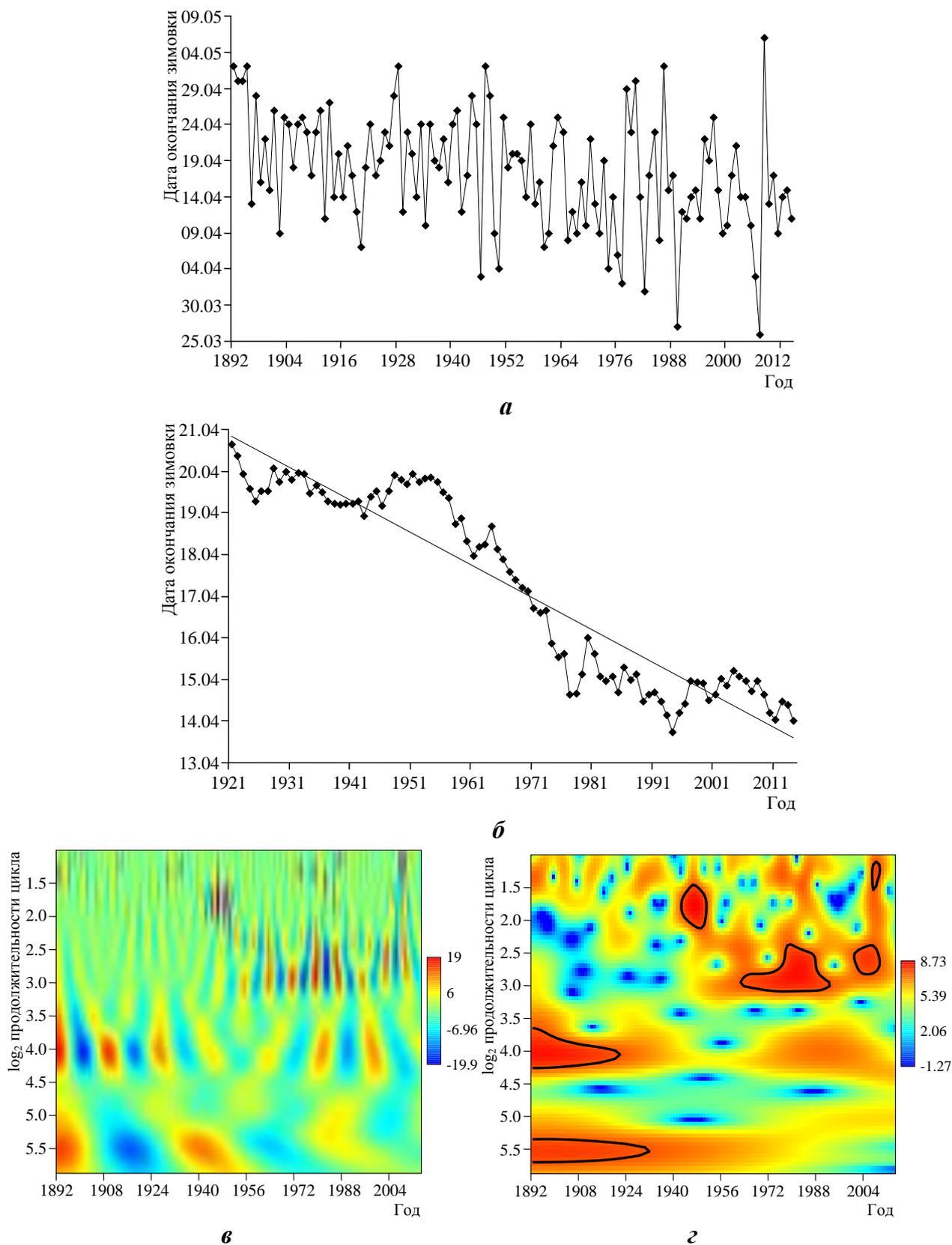


Рис. 3.8. Динамика и цикличность изменения даты окончания зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *а* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Для даты окончания зимовки характерен наиболее существенный фенологический сдвиг (по сравнению с датой начала зимовки), который составил в среднем 7 сут. (рис. 3.8, б; см. табл. 3.2). Средняя дата окончания зимовки в период с 1982 по 2014 г. значимо более ранняя по сравнению таковой в конце XIX – первой половине XX в. (критерий Краскела – Уолиса: $H = 16.57$, $P = 0.0009$; post hoc тесты, критерий Манна – Уитни с учетом поправки Бонферрони для уровня значимости: при сравнении с периодом 1892 – 1921 – $P = 0.008$, с периодом 1922 – 1951 г. – $P = 0.01$). Анализ векового тренда даты окончания зимовки показал, что скорость её изменения соответствует 8 сут./100 лет, причем относительно слабо изменяется в течение последнего десятилетия и достигает 9 сут./100 лет.

Периодичность изменения данной характеристики несколько отличается от таковой для продолжительности и даты начала зимовки. Она характеризуется наличием двух разномасштабных циклов меньшей продолжительности. Однако наряду с циклом продолжительностью 8 лет, действуют также не-большие и неустойчивые во времени циклы с периодом 4 года (рис. 3.8, в, г). Циклы Брикнера (периодом 36 – 38 лет), а также циклы, совпадающие по периоду с одним из вариантов цикла солнечной активности (18 лет), были актуальны в конце XIX – начале XX в., однако затем стали менее выраженными и статистически не значимыми.

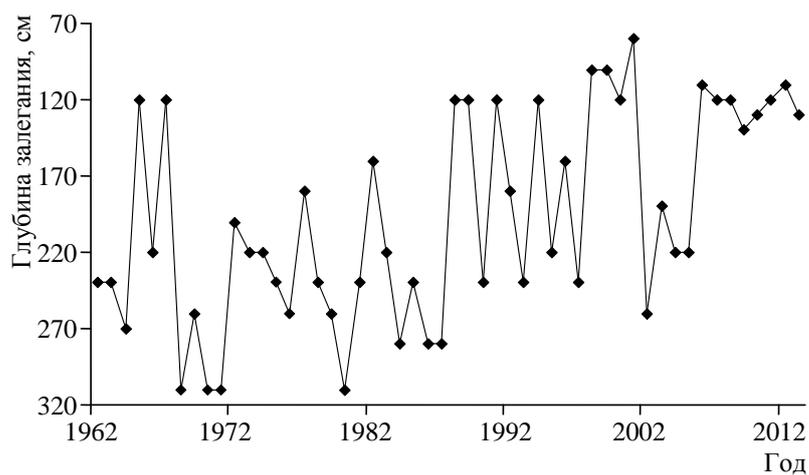
Глубина залегания в почвенном профиле. Зимовка *P. fuscus* обычно регистрируется в горизонте почвенного профиля с температурой около 3.5°C. Такая температура в течение периода с 1963 по 2014 г. в среднем достигается на глубине около 200 см. Минимальная глубина залегания особей данного вида в период зимовки была возможна в 2002 г. (80 см), максимальная – в 1971, 1972 и 1981 гг. (более 300 см). За исследуемый период произошло существенное уменьшение глубины зимовки чесночниц в почвенном профиле с 238 см (в среднем в 1963 – 1981 гг.) до 150 см (в среднем в 2002 – 2014 гг.) (рис. 3.9, а, б; см. табл. 3.2).

Сравнение средних (расчетных за период с 1963 по 2008 гг. и оригинальных – с 2009 по 2014 гг.) значений за 15-летние промежутки времени выявило существенное сокращение глубины залегания чесночниц в почвенном профиле в период зимовки (в 1.5 – 2 раза) с 236 см (в 1963 – 1977 гг.) до 170 см (в 1993 – 2008 гг.) и 125 см (в 2008 – 2014 гг.) (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 15.30$, $P = 0.001$; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни: $P < 0.04$).

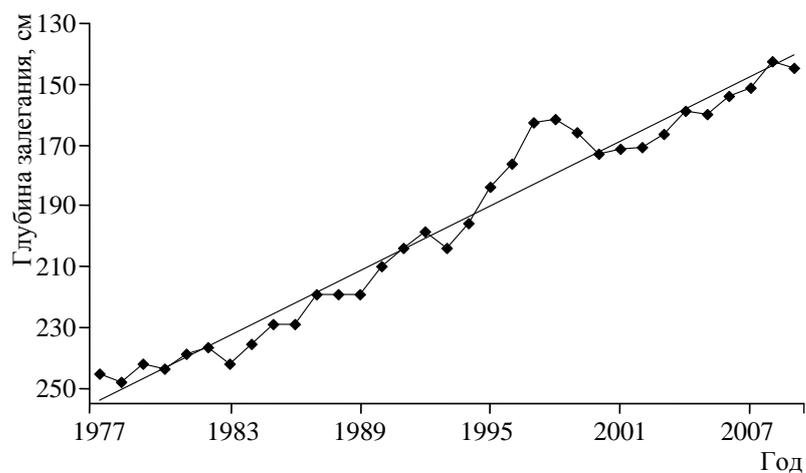
Анализ линейного тренда в течение исследуемого периода показал, что скорость сокращения глубины залегания особей чесночниц в период зимовки во второй половине XX – в начале XXI в. составляет около 35 см за 10 лет (см. табл. 3.2). Наблюдаются некоторые циклические закономерности изменения глубины залегания в почвенном профиле особей чесночницы обыкновенной в период зимовки с периодом около 8–9 лет, сохраняющиеся в течение последних 50 лет (рис. 3.9, в, г).

Проведенный анализ фенологических особенностей зимовки *P. fuscus* показал, что отдельные особенности этой фазы годового цикла в различной степени чувствительны к трансформации климата на территории севера Нижнего Поволжья. Наибольшим изменениям оказалась подвержена продолжительность зимовки, которая за последние 120 лет сократилась в среднем на 22 дня, причем около 50% величины сокращения произошло за последние 10 – 12 лет.

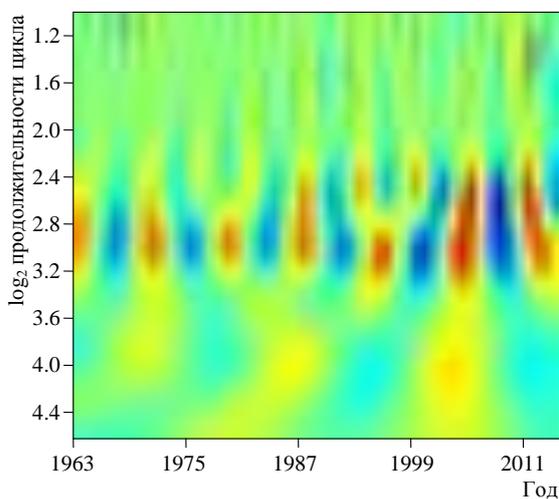
Анализ временных закономерностей процесса сокращения продолжительности зимовки *P. fuscus* показал, что в течение XX в. оно шло в основном за счет сдвигов даты её окончания и начала нерестовых миграций весной. В начале XXI в. процесс редукции продолжительности зимовки был дополнен существенным, практически симметричным сдвигом на более поздние сроки даты её начала осенью. Экстраполяция регрессионной модели, оценивающей динамические параметры изменения продолжительности зимовки за период с 2002 по 2014 г. позволяет предполагать, что при сохранении современного климатического тренда на севере Нижнего Поволжья зимовка как фаза годового цикла *P. fuscus* может сократиться до минимума или даже полностью прекратить свое существование в течение 315 лет.



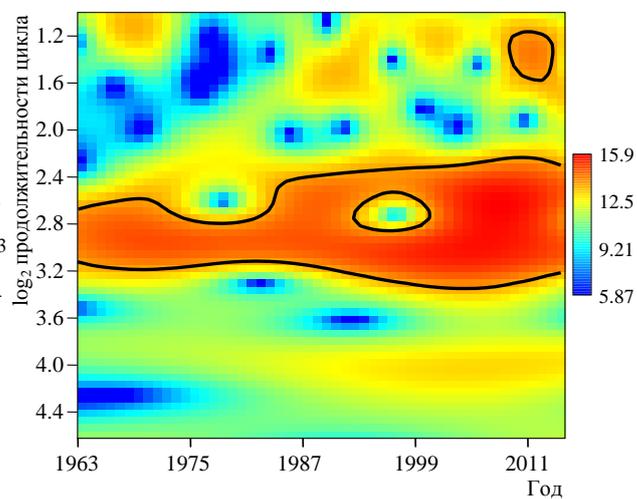
a



б



в



г

Рис. 3.9. Динамика и цикличность изменения глубины залегания в почвенном профиле *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1963 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 15 лет); *в* – вейвлет спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Очевидно, что согласованно с сокращением продолжительности зимовки увеличивается период «активной» фазы годового цикла этого вида амфибий. Под «активной» фазой в данном случае следует понимать существование особей данного вида в условиях температуры среды выше порогового значения (биологического нуля) равного 4.5°C (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). При такой температуре, как правило, особи *P. fuscus*, не впадают в состояние оцепенения, т.е. продолжают траты на метаболические процессы энергетических запасов, накопленных за весенне-летний период. Однако на севере Нижнего Поволжья в августе – октябре метеорологические условия (температура, и особенно относительная влажность воздуха в приземном слое) и состояние популяций пищевых объектов не всегда обеспечивают возможность соответственно наземной активности в ночные часы и питания (пополнения использованных запасов вещества и энергии). Сохраняющиеся траты на метаболизм вещества и энергии без возможности их компенсации потреблением пищевых ресурсов могут оказывать влияние на массу половых продуктов наземных видов бесхвостых амфибий (плодовитость особей) в течение следующего репродуктивного периода. Необходимо отметить, что количественная оценка влияния трансформации фенологии на репродуктивные параметры данного вида, очевидно, имеет определенные перспективы для прогнозирования состояния конкретных локальных популяций и требует дополнительного исследования.

Существенное смещение даты начала метеорологической весны на более ранние сроки отмечено на территории практически всего северного полушария (Sparks, Smithers, 2002; Schwartz et al., 2006). Как следствие, для многих видов амфибий установлено значительное смещение даты начала весенних нерестовых миграций на более ранние сроки (Tryjanowski et al., 2003; Todd, Winne, 2006; Todd et al., 2011; Arnfield et al., 2012). Установлено также, что дата начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий хорошо коррелирует со средней температурой за период предшествующий нересту (Terhivuo, 1988). Поэтому выход бесхвостых амфибий из состояния зимнего оцепенения и начало нере-

стовых миграций, очевидно, определяется погодными условиями достаточно длительного периода, предшествующего нересту. В условиях северной части Нижнего Поволжья продолжительность такого периода составляет около 10 сут. Анализ оригинальных и архивных данных по температурному режиму в почвенном профиле на глубине зимовки *P. fuscus* соответствует средней температуре воздуха за предшествующий период именно такой продолжительности. Сходный методический подход, учитывающий среднюю температуру за существенный предшествующий период (40 сут.), был применен для прогнозирования даты начала нерестовых миграций *Bufo bufo* в Англии (Reading, 1998).

В южной части Финляндии к середине 80-х гг. XX в. накопленное с середины XIX в. смещение даты начала нерестовых миграций *Rana temporaria* составило до 13 сут. (Terhivuo, 1988). В условиях западной Польши в период с 1978 по 2002 г. у травяной лягушки и обыкновенной жабы обнаружено смещение даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки на 8–9 сут. за 25 лет (Tryjanovsky et al., 2003). Сходная величина сдвига обнаружена в условиях севера Нижнего Поволжья у *P. fuscus* – в среднем 7 сут. за период с 1952 по 2014 г.

Смещение репродуктивной активности амфибий на более ранние даты может оказать существенное влияние на некоторые аспекты биологии вида. Например, оно ведет к снижению воздействия некоторых факторов (ультрафиолетовое излучение) на начальных стадиях эмбриогенеза бесхвостых амфибий, находясь на которых они не способны к адаптациям, сопровождающимся перемещением в пределах нерестового водоема (Corn, Muths, 2002; Cummins, 2003). Кроме того, смещение нереста на более ранние даты определяет возможность при некотором удлинении продолжительности развития головастики осуществлять метаморфоз при более крупных размерах тела, что повышает выживаемость таких сеголетков (Loman, 2009).

В условиях долин рек на севере Нижнего Поволжья в течение последнего десятилетия наблюдается существенное сокращения водности нерестовых

озер. Многие из таких водоёмов сокращают продолжительность гидропериода до величины значительно меньшей продолжительности развития головастиков *P. fuscus* (около 90 сут.). Смещение даты начала нереста на более ранние сроки, очевидно, может существенно повысить вероятность завершения личиночного развития данного вида в водоёмах и их выживаемость на этой стадии развития. Однако подобные последствия имеют достаточное обоснование не для всех видов бесхвостых амфибий. У некоторых видов, например у *Rana temporaria*, смещение начала нерестовых миграций на более ранние даты не сопровождается существенным изменением даты появления кладок в нерестовом водоеме (Scott et al., 2008).

В условиях Восточной Европы зимовка *P. fuscus* обычно протекает при температуре их тела около 3.5°C (Ермохин и др., 2013 б; Kowalewski, 1974). Достижение температуры среды пороговых значений 4–5°C (Kowalewski, 1974) или 4.5°C (Ермохин и др., 2013 а; Yermokhin et al., 2015) в весенний период инициирует у данного вида начало нерестовых миграций. Причем они не прерываются даже достаточно часто возникающими в этот период ночными заморозками с температурой до -3°C (Wiener, 1997), обычно продолжающимися в течение нескольких часов.

В то же время в западной части видового ареала установлено, что прибытие первых особей *P. fuscus* в нерестовый водоём и начало их вокализации происходит при температуре воздуха около 10°C, а воды – около 12°C (Gelder van et al., 1971). Выявленные существенные термобиологические различия вида в весенний период в западной и восточной частях ареала нуждаются в дополнительном исследовании.

Кроме существенного смещения календарных дат наступления отдельных событий зимовки как фазы годового цикла и её продолжительности у *P. fuscus* заметным изменениям оказалась подвержена глубина размещения особей данного вида в почвенном профиле. В условиях северной части Нижнего Поволжья характерно размещение особей *P. fuscus* в период зимовки на глубине 2 м и более (Ермохин и др., 2013 б), что, очевидно, связано с величи-

ной промерзания легких песчаных грунтов в зимний период (Температура почвы..., 2014). Сходные особенности размещения *P. fuscus* в почвенном профиле на глубине до 2 м обнаружены также в западной части ареала (Savage, 1942). Анализ параметров регрессионной модели, описывающей темпы изменения этого параметра во второй половине XX – начале XXI в., показал, что при сохранении современного климатического тренда *P. fuscus* прекратят перемещение в почвенном профиле с глубины около 30 см, характерной для их размещения в течение мая – сентября (в период наземной активности), уже к середине XXI в.

Наблюдаемые периодические колебания глубины размещения *P. fuscus* в почвенном профиле в период зимовки (8–9 лет), очевидно, согласованы с циклами суровости зим (Бялко, Гамбургцев, 2000), имеющим сходную продолжительность (7–8 лет), характерным в регионах с континентальным климатом и действующим на многие виды наземных позвоночных (Ердаков, Телепнев, 2015). Подобная погодная цикличность может быть обусловлена глобальными эффектами колебаний Эль-Ниньо – Южной осцилляции (Бялко, Гамбургцев, 2000).

Очевидно, что кроме установленных трендов изменения основных параметров зимовки *P. fuscus*, на их количественное выражение в будущем существенное влияние могут оказывать природные циклы различной продолжительности. Однако в условиях изменения климата устойчивость их воспроизведения и величина периода могут претерпевать заметные изменения, что неоднократно наблюдалось уже в течение последних 120 лет. Поэтому надежность прогнозирования трансформации конкретных характеристик в краткосрочном масштабе (3 – 5 лет) представляет собой трудно разрешимую задачу. В то же время среднесрочные и долгосрочные прогнозы при сохранении современного климатического тренда в достаточной степени обоснованы фактическими данными за период с конца XIX по начало XXI в. Подобные прогнозы могут быть использованы при прогнозировании состояния популяций данного вида, а также при разработке и планировании природоохранных мероприятий на конкретных территориях в пределах восточной части его ареала.

3.3. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий

Фенология нерестовых миграций амфибий – один из ключевых факторов, необходимых для понимания сезонных закономерностей формирования потоков вещества и энергии между водными и наземными экосистемами. Такие потоки имеют характер реципрокных субсидий (Regester et al., 2005; Earl, Semlitch, 2012). Их сущность состоит из двух противоположно направленных процессов переноса вещества и энергии. С одной стороны, происходит внесение вещества половозрелыми особями амфибий в водные экосистемы с половыми продуктами (в основном кладки икры), а с другой – вынос вещества из водных экосистем в наземные сеголетками, расселяющимися из водоёмов после прохождения метаморфоза. Баланс этих процессов во многом определяется гидрологическим режимом нерестовых водоёмов. Гидрологические особенности нерестовых водоёмов, в свою очередь, зависят от погодных-климатических условий конкретного года, а также нескольких предыдущих лет: количества осадков в холодный период года, уровня наполнения горизонтов грунтовых вод, динамических особенностей паводкового режима рек (для водоёмов, расположенных в речных долинах) (Ермохин, 2000). Два последних фактора в значительной степени определяются динамикой сезонного хода температуры в конкретном регионе.

В настоящее время имеются общие представления о последовательности и датах наступления сезонных явлений в жизненном цикле бесхвостых амфибий, обитающих на юго-востоке Европейской части России (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005). Эти представления сформированы на основании наблюдений за отдельными локальными популяциями в ареале видов, проведенных преимущественно в первой половине или в середине XX в. Между тем в конце XX – в начале XXI в. происходит значительная трансформация погодных-климатических условий в сторону потепления и аридизации (Коломыщ, 2003; Левицкая и др., 2009). Наблюдаемые тенденции изменения погоды и климата, очевидно, могут оказывать существенное влияние на сезон-

ную ритмику пойкилотермных животных. Такое влияние наиболее значимо в течение весеннего периода годового цикла. Получение современных данных об изменениях сезонной ритмики бесхвостых амфибий в весенний период и выявление видоспецифических термобиологических параметров позволит в дальнейшем прогнозировать состояние и перспективы трансформации популяций этих животных. Поэтому исследование данной проблемы в современных условиях представляется актуальным.

Наиболее ранние сроки прибытия в нерестовый водоём после окончания периода зимовки характерны для *P. fuscus*. В период исследований нерестовые миграции этого вида начинались в среднем с 7 по 11 апреля. Причем эта дата в различные годы варьировала от 31 марта до 9 апреля (табл. 3.4). Сроки появления первых особей этого вида в нерестовых водоёмах для различных локальных популяций незначительно отличаются по дате (различия составляли 1 – 3 дня и статистически не значимы) (табл. 3.5). Только в отдельные годы с затяжной прохладной весной в популяции оз. Кругленькое эта фенологическая фаза наступила несколько позднее, чем на озёрах Садок и Лебязье.

Кульминация нерестовых миграций в различных локальных популяциях *P. fuscus* наступает в среднем 17 – 19 апреля, варьируя в пределах 12 – 26 апреля (см. табл. 3.4). Различия по дате наступления этой фенологической фазы составляли от 2 до 6 сут. (статистические различия по среднемуголетней дате не значимы) (см. табл. 3.4). Прибытие в нерестовый водоём последних особей происходит в период со 2 по 16 мая (в среднем 8 – 13 мая).

P. fuscus характеризуется наиболее продолжительным периодом нерестовых миграций, в среднем 28 – 36 сут. (варьирует в пределах от 27 до 47 сут.) (см. табл. 3.4). Во всех изученных локальных популяциях продолжительность миграционного периода этого вида значимо больше, чем у других видов бесхвостых амфибий (критерий Краскелла – Уоллиса, $P < 0.03$; post-hoc тест, критерий Манна – Уитни, $P < 0.03$).

B. bombina начинает нерестовые миграции в водоёмы заметно позднее *P. fuscus*. Среднеуголетние даты прибытия первых особей этого вида в пой-

Таблица 3.4

Фенология и продолжительность периода нерестовых миграций

бесхвостых амфибий в долине р. Медведица

Параметры	Фенологические фазы явления								
	начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание
	оз. Садок (2010 – 2013)			оз. Лебяжье (2009, 2010, 2012, 2013)			оз. Кругленькое (2011 – 2013)		
<i>Pelobates fuscus</i>									
Даты	$\frac{9.04 \pm 5}{2.04-15.04}$	$\frac{19.04 \pm 4}{14.04-26.04}$	$\frac{8.05 \pm 6}{2.05-16.05}$	$\frac{7.04 \pm 5}{31.03-11.04}$	$\frac{18.04 \pm 5}{12.04-23.04}$	$\frac{13.05 \pm 4}{7.05-16.05}$	$\frac{11.04 \pm 3}{9.04-14.04}$	$\frac{17.04 \pm 4}{12.04-20.04}$	$\frac{9.05 \pm 2}{7.05-11.05}$
Продолжительность, сут.	$\frac{30 \pm 2}{28-31}$			$\frac{36 \pm 8}{28-47}$			$\frac{28 \pm 2}{27-31}$		
<i>Rana ridibunda</i>									
Даты	$\frac{20.04 \pm 6}{14.04-25.04}$	$\frac{2.05 \pm 2}{29.04-5.05}$	$\frac{11.05 \pm 3}{7.05-13.05}$	$\frac{30.04 \pm 1}{28.04-1.05}$	$\frac{5.05 \pm 2}{2.05-7.05}$	$\frac{11.05 \pm 2}{9.05-13.05}$	$\frac{1.05 \pm 2}{29.04-4.05}$	$\frac{7.05 \pm 5}{2.05-12.05}$	$\frac{10.05 \pm 5}{6.05-12.05}$
Продолжительность, сут.	$\frac{21 \pm 3}{18-23}$			$\frac{12 \pm 2}{10-14}$			$\frac{10 \pm 3}{6-12}$		
<i>Bombina bombina</i>									
Даты	$\frac{19.04 \pm 3}{16.04-23.04}$	$\frac{26.04 \pm 2}{23.04-29.04}$	$\frac{7.05 \pm 5}{2.05-13.05}$	$\frac{20.04 \pm 2}{18.04-22.04}$	$\frac{27.04 \pm 3}{23.04-29.04}$	$\frac{10.05 \pm 3}{7.05-13.05}$	$\frac{17.04 \pm 1}{16.04-18.04}$	$\frac{24.04 \pm 2}{22.04-26.04}$	$\frac{7.05 \pm 5}{3.05-12.05}$
Продолжительность, сут.	$\frac{18 \pm 4}{13-22}$			$\frac{20 \pm 3}{17-23}$			$\frac{20 \pm 4}{17-24}$		

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в знаменателе – min – max.

менные озёра – 17 – 20 апреля (различия между популяциями статистически не значимы) (см. табл. 3.5). В исследованных локальных популяциях эта дата варьирует в диапазоне от 16 до 23 апреля (см. табл. 3.4). приходят на нерест в среднем 7 – 10 мая. В различные годы эта фенологическая фаза наступает в период со 2 по 13 мая (см. табл. 3.4). Различия между датами наступления этих фенологических фаз статистически не значимы (см. табл. 3.5). Продолжительность периода нерестовых миграций *B. bombina* оказалась почти вдвое меньше, чем у *P. fuscus*, и составила в среднем 18 – 20 сут. (13 – 24 дня). Меньшие значения, вероятно, обусловлены относительно близким расположением мест зимовок половозрелых особей жерлянок и меньшей дистанцией их миграции из нерестового водоёма.

Межпопуляционные различия по среднемноголетним датам наступления фенологических фаз нерестовых миграций (множественные сравнения, критерий Краскела – Уоллиса, H)

Фенологическая фаза явления	Вид		
	<i>P. fuscus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>B. bombina</i>
Начало	<u>2.20</u>	<u>0.93</u>	<u>1.45</u>
	0.33	0.63	0.49
Кульминация	<u>0.18</u>	<u>0.65</u>	<u>1.35</u>
	0.91	0.72	0.51
Окончание	<u>1.45</u>	<u>1.29</u>	<u>0.26</u>
	0.49	0.53	0.88

Примечание. В числителе – значение критерия Краскела – Уоллиса, в знаменателе – уровень значимости.

P. ridibundus приходит на нерест последней среди трёх наиболее массовых видов бесхвостых амфибий. Первые особи этого вида появляются на нерестилищах в среднем в период с 20 апреля до 1 мая (14 апреля – 4 мая). Пик (кульминация) нерестовых миграций достигается в среднем 2 – 7 мая (29 апреля – 12 мая). Последние из прибывших на нерест половозрелых особей отмечены в среднем в период с 10 по 11 мая (6 – 13 мая). Межпопуляционные различия по дате наступления фенологических фаз нерестовых миграций статистически не значимы (критерий Краскела – Уоллиса, см. табл. 3.5). В целом для *P. ridibundus* характерен наименее продолжительный период прибытия особей на нерестилища. Он составляет в среднем от 10 сут. до 21 дня (6 – 23 сут.) (см. табл. 3.4).

Сравнение среднемноголетних дат наступления фенологических фаз нерестовых миграций исследованных видов бесхвостых амфибий в трёх озёрах показало (критерий Краскала – Уоллиса) значимые различия по срокам начала ($P < 0.03$) и кульминации ($P < 0.03$) этого явления (табл. 3.6). По срокам окончания нерестовых миграций межвидовых различий не выявлено ($P > 0.41$).

В период начала нерестовых миграций исследованных видов бесхвостых амфибий, несмотря на различия по календарным датам, температура воздуха имела относительно близкие значения. Нерестовые миграции начинались при достижении среднесуточной температуры воздуха 8.6 – 9.4°C (см. табл. 3.6). В отдельные годы в течение этой фазы миграций *B. bombina* и *P. ridibundus* наблюдались ночные понижения температуры до -3.8 и -2.0°C соответственно, тогда как начало миграции у *P. fuscus* всегда проходило в относительно более узком диапазоне положительных температур в течение всего дня, но особенно в ночные часы. Вместе с тем температура воздуха в период кульминации нерестовых миграций у *P. ridibundus* была значительно более высокой, чем у *P. fuscus* и *B. bombina* (17.0°C против 12.4 и 12.0 соответственно). Минимальная температура воздуха в течение суток в этот период применительно к *P. fuscus* и *B. bombina* обычно не опускалась ниже 5°C (в среднем 5.8 и 5.2°C, минимум в период наблюдений 4.5 и 0.3°C соответственно), а к *P. ridibundus* – ниже 11.2°C (минимум – 7.9°C).

Первые особи *P. fuscus* во всех исследованных популяциях прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 3.7 – 4.5°C (табл. 3.7). При этом сходная температура характерна для горизонтов почвенного профиля и зимовальных камер, в которых происходит зимовка этих амфибий (Ермохин и др., 2013).

Таблица 3.6

Межвидовые различия по среднегодовым датам наступления фенологических фаз нерестовых миграций (множественные сравнения, критерий Краскела – Уоллиса, *H*)

Фенологическая фаза явления	Популяция	$\frac{H}{P}$
Начало	Садок	$\frac{0.74}{0.03}$
	Лебяжье	$\frac{9.85}{0.007}$

	Кругленькое	<u>7.20</u> 0.03
Кульминация	Садок	<u>8.78</u> 0.01
	Лебяжье	<u>9.55</u> 0.008
	Кругленькое	<u>7.20</u> 0.03
Окончание	Садок	<u>1.34</u> 0.51
	Лебяжье	<u>0.96</u> 0.62
	Кругленькое	1.80 0.41

Примечание. В числителе – значение критерия Краскела – Уоллиса, в знаменателе – уровень значимости; жирным выделено $P < 0.05$.

Передвижение особей *P. fuscus* в период нерестовых миграций обычно происходит круглосуточно. Большинство половозрелых особей этого вида обитают на расстоянии не более 600 м от нерестового водоёма (Vlab, 1986).

Поэтому, учитывая среднюю скорость движения *P. fuscus* в период нерестовых миграций на исследуемой территории, составляющую около 40 м/ч, можно рассчитать, что продолжительность перемещения конкретной особи от места зимовки до нерестового водоёма, вероятно, не превышает суток. В связи с данной особенностью, погодные условия, при которых происходит выход *P. fuscus* из зимовальных камер, практически совпадают с таковыми при прибытии в нерестовый водоём. В то же время нерестовые миграции этого вида могут прерываться в ночные часы при относительно резком похолодании или при наступлении заморозков. В такие периоды температура воды опускалась на отдельных участках водоёмов до 0°C и наблюдалось образование закраин.

Температура воздуха в течение различных фенологических фаз
нерестовых миграций бесхвостых амфибий

Вид	Температура	Фенологические фазы явления		
		начало	кульминация	окончание
<i>P. fuscus</i>	T_{cp}	$\frac{9.4 \pm 1.2}{8.3-11.5}$	$\frac{12.4 \pm 2.6}{8.9-14.9}$	$\frac{16.9 \pm 2.3}{13.5-19.3}$
	T_{min}	$\frac{5.6 \pm 1.8}{4.0-7.6}$	$\frac{5.82 \pm 1.3}{4.5-7.4}$	$\frac{12.5 \pm 1.6}{10.9-14.2}$
	T_{max}	$\frac{13.8 \pm 3.1}{9.3-17.1}$	$\frac{17.4 \pm 3.9}{12.9-21.3}$	$\frac{21.9 \pm 3.3}{17.0-25.5}$
<i>B. bombina</i>	T_{cp}	$\frac{8.9 \pm 5.4}{3.8-16.3}$	$\frac{12.0 \pm 3.1}{8.8-16.2}$	$\frac{14.9 \pm 3.0}{11.3-18.2}$
	T_{min}	$\frac{2.3 \pm 6.0}{-3.8-12.2}$	$\frac{5.2 \pm 3.5}{0.3-9.9}$	$\frac{7.2 \pm 2.8}{4.2-10.9}$
	T_{max}	$\frac{14.4 \pm 9.0}{1.2-22.9}$	$\frac{18.9 \pm 4.8}{12.9-24.3}$	$\frac{20.9 \pm 3.8}{16.4-25.8}$
<i>P. ridibundus</i>	T_{cp}	$\frac{8.6 \pm 3.5}{4.6-11.4}$	$\frac{17.0 \pm 3.6}{14.0-21.1}$	$\frac{15.4 \pm 3.3}{13.1-19.2}$
	T_{min}	$\frac{1.3 \pm 3.2}{-2.0-4.4}$	$\frac{11.2 \pm 4.4}{7.9-16.2}$	$\frac{8.1 \pm 4.9}{4.1-13.7}$
	T_{max}	$\frac{14.7 \pm 4.6}{9.4-17.6}$	$\frac{22.1 \pm 4.1}{19.2-26.8}$	$\frac{22.5 \pm 2.6}{20.1-25.3}$

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в знаменателе – *min* – *max*.

Межпопуляционные различия *P. fuscus* по температурному режиму воды в нерестовых водоёмах обнаружены только в период окончания нерестовых миграций (ANOVA, табл. 3.8). Максимальная температура воды в течение суток в оз. Садок на 5°C ниже (см. табл. 3.8), чем в озёрах Лебяжье (post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 6.14$, $P = 0.003$) и Кругленькое ($T = 4.39$, $P = 0.03$). В оз. Садок как в прирусловом водоёме наблюдалось значительно более медленное прогревание воды в результате поступления паводковых вод из р. Медведица.

B. bombina приходила в нерестовые водоёмы при достижении порогового значения среднесуточной температуры воды 8.0 – 10.7°C (см. табл. 3.8). Минимальная температура воды в этот период никогда не опускалась ниже 4.0°C. Межпопуляционные различия по температурному режиму воды в нерестовых водоёмах (ANOVA, см. табл. 3.9) обусловлены более низкими значениями минимальной температуры воды в течение суток в оз. Садок (см. табл. 3.8) в период кульминации (оз. Кругленькое, post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 4.68$, $P = 0.02$) и окончания (оз. Лебяжье: $T = 5.41$, $P = 0.01$; оз. Кругленькое: $T = 5.83$, $P = 0.007$) нерестовых миграций.

В большинстве пойменных озёр *P. ridibundus* регистрировалась при значительно более высокой среднесуточной температуре воды 15.1 – 16.3°C и только в оз. Садок, расположенном ближе других к местам зимовки в русле р. Медведица, первые особи *P. ridibundus* отмечены при 8.8°C (лишь в 2013 г. при 5.6°C). Отличия оз. Садок по параметрам температурного режима в период начала нерестовых миграций обусловлены наименьшим по сравнению с другими исследованными водоёмами расстоянием от мест зимовки особей данного вида в русле р. Медведица. Причем статистически значимые отличия от других популяций обнаружены по всем трём параметрам температурного режима (ANOVA, см. табл. 3.9): среднесуточной (оз. Лебяжье, post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 4.94$, $P = 0.02$; оз. Кругленькое: $T = 5.90$, $P = 0.01$), минимальной (оз. Лебяжье: $T = 4.98$, $P = 0.02$; оз. Кругленькое: $T = 5.03$, $P = 0.02$) и максимальной (оз. Лебяжье: $T = 5.53$, $P = 0.01$; оз. Кругленькое: $T = 7.16$, $P = 0.004$) температуре воды в течение суток прибытия первых особей.

Таблица 3.8

Температура воды в нерестовых озёрах в течение различных фенологических фаз
нерестовых миграций бесхвостых амфибий

Озёра	$T, ^\circ\text{C}$	<i>P. fuscus</i>			<i>B. bombina</i>			<i>R. ridibunda</i>		
		Фенологические фазы явления			Фенологические фазы явления			Фенологические фазы явления		
		начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание	начало	кульминация	окончание
Садок	T_{cp}	$\frac{4.5 \pm 1.6}{2.0-6.1}$	$\frac{7.5 \pm 1.9}{5.1-9.7}$	$\frac{14.3 \pm 1.6}{12.4-16.9}$	$\frac{8.9 \pm 5.4}{3.8-16.3}$	$\frac{12.0 \pm 3.1}{8.8-16.2}$	$\frac{14.8 \pm 3.0}{11.3-18.2}$	$\frac{8.8 \pm 2.8}{5.6-10.9}$	$\frac{14.9 \pm 0.3}{14.7-15.2}$	$\frac{17.7 \pm 1.7}{15.8-19.1}$
	T_{min}	$\frac{2.5 \pm 1.6}{0-4.1}$	$\frac{5.8 \pm 1.3}{4.5-7.4}$	$\frac{12.5 \pm 1.6}{10.9-14.2}$	$\frac{5.9 \pm 1.5}{4.2-6.9}$	$\frac{5.3 \pm 3.5}{0.3-9.9}$	$\frac{7.2 \pm 2.8}{4.2-10.9}$	$\frac{3.1 \pm 5.2}{0-12.2}$	$\frac{11.4 \pm 0.9}{10.8-12.4}$	$\frac{14.0 \pm 2.4}{12.3-16.7}$
	T_{max}	$\frac{6.5 \pm 1.8}{4.0-8.1}$	$\frac{17.4 \pm 3.9}{12.9-21.3}$	$\frac{21.9 \pm 3.3}{17.0-25.5}$	$\frac{14.4 \pm 9.0}{1.2-22.9}$	$\frac{18.9 \pm 4.8}{12.9-24.3}$	$\frac{20.9 \pm 3.8}{16.4-25.8}$	$\frac{11.5 \pm 2.8}{8.3-13.3}$	$\frac{17.6 \pm 0.6}{17.0-18.2}$	$\frac{20.3 \pm 0.9}{19.6-21.4}$
Кругленькое	T_{cp}	$\frac{4.7 \pm 0.7}{4.0-5.3}$	$\frac{8.6 \pm 4.3}{4.9-13.3}$	$\frac{16.2 \pm 2.0}{14.1-18.2}$	$\frac{10.7 \pm 1.5}{9.9-12.4}$	$\frac{15.2 \pm 0.8}{14.3-15.7}$	$\frac{16.4 \pm 2.0}{14.8-18.7}$	$\frac{16.3 \pm 1.6}{15.3-18.1}$	$\frac{17.7 \pm 2.2}{15.3-19.5}$	$\frac{18.9 \pm 4.2}{14.9-23.2}$
	T_{min}	$\frac{1.0 \pm 1.2}{0-2.3}$	$\frac{5.1 \pm 3.6}{2.1-9.0}$	$\frac{12.6 \pm 1.3}{11.4-14.0}$	$\frac{8.4 \pm 1.3}{7.2-9.8}$	$\frac{12.2 \pm 0.3}{12.0-12.5}$	$\frac{14.0 \pm 2.2}{12.3-16.5}$	$\frac{11.0 \pm 1.3}{10.2-12.5}$	$\frac{14.5 \pm 1.5}{13.4-16.2}$	$\frac{16.3 \pm 4.2}{12.1-20.4}$
	T_{max}	$\frac{7.8 \pm 0.8}{6.8-8.3}$	$\frac{11.7 \pm 5.3}{7.2-17.5}$	$\frac{20.1 \pm 2.6}{17.3-22.5}$	$\frac{12.6 \pm 1.1}{11.3-13.3}$	$\frac{19.0 \pm 1.2}{17.6-19.8}$	$\frac{18.9 \pm 1.9}{17.2-21.0}$	$\frac{20.6 \pm 1.2}{19.8-22.0}$	$\frac{20.6 \pm 2.2}{18.1-22.3}$	$\frac{21.3 \pm 3.3}{18.2-24.8}$
Лебяжье	T_{cp}	$\frac{3.7 \pm 0.9}{2.5-4.6}$	$\frac{7.6 \pm 1.8}{5.1-9.3}$	$\frac{16.9 \pm 2.0}{14.6-19.3}$	$\frac{13.3 \pm 3.4}{9.3-16.6}$	$\frac{12.0 \pm 4.2}{7.0-15.9}$	$\frac{18.2 \pm 1.4}{16.6-19.5}$	$\frac{15.1 \pm 2.3}{12.9-18.2}$	$\frac{18.2 \pm 3.6}{11.1-19.6}$	$\frac{19.1 \pm 3.0}{16.3-23.2}$
	T_{min}	$\frac{0.8 \pm 0.6}{0-1.52}$	$\frac{5.0 \pm 1.6}{3.2-7.1}$	$\frac{13.7 \pm 1.8}{11.5-15.8}$	$\frac{8.3 \pm 2.7}{5.7-11.2}$	$\frac{8.4 \pm 3.0}{5.3-11.5}$	$\frac{13.5 \pm 1.4}{12.1-14.8}$	$\frac{11.0 \pm 2.3}{8.9-14.0}$	$\frac{12.2 \pm 3.1}{8.3-15.8}$	$\frac{14.3 \pm 2.3}{12.3-17.1}$
	T_{max}	$\frac{7.0 \pm 1.4}{5.1-8.4}$	$\frac{10.7 \pm 1.1}{9.1-11.4}$	$\frac{20.0 \pm 1.4}{18.5-21.8}$	$\frac{17.2 \pm 3.0}{14.2-20.1}$	$\frac{16.4 \pm 3.5}{12.1-19.5}$	$\frac{21.8 \pm 0.6}{21.0-22.4}$	$\frac{18.6 \pm 2.6}{16.1-21.7}$	$\frac{18.5 \pm 2.9}{14.5-21.3}$	$\frac{21.7 \pm 1.7}{19.8-23.7}$

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и ее стандартное отклонение, в знаменателе – min – max.

Таблица 3.9

Межпопуляционные различия по температурным условиям наступления фенологических фаз нерестовых миграций бесхвостых амфибий (тест Левена, W ; однофакторный дисперсионный анализ ANOVA)

Фенологическая фаза явления	Температура	<i>P. fuscus</i>		<i>P. ridibundus</i>		<i>B. bombina</i>	
		W, P	$\frac{F}{P}$	W, P	$\frac{F}{P}$	W, P	$\frac{F}{P}$
Начало	Среднесуточная.	0.25	$\frac{0.25}{0.52}$	0.54	$\frac{9.44}{0.01}$	0.02	$\frac{1.13}{0.39}$
	min	0.21	$\frac{2.50}{0.14}$	0.38	$\frac{8.04}{0.02}$	0.29	$\frac{2.71}{0.12}$
	max	0.57	$\frac{0.78}{0.49}$	0.20	$\frac{13.14}{0.004}$	0.03	$\frac{3.66}{0.10}$
Кульминация	Среднесуточная.	0.15	$\frac{0.19}{0.83}$	0.20	$\frac{0.83}{0.47}$	0.05	$\frac{2.86}{0.15}$
	min	0.22	$\frac{0.11}{0.89}$	0.49	$\frac{1.65}{0.26}$	0.15	$\frac{5.41}{0.03}$
	max	0.26	$\frac{1.03}{0.43}$	0.28	$\frac{1.69}{0.25}$	0.07	$\frac{0.59}{0.58}$
Окончание	Среднесуточная.	0.86	$\frac{2.37}{0.15}$	0.55	$\frac{0.19}{0.83}$	0.08	$\frac{2.24}{0.16}$
	min	0.90	$\frac{0.39}{0.69}$	0.62	$\frac{0.57}{0.59}$	0.31	$\frac{11.93}{0.003}$
	max	0.26	$\frac{10.76}{0.003}$	0.25	$\frac{0.35}{0.72}$	0.07	$\frac{0.97}{0.41}$

Примечание. Курсивом выделено $P < 0.05$ по тесту Левена; жирным шрифтом показан $P < 0.05$ для F -критерия.

Межвидовые различия по параметрам температурного режима водоёмов в сутки наступления фенологических фаз нерестовых миграций наиболее выражены в периоды начала и кульминации этого явления на озёрах Лебяжье и Кругленькое (ANOVA, начало – $P \leq 0.001$, кульминация – $P < 0.04$) (табл. 3.10). На оз. Садок подобные различия менее выражены из-за раннего прибытия *P. ridibundus*. На этом водоёме обнаружены только различия по минимальной температуре воды при наступлении кульминации ($P < 0.001$) и окончания ($P = 0.003$) нерестовых миграций.

Таблица 3.10

Межвидовые различия по температурным условиям наступления фенологических фаз нерестовых миграций бесхвостых амфибий (тест Левена, W ; однофакторный дисперсионный анализ ANOVA)

Фенологическая фаза явления	Температура	Озера					
		Садок		Лебяжье		Кругленькое	
		W, P	$\frac{F}{P}$	W, P	$\frac{F}{P}$	W, P	$\frac{F}{P}$
Начало	Среднесуточная.	<i>0.008</i>	$\frac{3.52}{0.12}$	<i>0.02</i>	$\frac{45.82}{<0.001}$	0.18	$\frac{59.41}{<0.001}$
	min	0.21	$\frac{0.84}{0.46}$	<i>0.01</i>	$\frac{41.57}{0.001}$	0.98	$\frac{49.58}{<0.001}$
	max	<i>0.04</i>	$\frac{0.60}{0.58}$	<i>0.04</i>	$\frac{38.24}{<0.001}$	0.66	$\frac{113.80}{<0.001}$
Кульминация	Среднесуточная.	0.051	$\frac{10.58}{0.003}$	0.22	$\frac{6.33}{0.02}$	0.11	$\frac{8.35}{0.02}$
	min	0.27	$\frac{26.10}{<0.001}$	0.36	$\frac{7.37}{0.01}$	0.06	$\frac{14.64}{0.005}$
	max	<i>0.02</i>	$\frac{0.16}{0.86}$	0.12	$\frac{9.17}{0.007}$	0.10	$\frac{5.89}{0.04}$
Окончание	Среднесуточная.	0.10	$\frac{2.19}{0.16}$	0.52	$\frac{0.97}{0.42}$	0.47	$\frac{0.80}{0.49}$
	min	0.37	$\frac{10.56}{0.003}$	0.36	$\frac{0.21}{0.81}$	0.35	$\frac{1.36}{0.33}$
	max	0.26	$\frac{0.25}{0.78}$	0.32	$\frac{2.32}{0.15}$	0.72	$\frac{0.60}{0.58}$

Примечание. Курсивом выделено $P < 0.05$ по тесту Левена; жирным шрифтом показан $P < 0.05$ для F -критерия.

Межвидовые различия обусловлены в основном термобиологическими особенностями *P. fuscus* по сравнению с *P. ridibundus* и *B. bombina*, хорошо выраженными в течение всего периода нерестовых миграций на озёрах Лебяжье и Кругленькое (табл. 3.11). На оз. Садок различия не столь четкие, что обусловлено, с одной стороны, относительно низкими темпами прогревания воды в этом водоёме, а с другой – ранним прибытием *P. ridibundus* на нерест.

Эти различия значимы в основном в период начала и кульминации нерестовых миграций исследованных видов. Отличия между *P. ridibundus* и *B. bombina* оказались несущественными, не носят устойчивого характера, выражены только в отдельных озёрах и по одному из температурных параметров (см. табл. 3.11). Так, нерестовые миграции *B. bombina* на оз. Садок вступают в кульминацию и заканчиваются при минимальной температуре воды в течение суток соответственно на 6.1 и 6.8°C ниже (см. табл. 3.10; post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 5.23$, $P = 0.01$; $T = 6.03$, $P = 0.004$ соответственно), чем у *P. ridibundus* (см. табл. 3.8).

Таблица 3.11

Межвидовые отличия *P. fuscus* от *P. ridibundus* и *B. bombina* по термобиологическим особенностям в период наступления различных фенологических фаз нерестовых миграций (post-hoc тест, критерий Тьюки, критерий Даннета (курсив))

Фенофаза	T, °C	Озёра					
		Садок		Лебяжье		Кругленькое	
		<i>P. ridibundus</i>	<i>B. bombina</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>B. bombina</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>B. bombina</i>
Начало	Средняя	–	–	<u>9.28</u> <0.001	<u>7.78</u> 0.001	<u>15.41</u> <0.001	<u>8.02</u> 0.003
	<i>min</i>	–	–	<u>9.73</u> <0.001	<u>7.21</u> 0.002	<u>7.34</u> 0.005	<u>10.02</u> 0.001
	<i>max</i>	–	–	<u>9.60</u> <0.001	<u>8.50</u> <0.001	<u>21.11</u> <0.001	<u>7.85</u> 0.004
Кульминация	Средняя	<u>6.50</u> 0.003	<u>3.98</u> 0.04	<u>5.03</u> 0.02	–	<u>5.59</u> 0.02	<u>4.07</u> 0.05
	<i>min</i>	<u>4.74</u> 0.02	–	<u>5.43</u> 0.01	–	<u>7.34</u> 0.005	<u>5.53</u> 0.02
	<i>max</i>	–	–	<u>5.86</u> 0.006	<u>4.25</u> 0.04	<u>4.60</u> 0.04	<u>3.74</u> 0.05
Окончание	Средняя	–	–	–	–	–	–
	<i>min</i>	–	<u>4.96</u> 0.02	–	–	–	–
	<i>max</i>	–	–	–	–	–	–

P. fuscus достигает пика нерестовых миграций при наиболее низкой среднесуточной температуре воды – 7.5 – 8.6°C, причем температура воды в этот период ни в одном из нерестовых водоёмов не опускалась в течение суток ниже 2.1°C. Нерестовые миграции *B. bombina* достигали пика при среднесуточной температуре воды 12.0 – 15.2°C (в течение суток не ниже 0.3°C). Наиболее теплолюбивым видом оказалась *P. ridibundus*, большинство особей которой прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 14.9 – 18.2°C (в течение суток не ниже 8.3°C).

Известно, что температура тела *P. fuscus* и других видов амфибий в период зимней спячки слабо отличается от окружающей среды (Ермохин и др., 2013), а их выход из состояния зимовки контролируется экзогенной динамикой температуры среды. Причем фенология сезонных явлений в жизни этих животных определяется несколькими критическими, пороговыми значениями температуры среды: температурой почвы вдоль профиля до горизонта, в котором размещается зимовальная камера, температурой воздуха на территории между местом зимовки и нерестовым водоёмом, а также температурой воды в нерестовом водоёме.

На сроки начала миграции *P. fuscus* оказывает значительное влияние глубина промерзания грунта в местах зимовки и динамика его оттаивания в весенний период. Первым фактором определяется глубина размещения этих амфибий в течение периода зимовки (Ермохин и др., 2013). В годы с различными погодными условиями в зимний период (сроки установления снежного покрова, его высота, особенности хода температуры в течение периода до установления снежного покрова, температурный режим в течение зимы) она варьирует от 0.8 до 2 м. Кроме того, сроки прибытия в нерестовый водоём зависят от динамики схода ледового покрова, особенностей водного питания нерестовых озёр и температурного режима воды в этот период. Так, например, динамика прогрева водных масс различается в годы с различной водностью. После малоснежной зимы, как правило, наблюдается заполнение озёрных кот-

ловин в основном талыми водами с водосборной территории, тогда как в годы с большими запасами воды в снежном покрове и резким потеплением весной происходит значительный приток паводковых вод из р. Медведица. Часть нерестовых озёр, расположенных вблизи русла реки, в такие годы становятся временно проточными водоёмами. Движение паводковых вод по пониженным участкам поймы через котловины таких озёр замедляет прогревание воды в них.

Нельзя также исключить вероятность термобиологических предпочтений в исследованных популяциях *P. fuscus*, обусловленных филогеографическими особенностями, проявляющимися в специфике гаплотипов особей, слагающих конкретные локальные популяции (Полуконова и др., 2013). Однако для детальной проверки данной гипотезы, очевидно, требуется проведение дополнительных молекулярно-биологических и эколого-физиологических исследований, сопровождающихся обобщением данных из различных частей ареала вида.

На сроки прихода *P. ridibundus* в конкретные нерестовые озёра оказывает значительное влияние расстояние от мест зимовки в русле р. Медведица. В связи с этим необходимо отметить, что применительно к данному виду временной промежуток между прибытием первых и последних особей на нерестилище не в полной мере отражает общую продолжительность нерестовых миграций (собственно перемещений от мест зимовки к нерестовому водоёму). Такие отличия обусловлены значительной удаленностью мест зимовки от нерестилищ для особей отдельных локальных популяций, размножающихся в пойменных озёрах, а зимующих в русле р. Медведица, которая является единственным пригодным для данного вида местом зимовки в условиях исследуемой территории. У *P. ridibundus* подобные нерестовые миграции могут составлять более 10 сут., в отличие от *P. fuscus* и *B. bombina*, которые при благоприятных погодных условиях обычно проходят расстояние от мест зимовки до нерестового водоёма не более чем за 1 сутки. Так, например, *P. ridibundus*, нерестящиеся в оз. Кругленькое, расположенном в 1.4 км от русла р. Медведица, затрачивают на миграцию в среднем на 5 – 11 сут. больше, чем особи, нерестящиеся в оз. Садок, находящемся в 200 м от русла. Причем выше были

указаны кратчайшие расстояния, измеренные по прямой, тогда как фактические маршруты нерестовых миграций, как правило, нелинейны и поэтому значительно более протяженны. Следует также отметить, что *P. ridibundus* в районе исследований мигрирует не сплошным фронтом, а по достаточно узким, пространственно ограниченным маршрутам. Обычно такие маршруты нерестовых миграций относительно устойчиво используются в течение ряда лет и в основном приурочены к локальным понижениям местности (Шахпаронов, 2011). Кроме того, лягушки в этот период перемещаются с непостоянной скоростью, которая во многом определяется погодными условиями в период миграций. Так, например, мигрирующие особи могут задерживаться в транзитных водоёмах по маршруту движения и пережидать в них периоды кратковременного похолодания, а также пополнять запасы воды в организме в дни с относительно низкой влажностью воздуха.

Несмотря на значительное число публикаций, посвященных сезонным явлениям в популяциях изучаемых видов бесхвостых амфибий, сведения о сроках выхода из состояния зимовки и о критических пороговых значениях температуры, при которых наблюдается приход первых особей в нерестовый водоём, весьма противоречивы. Так, например, по данным ряда исследователей (Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Пестов и др., 2007; Gelder van, Hoedemaekers, 1971; Kowalewski, 1974; Drobenkov et al., 2005; Nöllert et al., 2012), первые особи *P. fuscus* появлялись в нерестовых водоёмах при температуре воды в диапазоне 9 – 15°C, что отражает сложившееся представление об этом виде как об относительно теплолюбивом. Вместе с тем некоторые авторы обращают внимание на значительно более низкие значения температуры воды, при которых первые особи прибывают на нерестилище: 3.8 – 7.5°C (Juszczuk, 1974) и 8 – 10°C (Щербак, Щербань, 1980; Лада, 1994). Эти данные весьма близки к значениям нижнего порога температуры воды, полученным в ходе многолетних исследований трех локальных популяций *P. fuscus* в долине р. Медведица (3.7 – 4.5°C) (см. табл. 3.6).

Сходная тенденция к завышению температуры прибытия в нерестовый водоём сформировалась по результатам исследования *B. bombina*. Большинство исследователей придерживаются представлений о приходе первых особей этого вида в водоёмы при 14 – 19°C (Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Пестов и др., 2007; Drobenkov et al., 2005), тогда как другие (Juszczyk, 1974) указывают значительно более низкие значения – 7.5 – 9.5°C, которые оказались близкими к таковым в популяциях долины р. Медведица (в начале миграции 8.0 – 13.3, в отдельные годы 5.2°C, а во время кульминации 10 – 15°C) (см. табл. 3.6).

Только по популяциям *P. ridibundus* данные, полученные в долине р. Медведица, оказались близки к имеющимся сведениям о температуре при начале нерестовых миграций 8.8 – 16.3°C (см. табл. 3.6) против 10 – 20°C в других частях ареала (Жукова, Широкова, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Пестов и др., 2007; Иванова, Жигальский, 2011; Drobenkov et al., 2005). Кроме того, следует отметить, что в отдельные годы в водоёмах, близких к руслу реки, первые особи появляются при более низкой среднесуточной температуре воды 5.6°C (в ночное время до 4.2°C).

Продолжительность нерестовых миграций *P. fuscus* в различных частях ареала остается недостаточно изученной, что отражает известную неопределенность методологии исследований: в большинстве работ указывается только приблизительное, с точностью до декады, время обнаружения особей в водоёме. В популяциях этого вида в долине р. Медведица нерестовые миграции продолжались в различные годы в течение 27 – 47 сут. (в среднем 28 – 36 сут.) (см. табл. 3.4), что в 2 – 4 раза превышает установленные ранее другими исследователями не только продолжительность этого периода, но и продолжительность нереста в целом (Лада, 1994; Gelder van, Hoedemaekers, 1971).

Анализ фенологии нерестовых миграций *B. bombina*, *P. fuscus*, *P. ridibundus* из популяций, размножающихся в пойменных озёрах (Садок, Кругленькое, Лебяжье) в долине р. Медведица, позволил установить даты наступления основных фенологических фаз этого явления. На всех исследованных

озёрах наблюдается достаточно чёткая сезонная последовательность прибытия видов бесхвостых амфибий в нерестовый водоём. Эти виды располагаются во временном ряду *P. fuscus* → *B. bombina* → *P. ridibundus*. Наступление отдельных фаз нерестовых миграций определяется критическими значениями температуры воздуха и воды в нерестовых водоёмах, специфическими для каждого конкретного вида, а также особенностями хода температуры в течение конкретного года. Проведенное исследование позволило выявить региональные особенности и уточнить температурные характеристики, определяющие нерестовые миграции массовых видов бесхвостых амфибий.

Глава 4. РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

4.1. Размерно-весовая и половая структура популяций *Pelobates fuscus*

Чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*) относится к наиболее массовым видам бесхвостых амфибий в долинах рек Саратовской области (Шляхтин и др., 2005; Ермохин, Табачишин, 2011). Однако в условиях потепления и аридизации климата на юго-востоке европейской части России (Коломыц, 2003) возможно существенное изменение условий размножения и наземного обитания данного вида (Stuart et al., 2004; Reading, 2007). Поэтому исследование размерной и половой структуры его популяций следует считать необходимой составляющей частью мониторинга в различных частях его ареала.

Длина тела самцов *P. fuscus*, принимавших участие в нерестовых миграциях в локальных популяциях долины р. Медведица, варьировала от 30.4 до 56.0 мм (в среднем от 39.6 до 41.2 мм). Наибольшие линейные размеры были характерны для самцов популяции озера Садок в 2014 г., наименьшие – для самцов озера «Черепашье» в 2015 г. (табл. 4.1). Вес тела самцов из четырех популяций находился в период исследований в пределах от 2.70 до 20.87 г (в среднем от 6.13 до 8.81 г). Наибольшие вес тела отмечался у самца из популяции озера Садок в 2014 г., наименьший – в озере Кругленькое в 2015 г. (см. табл. 4.1).

Длина тела половозрелых самок *P. fuscus* в исследованных популяциях составляла в 2013 – 2015 гг. от 29.3 до 58.7 мм (в среднем 40.0 – 44.9 мм). Наибольшие размеры были характерны для популяции озера Лебяжье в 2013 г., наименьшие – в озере Кругленькое в 2013 г. Вес тела самок варьировал в пределах от 2.64 до 22.33 г (в среднем от 6.57 – 11.80 г). Особи наименьшего и

наибольшего веса были зарегистрированы в популяции озера Садок в 2013 и 2015 гг. соответственно (см. табл. 4.1).

Таблица 4.1

Длина (SVL , мм), живой вес (W_{live} , г) и половой диморфизм в популяциях *P. fuscus*

Год	Размерно-весовые характеристики				SDI , %	
	самцы		самки			
	SVL , мм	W_{live} , г	SVL , мм	W_{live} , г	SVL	W_{live}
Лебяжье						
2013	$\frac{40.6 \pm 3.1}{34.1 - 52.7}$	$\frac{7.08 \pm 1.52}{3.99 - 13.86}$	$\frac{44.5 \pm 5.9}{32.2 - 58.7}$	$\frac{10.36 \pm 4.29}{3.63 - 22.11}$	9.55	46.29
Садок						
2013	$\frac{41.2 \pm 3.4}{31.6 - 50.5}$	$\frac{7.17 \pm 1.79}{3.08 - 15.10}$	$\frac{44.6 \pm 3.8}{32.1 - 53.9}$	$\frac{10.41 \pm 2.90}{2.64 - 19.04}$	8.05	45.31
2014	$\frac{41.2 \pm 3.2}{35.5 - 56.0}$	$\frac{8.11 \pm 2.06}{4.70 - 20.87}$	$\frac{44.9 \pm 3.5}{35.1 - 58.6}$	$\frac{11.80 \pm 2.88}{3.46 - 21.00}$	8.15	45.53
2015	$\frac{42.4 \pm 3.3}{34.8 - 49.9}$	$\frac{8.81 \pm 1.69}{3.70 - 13.25}$	$\frac{44.6 \pm 3.4}{35.8 - 55.7}$	$\frac{10.92 \pm 2.60}{4.96 - 22.33}$	5.10	23.92
Кругленькое						
2013	$\frac{39.6 \pm 3.0}{32.7 - 52.8}$	$\frac{6.13 \pm 1.46}{2.87 - 13.40}$	$\frac{40.0 \pm 3.8}{29.3 - 51.2}$	$\frac{6.57 \pm 2.31}{3.05 - 15.96}$	1.02	7.20
2014	$\frac{40.6 \pm 2.8}{33.1 - 50.5}$	$\frac{7.20 \pm 1.28}{3.79 - 12.48}$	$\frac{43.3 \pm 3.2}{35.5 - 55.1}$	$\frac{10.05 \pm 2.46}{4.89 - 19.93}$	6.40	39.54
2015	$\frac{39.6 \pm 2.6}{32.5 - 50.6}$	$\frac{6.80 \pm 2.05}{2.70 - 11.92}$	$\frac{41.6 \pm 3.5}{30.4 - 58.0}$	$\frac{8.24 \pm 2.76}{3.50 - 19.52}$	4.90	21.26
«Черепашье»						
2014	$\frac{39.8 \pm 2.9}{32.5 - 48.6}$	$\frac{7.21 \pm 1.52}{3.90 - 13.60}$	$\frac{43.0 \pm 3.6}{33.1 - 54.5}$	$\frac{10.04 \pm 2.50}{4.71 - 18.14}$	8.04	39.25
2015	$\frac{39.0 \pm 2.5}{30.4 - 51.5}$	$\frac{6.66 \pm 1.36}{2.90 - 12.74}$	$\frac{41.4 \pm 3.0}{32.9 - 51.2}$	$\frac{8.60 \pm 2.14}{4.00 - 15.4}$	6.15	29.27

Половые различия *P. fuscus* по размерно-весовым характеристикам были статистически значимы во всех локальных популяциях (*ANOVA*, *F*-критерий, $P < 0.02$) за исключением длины тела самцов и самок в популяции озера Кругленькое в 2013 г. (табл. 4.2). Отсутствие значимых различий по длине тела

между полами относительно редкое явление в популяциях этого вида. Так, например оно было ранее обнаружено в популяции *P. fuscus insubricus* на севере Италии (Andreone et al., 1993).

Таблица 4.2

Половые различия длины и веса тела *Pelobates fuscus*
по результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Год	Популяции							
	Лебяжье		Садок		Кругленькое		«Черепашье»	
	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г
2013	<u>110.60</u> <0.00001	<u>160.30</u> <0.00001	<u>107.30</u> <0.00001	<u>201.30</u> <0.00001	<u>2.09</u> 0.15	<u>6.17</u> 0.01	–	–
2014	–	–	<u>81.55</u> <0.00001	<u>182.50</u> <0.00001	<u>43.26</u> <0.00001	<u>148.20</u> <0.00001	<u>100.80</u> <0.00001	<u>204.30</u> <0.00001
2015	–	–	<u>15.78</u> 0.00008	<u>19.92</u> 0.00001	<u>11.91</u> 0.0006	<u>5.09</u> 0.02	<u>79.49</u> <0.00001	<u>58.97</u> <0.00001

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.03$).

Половой диморфизм по длине тела при наличии значимых различий варьировал в диапазоне популяциях долины р. Медведица от 4.9 до 9.6%, достигая максимума в популяции озера Лебяжье (см. табл. 4.1). Он был сравнительно ниже в озерах Кругленькое и «Черепашье». В трех популяциях он претерпевал незначительные разнонаправленные межгодовые колебания. Диморфизм самцов и самок *P. fuscus* по весу тела в период нерестовых миграций был более существенно выражен и находился в пределах от 7 до 46%. Он также достигал максимума в популяции озера Лебяжье и был минимальным в популяции озера Кругленькое в 2013 г. В трех популяциях, исследованных в течение ряда лет, происходило заметное снижение половых различий по весу тела.

Размерные характеристики самцов и самок соответствуют таковым в других частях ареала, например в Германии, Венгрии (Andreone et al., 1993) и в

других регионах Европы (Nöllert, 1990; Nöllert et al., 2012). Межгодовые различия размерно-весовых характеристик в популяциях, исследованных в течение ряда лет, были статистически значимы (ANOVA, F -критерий, $P < 0.0002$) в течение 2013 – 2015 гг., за исключением длины тела особей обоих полов в популяции озера Садок (табл. 4.3). Анализ этих изменений показал, что длина тела была относительно консервативным признаком и, в отличие от других видов бесхвостых амфибий в долине р. Медведица, претерпевала относительно небольшие межгодовые колебания в различных локальных популяциях: не более 2 – 3% у самцов и, в несколько большем диапазоне, 0.7 – 8% у самок. Вес тела в среднем варьировал в различные годы, изменяясь у самцов на 8 – 19%, а у самок – на 13 – 35%. Большой размах межгодовых колебаний веса тела самок, очевидно, может быть обусловлен различным объемом половых продуктов, формируемых ими в течение периода активности особей в предыдущем году и степени их упитанности.

Таблица 4.3

Межгодовые различия размерно-весовых характеристик *P. fuscus*, принимавших участие в нерестовых миграциях

Популяция	Межгодовые различия (F/P)				Годы с парными различиями (post-hoc тесты, критерий Тьюки Q , $P < 0.01$)			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	SVL	W_{live}	SVL	W_{live}	SVL	W_{live}	SVL	W_{live}
Садок	<u>0.79</u> 0.46	<u>55.10</u> <0.0001	<u>0.72</u> 0.49	<u>10.81</u> 0.00003	–	2013– 2015	–	2013– 2014
Кругленькое	<u>11.31</u> 0.0001	<u>42.39</u> <0.0001	<u>36.72</u> <0.0001	<u>92.23</u> <0.00001	2013– 2014	2013– 2015	2013– 2015	2013– 2015
«Черепашье»	<u>14.39</u> 0.0002	<u>26.21</u> <0.0001	<u>27.85</u> <0.0001	<u>48.68</u> <0.00001	2014 – 2015			

Примечание. Курсивом показаны значения F -критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.03$).

Соотношение полов в локальных популяциях *P. fuscus* варьировало от сбалансированного (1 : 1) до значительного преобладания самцов (от 1.45 : 1 –

озеро Кругленькое в 2013 г. до 1.95 : 1 – озеро «Черепашье» в 2015 г.) (табл. 4.4). Сбалансированное соотношение полов наблюдалось приблизительно в половине случаев исследования. Оно было более характерно для популяции озера Садок в 2014 – 2015 г. Наиболее распространенный вариант половой структуры – статистически значимое преобладание самцов. Однако их доля имела довольно значительные колебания. Так, в озере Садок наблюдался переход от типичной маскулинизированной популяции в начале периода исследований к сбалансированному варианту половой структуры в последующие годы. В популяциях озер Садок и «Черепашье» межгодовые изменения соотношения полов были разнонаправлены и статистически значимы (см. табл. 4.4). В то же время, в популяции озера Кругленькое маскулинизированный статус половой структуры сохранялся относительно устойчиво в течение трех лет. В двух из трех популяций происходило постепенное возрастание доли самок вплоть до формирования сбалансированного соотношения полов на озере Садок.

В популяциях земноводных сбалансированное соотношение полов 1 : 1 встречается относительно редко. Обычно оно смещается в пользу одного из полов и отражает условия, в которых происходило формирование популяции (Wallace et al., 1999; Weiner et al., 1997; Eggert, 2004; Hulin et al., 2009). Поэтому анализ половой структуры популяций амфибий представляет ценный материал для оценки их состояния и перспектив развития в условиях трансформации климата.

Обычно выделяют первичную, вторичную и третичную половую структуру популяции. Под первичной половой структурой понимают соотношение полов, возникающее на стадии зиготы сразу после оплодотворения яйцеклетки; вторичное соотношение полов – у неполовозрелых особей; третичное соотношение – в совокупности половозрелых особей популяции, участвующих в размножении (Геодакян, 1985). Проанализированы вторичная (сеголетки, проходящие метаморфоз) и третичная половая структура популяций восточной формы *P. fuscus* (Полуконова и др., 2013), обитающей как в районе исследований, так и долинах других рек Саратовской области.

Соотношение полов в популяциях *Pelobates fuscus*

Год	Число особей, экз.		Соотношение полов (самцы : самки)	Различия в соотношении полов (χ^2/P)	
	Самцы	Самки		В течение года	Межгодовые
Лебяжье					
2013	512	330	1.55 : 1	<u>19.90</u> <0.0001	–
Садок					
2013	334	193	1.73 : 1	<u>19.21</u> <0.0001	<u>40.29</u> <0.001
2014	152	177	1 : 1.16	<u>0.85</u> 0.33	
2015	236	282	1 : 1.19	<u>2.05</u> 0.15	
Кругленькое					
2013	327	225	1.45 : 1	<u>9.51</u> 0.002	<u>0.85</u> 0.65
2014	231	177	1.30 : 1	<u>3.59</u> 0.07	
2015	343	259	1.32 : 1	<u>5.89</u> 0.02	
«Черепашье»					
2014	232	226	1.02 : 1	<u>0.04</u> 0.84	<u>30.87</u> <0.00001
2015	637	322	1.95 : 1	<u>50.31</u> <0.00001	

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые внутри- и межгодовые различия в соотношении полов.

Во всех исследованных популяциях наблюдается отчетливый размерный половой диморфизм (t -критерий Саттерзвайта, $P < 0.03$) (табл. 4.5). Межпопуляционные различия в большей степени выражены у самцов ($P < 0.05$), по сравнению с самками ($P < 0.05$). Самцы из популяции в долине р. Медведица значимо отличаются от всех других популяций. Межпопуляционные различия

самок *P. fuscus* относительно слабее. Так, самки из популяции Еруслан 2 не имеют отличий от таковых из других исследованных популяций.

Большинство исследованных популяций характеризуются сбалансированным соотношением полов (критерий χ^2 , $P > 0.12$: табл. 4.6) или даже статистически незначимым (очевидно из-за небольшого объема выборки) преобладанием самцов (заволжские популяции).

Таблица 4.5

Оценка достоверности внутри- и межпопуляционных различий самок и самцов *Pelobates fuscus* по длине тела

Самки \ Самцы	р. Медведица	р. Хопер	р. Еруслан 1	р. Еруслан 2
р. Медведица	4.52 (258)* <0.001	5.02 (57) <0.001	3.04 (8) 0.02	0.12 (9) 0.90
р. Хопер	5.52 (53) <0.0001	2.14 (86) 0.03	1.79 (25) 0.09	1.80 (11) 0.10
р. Еруслан 1	4.50 (17) <0.001	1.33 (44) 0.191	2.95 (16) 0.01	1.06 (11) 0.31
р. Еруслан 2	4.33 (14) 0.001	0.93 (22) 0.36	2.23 (10) 0.05	3.05 (15) 0.008

Примечания. * – В числителе – *t*-критерий Стьюдента для независимых выборок с разделенными оценками дисперсий (в скобках – приближенное число степеней свободы, *df*), в знаменателе – двусторонний уровень значимости (*p*); в диагональных ячейках таблицы показаны различия между самцами и самками в одной популяции, справа от диагонали – между самками, а слева – между самцами различных популяций.

Дисбаланс полов у сеголетков *P. fuscus* с преобладанием самок – относительно обычное явление в годы с аномально жарким летом (Ермохин, Табачишин, 2010). Очевидно, что в условиях высокой температуры воды в нерестовых водоёмах в период развития головастиков (выше 27 °С) наблюдается заметная феминизация когорты сеголеток вплоть до соотношения 3 : 1 в пользу самок, а при температуре ниже 21 °С, напротив, происходит маскулинизация.

Изменения в соотношении полов происходят, вероятно, в связи с дифференцированной выживаемостью особей более крупного размера в условиях возрастания трат на обмен у пойкилотермных животных. Феминизирующее влияние высокой температуры воды ранее было отмечено для популяций многих видов бесхвостых амфибий, характеризующихся выраженным размерным половым диморфизмом с более крупными самками (Monnet, Cherry, 2002; Eggert, 2004; Hulin et al., 2009).

Таблица 4.6

Сравнительная характеристика половой структуры популяций *P. fuscus* в Саратовской области

№	Популяция	Год	Тип половой структуры	Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)	χ^2	<i>P</i>
1	Медведица	2009	Вторичная (сеголетки)	1 : 1.83 (29 : 53)	7.02	0.008
			Третичная в период размножения	1 : 1.31 (230 : 297)	8.51	0.004
2	Хопер	1998	Третичная в период размножения	1 : 1.07 (42 : 45)	0.10	0.75
3	Еруслан 1	1997	Вторичная (сеголетки)	1.60 : 1 (16 : 10)	1.38	0.24
			Третичная вне периода размножения	1.58 : 1 (30 : 19)	2.47	0.12
4	Еруслан 2	1997	Третичная вне периода размножения	1.63 : 1 (13 : 8)	1.19	0.28

Сравнительный анализ и обобщение данных многих исследователей показал, что в большинстве популяций *P. fuscus* из Западной и Центральной Европы наблюдается сбалансированное соотношение полов или преобладают самцы (табл. 4.7). Преобладание самок отмечено только на западе Украины (Щербак, Щербань, 1980) и в отдельных популяциях Юго-Востока Европы (Rot-Nikšević et al., 2001). В целом вариабельность соотношения полов в популяциях Pelobatidae в пределах ареала вида следует считать широко распространенным обычным явлением (Scali, Gentilli, 2003).

Половая структура популяций *P. fuscus* в различных частях ареала

№ п/п	Популяция	Год	Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)	χ^2	<i>P</i>	Источник
1	Украина	2005	178:141 (1.26:1)	4.29	0.04	Писанец, 2006
2	Украина, Карпаты	1980	41%:59% (1 : 1.4)	–	–	Щербак, Щербань, 1980
3	Германия, Северный Берлин	1992	218 : 82 (2.7 : 1)	61.6	<0.001	Schonert, 2007
		2004	185 : 115 (1.6 : 1)	16.3	<0.001	
		2007	204 : 95 (2.1 : 1)	39.7	<0.001	
4	Сербия, Утрины Каволдж Лесино	2000	5 : 26 (1 : 5.2)	14.2	<0.001	Rot-Nikčević et al., 2001
			39 : 28 (1.3 : 1)	1.8	0.17	
			16 : 27 (1 : 1.6)	2.81	0.09	
5	Австрия	1997	427 : 199 (2.1 : 1)	83.04	<0.001	Wiener, 1999
6	Германия	1997	866 : 289 (2.9 : 1)	288.25	<0.001	Tobias, 2000
7	Восточная Румыния	2002	80 : 15 (5.3 : 1)	44.47	<0.001	Székely Nemes, 2003
8	Западная Румыния Река Кирик	2006	18 : 7 (2.5 : 1)	4.84	0.03	Nicoara, Nicoara, 2008
		2008	10 : 5 (2 : 1)	1.66	0.19	
9	Дания	1994	80 : 42 (1.9 : 1)	11.8	<0.001	Hels, 2002
		1995	104 : 120 (1 : 1.15)	1.14	0.28	
		1996	168 : 75 (2.24 : 1)	35.59	<0.001	
		1997	250 : 118 (2.11 : 1)	47.34	<0.001	
10	Франция	2000	76 : 25 (3.04 : 1)	25.7	<0.001	Eggert, Guyetant, 2002
11	Сев.-восток Франции (р. Саре)	1996	87 : 29 (3 : 1)	29	<0.001	Eggert, Guyetant, 1999

В условиях потепления климата феминизация популяций *P. fuscus* будет только усиливаться, что при сохранении существующего тренда изменения температуры в период размножения и развития в водоёмах, очевидно, может привести к нарушению репродукции вида. Так, например, в 2009 – 2014 гг. в период нереста в популяциях, обитающих в долине р. Медведица (Саратовская

область), до 5% самок покидали нерестовые водоёмы, не выметав икру. Для формирования обоснованного прогноза состояния популяций этого вида требуется многолетний мониторинг половой структуры, особенно на аридных и семиаридных территориях.

4.2. Размерно-весовая и половая структура популяции *Pelophylax ridibundus*

Длина тела самцов *P. ridibundus* варьировала в диапазоне от 29.3 до 101.3 мм (в среднем от 69.7 до 77.6 мм соответственно в 2014 и 2013 гг.), а вес тела живых особей составлял от 2.10 до 152.20 г (в среднем от 35.14 до 47.59 г соответственно в 2015 и 2013 гг.). Размерно-весовые характеристики половозрелых самок этого вида находились в пределах от 36.1 до 120.2 мм по длине тела (в среднем от 75.6 до 86.8 мм соответственно в 2014 и 2013 гг.) (табл. 4.8).

Таблица 4.8

Длина (L , мм), живой вес (W_{live} , г) и половой диморфизм в популяции *P. ridibundus*

Год	Размерно-весовые характеристики				SDI , %	
	Самцы		Самки			
	L , мм	W_{live} , г	L , мм	W_{live} , г	L	W_{live}
2013	$\frac{77.6 \pm 14.4}{37.2 - 98.8}$	$\frac{47.59 \pm 26.07}{4.10 - 152.20}$	$\frac{86.8 \pm 21.4}{36.1 - 112.8}$	$\frac{79.35 \pm 43.96}{5.15 - 151.40}$	11.85	66.74
2014	$\frac{69.7 \pm 13.5}{29.3 - 101.3}$	$\frac{35.94 \pm 19.29}{2.10 - 91.7}$	$\frac{75.6 \pm 16.5}{43.2 - 120.2}$	$\frac{47.37 \pm 36.48}{7.1 - 181}$	8.56	31.79
2015	$\frac{70.2 \pm 7.8}{55.3 - 93.3}$	$\frac{35.14 \pm 13.22}{13.60 - 83.60}$	$\frac{80.0 \pm 9.7}{67.7 - 107.1}$	$\frac{53.05 \pm 28.40}{4.45 - 128.60}$	13.98	50.96

Анализ уровня выраженности полового диморфизма показал, что он относительно незначительно варьировал в течение ряда лет и составлял от 8.56 до 14% по длине тела. В 2013 – 2015 г. эта характеристика испытывала небольшие разнонаправленные колебания. Сопоставимые тенденции проявля-

лись в половом диморфизме по весу тела, однако их величина была существенно выше: от 32 до 67% в пользу самок. Направленность изменения этой характеристики по весу была сопряжена с длиной тела (см. табл. 4.8).

В течение всего периода исследований самки *P. ridibundus* в популяции долины р. Медведица в отдельные годы были статистически значимо крупнее самцов (ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.03$) (табл. 4.9). Вместе с тем обнаружена тенденция к снижению размерно-весовых характеристик обоих полов полов (ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.00007$) (см. табл. 4.8). Установленные различия были обусловлены меньшими размерами тела особей в 2013 и 2014 гг. по сравнению с 2015 г. Длина тела самцов в популяции в период с 2013 по 2014 г. сократилась на 11%, а вес тела – на 35%, у самок – на 15 и 68% соответственно. Наблюдаемая тенденция была характерна для этого вида в долине р. Медведица в целом, а не только на исследованных нерестовых озёрах. Снижение размерно-весовых характеристик тела, возможно, обусловлено значительным упрощением структуры популяции, которое связано с уменьшением количества возрастных групп половозрелых особей.

Оно происходило в течение последовательного ряда лет в 2009 – 2014 гг., характеризовавшихся крайне низкой водностью, пересыханием нерестовых озёр до завершения ме-

Таблица 4.9
Половые различия длины и веса тела *Pelophylax ridibundus* по результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Годы	Половые различия длины и веса тела	
	<i>L</i>	<i>W</i> _{live}
2013	<u>7.23</u> 0.009	<u>21.23</u> 0.00002
2014	<u>6.37</u> 0.01	<u>4.85</u> 0.03
2015	<u>26.64</u> <0.00001	<u>8.69</u> 0.007

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.04$).

таморфо́за головасти́ков и, как следствие, выпадением из состава популяции целых когорт амфибий.

Соотношение полов в популяции *P. ridibundus* в течение всего периода исследования характеризовалось преобладанием самцов (критерий χ^2 , $P < 0.006$: табл. 4.11). При этом наблюдаемые межгодовые различия были статистически значимы и имели устойчивую тенденцию к постепенному увеличению доли самцов (маскулинизация популяции).

Таблица 4.10

Межгодовые различия размерно-весовых характеристик

Pelophylax ridibundus, принимавших участие в нерестовых миграциях

Пол	Межгодовые различия (F/P)		Годы с парными различиями (post-hoc тесты, критерий Тьюки Q, $P < 0.01$)	
	<i>L</i>	<i>W</i> _{live}	<i>L</i>	<i>W</i> _{live}
Самцы	<u>10.94</u> 0.00004	<u>10.35</u> 0.00007	2013 и 2015 2014 и 2015	2013 и 2015 2014 и 2015
Самки	<u>18.89</u> 0.00004	<u>23.89</u> <0.00001	2013 и 2014 2013 и 2015	2013 – 2015

Примечание. Курсивом показаны значения критерия Фишера и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.0008$).

Размерный состав популяции *P. ridibundus* в долине р. Медведица в целом соответствует характерному для данного вида в других частях ареала (Борисовский и др., 2000; Писанец, 2007; Ayaz et al., 2007; Ivanova, Zhigalski, 2011; Mayer et al., 2013). Вариабельность размерно-весовой структуры популяции лягушки озёрной обусловлена относительно небольшим количеством возрастных групп данного вида, принимавших участие в размножении. Обычно число когорт половозрелых особей не превышает 3 – 6-ти. Большая продолжительность жизни и активное участие в размножении встречается у отдельных, немногочисленных в популяции особей. Уменьшение средних размеров тела в популяции *P. ridibundus* косвенно указывает на сокращение продолжительно-

сти жизни, исчезновение из популяции старших возрастных групп и нерегулярное пополнение популяции за счет когорт, развивавшихся в период нестабильного гидрологического режима нерестовых водоёмов в 2009 – 2014 гг. При пересыхании озёр в долине р. Медведица до завершения развития головастиков такие когорты погибали практически полностью.

Таблица 4.11

Соотношение полов в популяции *Pelophylax ridibundus*

Год	Число особей, экз.		Соотношение полов (самцы : самки)	Различия в соотношении полов (χ^2/P)	
	Самцы	Самки			
				В течение года	Межгодовые
2013	94	48	1.96 : 1	$\frac{7.65}{0.006}$	$\frac{7.65}{0.02}$
2014	117	56	2.09 : 1	$\frac{11.10}{0.0009}$	
2015	95	23	4.13 : 1	$\frac{24.22}{<0.00001}$	

Дисбаланс полов в пользу преобладания самцов свидетельствует здесь, с одной стороны, об исключительном экологическом благополучии района исследований и об отсутствии антропогенного загрязнения нерестовых водоёмов, а, с другой, указывает на негативные перспективы репродукции популяции в ближайшие годы. В экологически чистых водных экосистемах, как правило, отмечалось сбалансированное соотношение полов в популяциях лягушки озёрной или преобладание самцов (Максимов, 2010; Mayer et al., 2013), тогда как в загрязнённых ксенобиотиками водоёмах у бесхвостых амфибий неоднократно обнаружено преобладание самок (Мисюра, 1989; Кубанцев, Жукова, 1994; Жукова, Пескова, 1998; Пескова, 2000; Жукова, 2005; Якушева, Пескова, 2014; Zhelev et al., 2014). Снижение доли самок в популяции способно оказывать неблагоприятное влияние не только на воспроизводство, но и существенно обедняет её генетическую структуру (Большаков, Кубанцев, 1984).

4.3. Размерно-весовая и половая структура популяции *Bombina bombina*

Длина тела самцов *Bombina bombina*, принимавших участие в нерестовых миграциях, составляла от 25.4 до 50.6 мм (в среднем от 33.1 до 39.2 мм соответственно в 2013 и 2014 гг.), а вес тела – от 1.06 до 8.50 г (в среднем от 2.54 до 5.41 г соответственно в 2013 и 2014 гг.). У самок данного вида длина тела варьировала в пределах от 32.1 до 49.7 мм (в среднем от 39.9 до 40.8 мм соответственно в 2014 и 2013 гг.), а вес – от 2.64 до 8.43 г (в среднем от 4.99 до 5.73 г соответственно в 2013 и 2014 гг.) (табл. 4.12).

Степень выраженности полового диморфизма в популяции *B. bombina* была наиболее вариabельным признаком (см. табл. 4.12). По длине тела диморфизм в различные годы отличался в более, чем в 10 раз (от 1.79 до 23.26%), а по весовым характеристикам – в 16 раз (от 6 до 96%).

Таблица 4.12

Длина (L , мм), живой вес (W_{live} , г) и половой диморфизм в популяциях *B. bombina*

Год	Размерно-весовые характеристики				SDI , %	
	Самцы		Самки			
	L , мм	W_{live} , г	L , мм	W_{live} , г	L	W_{live}
2013	33.1 ± 4.0 25.4 – 41.1	2.54 ± 0.88 1.06 – 4.06	40.8 ± 3.0 32.1 – 47.6	4.99 ± 0.86 2.64 – 7.87	23.26	96.45
2014	39.2 ± 3.5 32.1 – 50.6	5.41 ± 1.03 3.01 – 8.50	39.9 ± 2.8 34.6 – 49.7	5.73 ± 0.88 3.84 – 8.43	1.79	5.91
2015	38.0 ± 2.1 33.4 – 43.5	4.00 ± 0.48 2.75 – 4.90	40.2 ± 1.9 34.7 – 45.5	5.44 ± 0.61 4.52 – 7.30	5.79	36.00

В течение всего периода исследований в популяции жерлянок наблюдались значимые половые различия по весу тела ($ANOVA$, F -критерий, $P < 0.03$). В то же время длина тела не имела таких отличий в отдельные годы, например, в 2014 г. (табл. 4.13).

Сравнение выборок *B. bombina* в различные годы, показало, что у самцов существуют заметные изменения размерно-весовых характеристик (табл. 4.14). Происходило некоторое увеличение как длины, так и веса тела в течение трёх лет. Наиболее существенные изменения длины тела (на 18%) произошло в 2014 г. по сравнению с предыдущим годом, причем эти изменения практически сохранились в популяции и в 2015 г. Сходный размах межгодового варьирования размерных характеристик самцов также был отмечен по результатам многолетних исследований популяции *B. bombina* в пойме Оки (Антонюк, Панченко, 2014). Еще большие изменения происходили с весом самцов, которые в 2014 г. по сравнению с предыдущим годом возросли практически в 2 раза (см. табл. 4.12).

В то же время у самок отсутствуют значимые межгодовые различия по длине тела, а весовые – достаточно хорошо выражены, хотя и в меньшей степени, чем у самцов (см. табл. 4.12, 4.14). В 2014 г. по сравнению с предыдущим годом средний вес их тела увеличился на 15% при сопоставимой средней длине.

Существенные колебания размерно-весовых характеристик в популяциях *B. bombina* могут быть обусловлены действием двух основных факторов. Во-первых, репродуктивно активная часть популяции данного вида, как правило, состоит из меньшего количества возрастных групп (3 – 6 когорт), чем у

Таблица 4.13
Половые различия длины и веса тела *B. bombina* по результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Годы	Половые различия длины и веса тела	
	<i>L</i>	<i>W</i> _{live}
2013	<u>105.90</u> <0.00001	<u>180.70</u> <0.00001
2014	<u>1.99</u> 0.16	<u>4.52</u> 0.03
2015	<u>61.04</u> <0.00001	<u>336.80</u> <0.00001

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.04$).

P. fuscus (до 16 когорт) (Rot-Nikčević, 2001). Так, в популяциях *B. bombina* в пойме Дуная не было обнаружено самок старше 5 лет (Cogalniceanu, Miaud, 2004). В. И. Гаранин (1971) в популяциях краснобрюхих жерлянок Татарстана, используя метод мечения, индивидуального распознавания и повторного отлова, установил, что до 4-го года жизни доживают только 3% особей, а до 5-го года – менее 1% (у единичных особей продолжительность жизни в природе может достигать 9 – 11 лет, в условиях садкового содержания обычно – 5 – 6 лет). Для популяций, обитающих в лесостепной зоне Украины, возраст не более 4 лет установлен как предельная продолжительность жизни жерлянок (Гончаренко, 1979). Только в южных частях ареала для данного вида указывается существенно бóльшая продолжительность жизни – 14 – 16 лет (Guarino et al., 1995), в целом не характерная для популяций европейской части России.

Таблица 4.14

Межгодовые различия размерно-весовых характеристик
B. bombina, принимавших участие в нерестовых миграциях

Пол	Межгодовые различия (F/P)		Годы с парными различиями (post-hoc тесты, критерий Тьюки Q , $P < 0.01$)	
	L	W_{live}	L	W_{live}
Самцы	<u>39.41</u> <0.0001	<u>162.00</u> <0.00001	2013 – 2014 2013 – 2015	2013–2015
Самки	<u>98.73</u> 0.31	<u>9.97</u> 0.0001	–	2013 – 2014 2013 – 2015

Примечание. Курсивом показаны значения критерия Фишера и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.02$).

Подобная особенность (небольшое число возрастных групп половозрелых особей) определяет относительно высокую вариабельность размерно-весовых характеристик в популяциях жерлянок. Изменения средней длины и веса особей, очевидно, связаны с особенностями этих признаков в когортах,

достигающих половозрелости на третьем году жизни и вступающих в размножение или, напротив, выпадающих из популяции после окончания жизни.

Дополнительным фактором, способным оказывать влияние на вариабельность размерно-весовых характеристик, может быть нестабильная гидрологическая обстановка в нерестовых водоёмах. Она проявляется длительным периодом малой водности озёр. Многие из них в условиях долины реки Медведица пересыхали в 2009 – 2015 гг. задолго до начала периода зимовки. Прекращение существования водоёмов, использовавшихся для нереста особями некоторой части популяции, могло способствовать их переселению в другие, недалеко расположенные водоёмы. Это определило изменения протяженности миграционных маршрутов от мест зимовки весной или требовало дополнительных перемещений до начала зимовки из пересохших в сохранившиеся водоёмы. Кроме того, увеличение аридизации территории, на которой обитает исследованная популяция этого амфибиотического вида, возможно, определила меньшую степень упитанности особей в период выхода из последовательности нескольких аномально сухих лет.

Соотношение полов в популяции *B. bombina* в долине р. Медведицы претерпевает существенные колебания. Межгодовые различия обусловлены возникновением в отдельные годы значимого дисбаланса половой структуры в пользу преобладания самцов над численностью самок почти в два раза (табл. 4.15). Однако в течение большей части периода исследований половая структура была относительно сбалансированной: соотношение полов не имело статистически значимых отличий от 1 : 1.

Сбалансированное соотношение полов, способное в отдельные годы претерпевать существенные колебания, в целом характерно для представителей рода *Bombina*. Например, в большинстве популяций *B. rasilus* в Италии не обнаружено статистически значимых отличий в соотношении полов от 1 : 1, лишь в 25% из них преобладают самцы (Colliva et al., 2007). Напротив, в популяциях *B. variegata* в Швейцарии в течение ряда лет преобладали самцы, количество которых было на 35 – 45% больше, чем самок (Barandun et al., 1997).

Преобладание самцов, сходное по степени выраженности с наблюдаемым в долине р. Медведица, отмечено в течение 12 лет в популяциях *B. bombina* в долине р. Ока (Антонюк, Панченко, 2014). Причем в этой части ареала также отмечены существенные межгодовые колебания соотношения полов.

Таблица 4.15

Соотношение полов в популяциях *Bombina bombina*

Год	Число особей, экз.		Соотношение полов (самцы : самки)	Различия в соотношении полов (χ^2/P)	
	Самцы	Самки		В течение года	Межгодовые
2013	44	48	1.09 : 1	$\frac{0.09}{0.77}$	$\frac{10.14}{0.006}$
2014	114	66	1.73 : 1	$\frac{6.52}{0.01}$	
2015	95	101	1 : 1.06	$\frac{0.09}{0.76}$	

Глава 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ САМОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Репродуктивные характеристики бесхвостых амфибий широко варьируют в пределах ареала и могут определяться как размерно-весовыми особенностями самок, так и особенностями среды обитания (Reading, 2007). Выявление закономерностей формирования плодовитости амфибий позволит использовать их для прогнозирования способности популяций к самовоспроизведению. Кроме того, в процессе нереста самки бесхвостых амфибий способны вносить с половыми продуктами значительное количество органического вещества и энергии в экосистемы нерестовых водоёмов (Regester et al., 2006). Данное явление обычно обозначают как субсидирование экосистем (Polis et al., 1997). Субсидирование складывается из двух противоположных процессов: внесение вещества и энергии в водные экосистемы с половыми продуктами и выноса его сеголетками. В зависимости от преобладания одного из этих процессов происходит субсидирование веществом и энергией либо водных, либо наземных экосистем. Однако для выяснения закономерностей формирования этого явления необходимо определить факторы, оказывающие влияние на количественные характеристики синтеза половых продуктов самок амфибий (кладки яиц).

5.1. Сходимость результатов определения плодовитости бесхвостых амфибий методами полного и частичного подсчёта яиц на примере *Pelobates fuscus*

Плодовитость самок бесхвостых амфибий – одна из ключевых характеристик, позволяющих прогнозировать состояние и перспективы их популяций.

Общепринятый методический подход к её определению основан на полном подсчете числа яиц в кладке, уже отложенной в нерестовом водоёме. Такой метод считается наиболее щадящим с точки зрения сохранения популяции и, пожалуй, именно он применим к редким или исчезающим видам бесхвостых амфибий, или к видам с низкой или нестабильной численностью популяций в конкретном регионе. В то же время такой подход делает неизбежным существенное снижение качества получаемой информации об этом признаке, поскольку отложенная в водоёме кладка подвергается влиянию ряда внешних и внутренних факторов, приводящих к искажению ее количественных характеристик. Например, в условиях природной экосистемы практически невозможно исключить влияние хищников, питающихся икрой амфибий (рыбы, личинки насекомых и т.д.). Кроме того, трудно обеспечить определение истинного времени откладки и оплодотворения и, как следствие, стандартизацию получаемых результатов из-за быстрого начала дробления оплодотворенных яиц и определенных затрат питательных веществ на процессы эмбриогенеза. Перечисленные факторы, очевидно, могут быть дополнительным и трудно учитываемым источником дисперсии исходных данных.

Второй широко применяемый метод определения плодовитости основан на полном подсчете числа яиц, готовых к откладке, непосредственно у самок, мигрирующих в нерестовые водоёмы. Он применим только к массовым видам, у которых изъятие небольшой выборки не влияет на общую численность популяции, что особенно важно при проведении многолетних исследований. Оба этих методических подхода требуют больших исследовательских усилий и временных затрат.

В последнее время ряд исследователей применяют так называемый объемный метод (Ляпков и др., 2001, 2002; Корзиков, Ручин, 2013 и др.), основанный на подсчете числа яиц во фрагменте кладки бесхвостых амфибий стандартного объема с последующим пропорциональным расчетом числа яиц во всей кладке. Однако данный метод подвергается обоснованной критике (Ishchenko, 2003), поскольку полученные значения не имеют значимой корре-

ляции с сухим весом тела, а следовательно, не могут быть применены для оценки репродуктивного усилия. Очевидно, что введение любого выборочного метода, на основе применения которого будут сформулированы суждения о числе яиц в кладке бесхвостых амфибий в целом (генеральной совокупности), должно сопровождаться детальным анализом отклонения расчетных значений от контрольных, т.е. оценкой их сходимости.

Проанализированная выборка самок *P. fuscus* включает весь диапазон размерно-возрастных групп половозрелых особей, принимающих участие в размножении. Средняя длина тела исследованных особей (*SVL*) составляет 45.7 ± 4.1 мм (37.8 – 55.1 мм), а живой вес – 12.2 ± 3.0 г (7.4 – 19.2 г). Данные признаки и размах их варьирования не имеют существенных отличий от таких в исследованных популяциях. Число яиц в яичниках самок (N_k) варьировало от 400 до 1989 шт. (в среднем 1051 ± 369 шт.).

В результате проведенного исследования установлено, что в целом сухой вес яйца составляет в среднем 0.96 мг; он варьирует в диапазоне от 0.95 до 0.99 мг при увеличении объема выборки яиц (табл. 5.1). Наименьшая относительная погрешность расчета наблюдается при объеме пробы 25 шт. Эта характеристика значимо, но слабо коррелирует с объемом пробы (коэффициент корреляции Пирсона: $r = 0.17$, $P = 0.009$). Уровень погрешности устойчив в диапазоне объема проб от 25 до 250 яиц ($F = 0.69$, $df = 6$, $P = 0.66$), а затем несколько возрастает до величины более 2% ($F = 9.43$, $df = 1$, $P = 0.004$). Объемы проб 300 и 350 яиц оказалось возможным оценить только у крупных самок с наибольшей плодовитостью, для которых, кроме того, характерен несколько больший вес яиц. В то же время такие различия относительно невелики и статистически не значимы (t -критерий Саттерзвайта, $P > 0.35$).

Сходная, но более отчетливо выраженная закономерность наблюдается при расчете числа яиц в яичниках по относительно небольшой пробе и сравнении его с контрольными результатами полного подсчета. Минимальное относительное отклонение расчетных значений от контрольного результата обнаружено при наименьшем объеме пробы (около 1.5%), максимальное (около

2.5%) – при наибольшем объеме проб. Вероятной причиной отклонения расчетных результатов от известного контрольного значения можно считать влияние на весовые характеристики массы оболочек яичников, сухой вес которых незначителен (не превышает 2 – 3% от такового половых продуктов). Причем это влияние возрастает при увеличении объема пробы до 300 – 350 яиц.

Таблица 5.1

Характеристика сходимости результатов расчётного и контрольного сухого веса яйца и числа яиц в овариях (плодовитости) самок *P. fuscus*

Объем пробы яиц, шт.	Число самок, N, экз.	Сухой вес яйца			Отклонение расчётного числа яиц в овариях от контрольного	
		В пробе, мг	Отклонение расчётного значения от контрольного		абсолютное, шт.	относительное, %
			абсолютное, мг	относительное, %		
25	32	$0.95 \pm 0.15^*$	$0.02 \pm 0.01^{**}$	$1.46 \pm 1.14^{**}$	$15 \pm 12^{**}$	$1.55 \pm 1.11^{**}$
		0.70 – 1.32	-0.03 – 0.04	-2.66 – 4.76	-52 – 33	-4.54 – 2.74
50	32	0.96 ± 0.16	0.02 ± 0.01	1.89 ± 1.05	20 ± 15	1.84 ± 1.07
		0.67 – 1.31	-0.04 – 0.04	-3.99 – 3.71	-45 – 66	-3.58 – 4.16
75	32	0.96 ± 0.16	0.02 ± 0.01	1.80 ± 1.11	20 ± 16	1.84 ± 1.08
		0.64 – 1.31	-0.03 – 0.04	-3.60 – 3.78	-45 – 74	-3.76 – 3.74
100	32	0.96 ± 0.16	0.02 ± 0.01	1.79 ± 1.11	20 ± 15	1.98 ± 1.13
		0.68 – 1.30	-0.03 – 0.04	-3.18 – 4.18	-58 – 38	-4.08 – 2.93
150	31	0.95 ± 0.15	0.02 ± 0.01	1.69 ± 1.15	20 ± 18	1.74 ± 1.11
		0.66 – 1.29	-0.04 – 0.03	-4.36 – 3.44	-39 – 78	-3.32 – 4.56
200	29	0.96 ± 0.16	0.02 ± 0.01	1.82 ± 1.24	21 ± 19	1.80 ± 1.29
		0.65 – 1.29	-0.04 – 0.04	-4.14 – 3.54	-42 – 71	-3.42 – 4.32
250	21	0.96 ± 0.12	0.02 ± 0.01	1.96 ± 1.34	25 ± 17	1.87 ± 1.14
		0.73 – 1.16	-0.04 – 0.04	-3.56 – 3.78	-44 – 52	-3.64 – 3.62
300	16	0.99 ± 0.14	0.02 ± 0.01	2.44 ± 1.19	33 ± 19	2.54 ± 1.26
		0.73 – 1.32	-0.03 – 0.04	-3.46 – 4.16	-66 – 52	-4.57 – 3.58
350	5	0.97 ± 0.08	0.03 ± 0.02	2.69 ± 1.56	41 ± 21	2.59 ± 1.71
		0.84 – 1.06	-0.03 – 0.05	-2.95 – 4.79	-61 – 42	-2.61 – 2.77

Примечание. * – в числителе средняя арифметическая, в знаменателе – размах варьирования; ** – в числителе средняя арифметическая, рассчитанная без учёта знака, в знаменателе – размах варьирования с учётом знака (отрицательные значения – отклонение расчётных значений от контрольных в меньшую сторону, положительные – в большую).

Сравнительный анализ качества результатов реализации расчетного метода определения плодовитости *P. fuscus* показал достаточно высокий уровень их сходимости с контрольными значениями, полученными при полном подсчете числа яиц в яичниках. При всех вариантах объема пробы уровень сходимости оказался заметно выше 95% (отклонение от контрольных значений в среднем составляет от 1.55 до 2.59%). Подобный уровень точности расчетных результатов вполне приемлем для большинства экологических исследований.

Однако необходимо отметить, что его применимость возможна только при использовании сухого веса. Любые попытки выражения весовых характеристик для амфибий в иной форме делают невозможным стандартизацию измерений и могут привести к существенному снижению качества результатов. К числу факторов, которые могут вносить заметный вклад в общую дисперсию фактических данных, очевидно, относятся погодные условия (прежде всего, температура и относительная влажность воздуха) в течение суток отлова конкретных особей бесхвостых амфибий, различия в дистанции их миграции от мест зимовки к нерестовому водоёму, продолжительности нахождения в ловчих цилиндрах, наличии или отсутствии воды в них после прохождения осадков, степени затенения и т.п. Поэтому для полного исключения искажающего влияния этих факторов на содержание воды в теле амфибий (в том числе и в половых продуктах), необходимо фиксировать весовые признаки только после высушивания образцов до постоянного веса.

По этой же причине нецелесообразно определение весовых характеристик для кладки уже отложенной в нерестовом водоёме. На содержание воды в ней также оказывают заметное влияние целый ряд трудно учитываемых и не поддающихся стандартизации факторов. Примером подобных факторов могут быть гидрохимические особенности конкретного участка нерестового водоёма, которые, с одной стороны, определяют степень разбухания оболочек яиц, а с другой – весьма лабильны в мелководных водоёмах.

Существенным ограничением в применимости данного метода следует считать особенности типа нереста конкретного вида. У видов с порционным

нерестом (*B. bombina*, *P. ridibundus* и другие виды зелёных лягушек), который может продолжаться у конкретных особей более месяца, самки, прибывшие в нерестовый водоём, имеют в яичниках ооциты, находящиеся на различных стадиях созревания (Банников, Денисова, 1956; Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005). Причем созревание и откладка яиц продолжаются в течение длительного периода времени. Поэтому общее количество яиц, отложенных за период размножения (плодовитость), значительно превышает число ооцитов, находящихся в яичниках самки в момент прибытия в нерестовый водоём (Jørgensen, 1992; Cogălniceanu, Miaud, 2004). Так, формирование ооцитов у *B. bombina*, очевидно, продолжается в течение всего времени активного питания и в период пребывания самки в водоёме, возможно, вплоть до начала миграции в наземные биотопы к будущим местам зимовки. Поскольку число яиц в яичниках самок *B. bombina* и зелёных лягушек в момент прибытия в нерестовый водоём совершенно не эквивалентно «плодовитости», применение предлагаемого метода расчета этой характеристики к подобным видам может привести к значительно искаженным (заниженным) результатам и поэтому нецелесообразно.

В наибольшей степени данный расчетный метод применим к видам, откладывающим яйца в виде одной кладки, т.е. к так называемым видам с «взрывным» типом размножения (в англоязычных исследованиях – explosive breeders). Подобный тип нереста характерен для наземных видов, обладающих относительно компактным по времени нерестовым периодом и покидающих водоёмы сразу же по окончании нереста (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *P. fuscus* и др.) (Банников, Денисова, 1956; Гаранин, 1983; Лада, 1994; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005; Ермохин и др., 2013 и др.). У таких видов в момент окончания зимовки и прибытия в водоём на нерест ооциты находятся на одной стадии формирования и готовы к овуляции. Таким образом, число яиц, находящихся в яичниках самок данных видов, соответствует числу яиц, откладываемых в период нереста, т.е. эквивалентно плодовитости,

и может быть определено предлагаемым методом с приемлемым в экологических исследованиях уровнем точности.

5.2. Репродуктивные характеристики самок *Pelobates fuscus*

Размеры тела. Длина тела самок *P. fuscus*, принимавших участие в размножении в исследуемых нерестовых водоёмах, варьирует от 29.8 до 58.7 мм (в среднем от 42.0 до 48.2 мм). Наиболее крупные особи характерны для популяции озера Лебяжье в 2013 г., а самые мелкие – для озера «Черепашье» в 2015 г. (табл. 5.2). Межпопуляционные различия хорошо выражены в течение всего периода исследования (табл. 5.3). Межгодовые колебания средней длины тела самок в пределах одной популяции также статистически значимы, разнонаправлены, но относительно невелики и в среднем не превышают 1 – 2 мм. Пространственные тенденции изменения размерной структуры репродуктивно активной части популяции оказались сходными с периодом 2009 – 2012 г. (Ермохин, Табачишин, 2011): самки из популяций озёр, расположенных ближе к руслу реки, были несколько крупнее самок из озёр, удаленных от русла участков долины. Подобные устойчивые во времени пространственные тренды, очевидно, обусловлены различиями в условиях обитания локальных популяций этого вида в наземных условиях: прирусловые участки характеризуются, как правило, большей влажностью.

Весовые характеристики самок, принимавших участие в размножении, находились в пределах от 3.09 до 21.00 г (в среднем 9.25 – 13.11 г) по живому весу и от 948 до 6118 мг (в среднем 2081 – 3484 мг) по сухому весу (см. табл. 5.1). Межпопуляционные различия по этим характеристикам хорошо выражены в течение всего периода исследований (см. табл. 5.2). В то же время межгодовые различия были обнаружены только в популяции озера Кругленькое.

Таблица 5.2

Размерно-весовые характеристики самок обыкновенной чесночницы
(*Pelobates fuscus*) в нерестовых озерах долины реки Медведицы

Год	Водоем				$\frac{F}{P}$
	Лебяжье	Садок	Кругленькое	«Черепашье»	
$SVL_{\text{♀♀}}$, мм					
2013	$\frac{48.2 \pm 5.0}{39.3 - 58.7}$	$\frac{44.8 \pm 3.4}{35.6 - 53.6}$	$\frac{42.3 \pm 3.7}{34.4 - 53.8}$	–	$\frac{41.97}{<0.0001}$
2014	–	$\frac{42.9 \pm 3.4}{28.9 - 52.9}$	$\frac{44.8 \pm 3.4}{37.2 - 58.6}$	$\frac{43.2 \pm 3.5}{35.1 - 54.3}$	$\frac{8.83}{0.0002}$
2015	–	$\frac{43.9 \pm 3.1}{37.7 - 52.3}$	$\frac{43.2 \pm 3.6}{37.0 - 53.3}$	$\frac{42.0 \pm 3.14}{33.6 - 52.9}$	$\frac{5.42}{0.005}$
$\frac{F}{P}$	–	$\frac{11.08}{<0.0001}$	$\frac{8.78}{0.0002}$	$\frac{7.27}{0.007}$	–
$W_{\text{♀♀}}$ (сырой), г					
2013	$\frac{13.11 \pm 2.76}{5.55 - 13.11}$	$\frac{10.65 \pm 2.46}{5.35 - 19.04}$	$\frac{8.53 \pm 2.83}{4.53 - 15.30}$	–	$\frac{40.79}{<0.0001}$
2014	–	$\frac{10.18 \pm 2.50}{3.09 - 18.04}$	$\frac{12.05 \pm 2.95}{6.20 - 21.00}$	$\frac{10.12 \pm 2.48}{4.97 - 18.14}$	$\frac{28.46}{<0.0001}$
2015	–	$\frac{10.68 \pm 1.91}{7.33 - 16.80}$	$\frac{10.20 \pm 2.93}{5.50 - 19.52}$	$\frac{9.25 \pm 2.34}{4.00 - 18.64}$	$\frac{5.48}{0.005}$
$\frac{F}{P}$	–	$\frac{1.62}{0.20}$	$\frac{23.37}{<0.0001}$	$\frac{0.03}{0.85}$	–
$W_{\text{♀♀}}$ (сухой), мг					
2013	$\frac{3484.0 \pm 808.1}{1994.8 - 6064.7}$	$\frac{2651.6 \pm 765.2}{1179.0 - 5532.6}$	$\frac{2151.1 \pm 670.3}{1097.9 - 3808.6}$	–	$\frac{72.01}{<0.0001}$
2014	–	$\frac{2692.2 \pm 630.6}{1271.8 - 4627.3}$	$\frac{3123.9 \pm 788.3}{1709.4 - 5697.0}$	$\frac{2826.7 \pm 854.5}{1261.8 - 6118.3}$	$\frac{10.38}{<0.0001}$
2015	–	$\frac{2555.9 \pm 508.0}{1622.4 - 4038.7}$	$\frac{2408.5 \pm 693.8}{1196.9 - 4376.8}$	$\frac{2081.4 \pm 527.5}{948.0 - 4376.8}$	$\frac{10.69}{<0.0001}$
$\frac{F}{P}$	–	$\frac{1.04}{0.36}$	$\frac{31.43}{<0.0001}$	$\frac{8.21}{0.004}$	–

Весовые характеристики самок были относительно стабильны в течение ряда лет в популяциях озёр Садок (живой и сухой вес) и Черепашье (только живой вес). Содержание сухого вещества в теле варьирует в среднем от 23 до

28%. Наибольшие внутривидовые различия между особями обнаружены в популяции озера «Черепашье» в 2015 г. (11 – 63%), наименьшие – в популяции озера Кругленькое в 2013 г. (21 – 32%). Считается, что содержание воды в теле имеет обратную связь с содержанием жира, т.е. у особей с меньшей упитанностью запасные липиды при их недостатке замещаются водой (Vlem, 1992). Поэтому в популяциях озёр более удаленных от русла реки, обитающих в более засушливых условиях (озера Лебяжье и «Черепашье») наблюдается большая контрастность по данной характеристике.

Величина кладки самок чесночниц варьирует в пределах от 198 до 2666 яиц (в среднем от 648 до 1337 яиц) (табл. 5.3). Средние значения имеют значимые межвидовые различия в течение всего периода исследований. В популяциях более удаленных от русла реки при сопоставимых размерах тела плодовитость самок была относительно ниже. Снижение плодовитости отмечается также в течение ряда лет на озерах Садок и «Черепашье», что может определяться как снижением размерно-весовых характеристик самок, так и трансформацией погодных условия в течение в сторону увеличения аридизации.

Сухой вес 1 яйца. В период исследований он изменяется от 0.34 до 2.62 мг (в среднем от 0.77 до 1.01 мг) (см. табл. 5.3). В течение 2013 – 2015 гг. обнаружены достаточно четкие межвидовые различия по данной характеристике, тогда как межгодовые различия выражены не во всех популяциях. В течение 2013 и 2015 гг. обнаружена отчетливая тенденция к уменьшению веса яйца по мере усиления аридности условий обитания популяции при удалении от русла реки. В отличие от предыдущих лет исследования (Ермохин, Табачишин, 2011) обращают на себя внимание аномально высокие значения веса яйца, встречающиеся у единичных особей в популяциях озер Кругленькое и «Черепашье» в 2014 г., превышающие 2 мг. Для таких самок характерен крайне низкий вклад вещества в формирование икры (доля половых продуктов от веса самки), который составляет от 13.8 до 21% при среднем уровне в популяциях в течение этого года 33 – 35% (см. табл. 5.3).

Таблица 5.3

Репродуктивные характеристики самок *P. fuscus* в долине реки Медведицы

Год	Водоём				$\frac{F}{P}$
	Лебяжье	Садок	Кругленькое	«Черепашье»	
Величина кладки, шт.					
2013	$\frac{1337 \pm 351}{539 - 2399}$	$\frac{1014 \pm 371}{319 - 2394}$	$\frac{867 \pm 331}{353 - 1931}$	–	$\frac{47.34}{<0.0001}$
2014	–	$\frac{931 \pm 304}{257 - 1968}$	$\frac{1046 \pm 378}{322 - 2041}$	$\frac{1014 \pm 414}{241 - 2666}$	$\frac{3.29}{0.04}$
2015	–	$\frac{812 \pm 269}{473 - 1352}$	$\frac{759 \pm 420}{198 - 2477}$	$\frac{648 \pm 246}{237 - 1407}$	$\frac{5.81}{0.004}$
$\frac{F}{P}$	–	$\frac{40.51}{<0.0001}$	$\frac{13.31}{<0.0001}$	$\frac{251.7}{<0.0001}$	–
Сухой вес 1 икринки, мг					
2013	$\frac{1.00 \pm 0.12}{0.64 - 1.35}$	$\frac{0.86 \pm 0.11}{0.60 - 1.19}$	$\frac{0.77 \pm 0.13}{0.53 - 1.07}$	–	$\frac{99.65}{<0.0001}$
2014	–	$\frac{0.86 \pm 0.13}{0.47 - 1.34}$	$\frac{1.01 \pm 0.23}{0.56 - 2.39}$	$\frac{0.85 \pm 0.19}{0.36 - 2.62}$	$\frac{36.59}{<0.0001}$
2015	–	$\frac{0.88 \pm 0.17}{0.58 - 1.30}$	$\frac{0.84 \pm 0.15}{0.34 - 1.10}$	$\frac{0.81 \pm 0.14}{0.47 - 1.47}$	$\frac{3.33}{0.04}$
$\frac{F}{P}$	–	$\frac{0.76}{0.47}$	$\frac{25.68}{<0.0001}$	$\frac{2.42}{0.12}$	–
Сухой вес икры, мг					
2013	$\frac{1336.6 \pm 350.5}{488.5 - 2708.8}$	$\frac{874.6 \pm 359.1}{274.8 - 2231.3}$	$\frac{671.4 \pm 280.1}{245.9 - 1318}$	–	$\frac{98.07}{<0.0001}$
2014	–	$\frac{800.2 \pm 265.4}{194.5 - 1521.0}$	$\frac{1063.4 \pm 376.8}{333.9 - 2351.1}$	$\frac{847.6 \pm 343.8}{239.4 - 1929.5}$	$\frac{24.83}{<0.0001}$
2015	–	$\frac{705.2 \pm 225.8}{348.0 - 1353.5}$	$\frac{608.2 \pm 261.5}{199.8 - 1197.7}$	$\frac{520.2 \pm 204.5}{164.2 - 1143.1}$	$\frac{9.50}{0.0001}$
$\frac{F}{P}$	–	$\frac{7.21}{0.001}$	$\frac{45.41}{<0.0001}$	$\frac{109.5}{<0.0001}$	–
Доля икры от сухого веса самки, % (различия даны по критерию χ^2)					
2013	$\frac{38.2 \pm 4.0}{24.4 - 48.9}$	$\frac{37.8 \pm 6.3}{16.5 - 54.5}$	$\frac{30.4 \pm 4.3}{19.2 - 38.5}$	–	$\frac{1.67}{0.43}$
2014	–	$\frac{34.2 \pm 5.58}{17.3 - 50.7}$	$\frac{33.5 \pm 4.8}{16.2 - 44.1}$	$\frac{35.0 \pm 5.7}{13.8 - 55.6}$	$\frac{0.09}{0.96}$
2015	–	$\frac{27.3 \pm 5.1}{14.6 - 39.2}$	$\frac{24.5 \pm 5.3}{13.3 - 38.0}$	$\frac{24.5 \pm 5.1}{12.3 - 35.2}$	$\frac{0.32}{0.85}$

χ^2	–	$\frac{2.41}{0.30}$	$\frac{4.67}{0.10}$	$\frac{2.92}{0.09}$	–
P					

Сухой вес икры. Составлял от 164.2 до 2708.8 мг (в среднем от 520.2 до 1336.6 мг) (см. табл. 5.3). Минимальные и максимальные значения в целом повторяют тенденции, характерные для размерно-весовых характеристик самок в конкретных локальных популяциях данного вида. Межпопуляционные различия в течение конкретного года, а также межгодовые различия в пределах одной популяции статистически значимы. В течение 2013 и 2015 г. отмечается направленное изменение веса половых продуктов, сопряженное с удалением места обитания локальной популяции от русла реки в глубину долины. Кроме того, в популяциях озер Садок и «Черепашье» происходит уменьшение этой характеристики в течение периода исследований, возможно, связанное с увеличением аридизации погодно-климатических условий в наземных биотопах этого вида.

Доля сухого веса половых продуктов от сухого веса самки. Характеристика, которая указывает реализованный в конкретных экологических условиях вклад вещества в формирование половых продуктов. Он в период исследований варьирует в диапазоне от 12.3 до 55.6% (в среднем 24.5–38.2%) (см. табл. 5.3). Аномально высокий вклад в репродукцию (более 55%) отмечен только у одной особи из трех исследованных популяций и сопровождается образованием крайне мелких икринок (средний 0.36 мг). Межпопуляционные различия в течение этого периода практически отсутствуют, т.е. вклад вещества в формирование икры можно считать одной из наиболее консервативных характеристик. Следует также обратить внимание, что в 2015 г., доля икры от сухого веса самки снижается относительно предыдущих лет на 7 – 9% (однако данные различия статистически не значимы). Относительно низкие значения вклада вещества в размножение у чесночницы обыкновенной, возможно, связаны с аномально низким количеством осадков в июле (<10 мм). В течение этого периода в результате трофической активности формируется определенный уровень накопления питательных веществ, которые затем используются

для формирования половых продуктов и переживания длительного периода зимовки. Действительно, содержание воды в теле самок в период начала нерестовых миграций в 2015 г. значительно ниже, чем в предыдущие, очевидно, более благоприятные годы.

Зависимость веса половых продуктов от длины тела. Обнаружена значимая положительная корреляция между размерами тела и весом яиц в овари-ях у самок *P. fuscus* (табл. 5.4). В период исследований размерные характеристики определяют значительную долю дисперсии фактических данных (59%), сопоставимую или даже несколько большую, чем это было установлено в предыдущие годы (51 – 77%: Ермохин, Табачишин, 2011). Показано, что увеличение длины тела на 1 мм, ведет к росту веса половых продуктов на 75 мг. Данная величина коэффициента регрессии в целом сопоставима с таковой для исследованных популяций в предыдущие годы (в 2009 – 2011 гг. она составляла от 72.6 до 96.4 мг/мм). Длина тела значительно в большей степени определяет вес половых продуктов, по сравнению с числом яиц в кладке ($r < 0.50$).

Таблица 5.4

Параметры регрессионных уравнений, аппроксимирующих зависимости репродуктивных характеристик от длины и веса тела самок *Pelobates fuscus*

Характеристики, включенные в уравнения	$r \pm SE$	$\frac{F}{P}$	Параметры уравнения регрессии		R^2	№ уравнения
			$\frac{a \pm SE}{t(P)}$	$\frac{b \pm SE}{t(P)}$		
SVL и вес кладки	0.77 ± 0.02	$\frac{1560.2}{<0.0001}$	$\frac{-2427.0 \pm 85.0}{28.55 (<0.001)}$	$\frac{75.29 \pm 1.91}{39.50 (<0.001)}$	0.59	1
W_{live} и вес кладки	0.80 ± 0.02	$\frac{1951.3}{<0.0001}$	$\frac{-230.7 \pm 27.0}{8.56 (<0.0001)}$	$\frac{105.20 \pm 2.38}{44.17 (<0.001)}$	0.64	2
W_{live} и число яиц	0.72 ± 0.02	$\frac{1134.4}{<0.0001}$	$\frac{8.44 \pm 31.1}{0.27 (0.79)}$	$\frac{92.65 \pm 2.75}{33.68 (<0.001)}$	0.51	3
W_{dry} и вес кладки	0.93 ± 0.01	$\frac{6556.4}{<0.0001}$	$\frac{-323.3 \pm 16.0}{20.23 (<0.001)}$	$\frac{0.44 \pm 0.01}{80.97 (<0.001)}$	0.86	4
W_{dry} и число яиц	0.89 ± 0.01	$\frac{4263.6}{<0.0001}$	$\frac{-161.2 \pm 19.0}{8.55 (<0.0001)}$	$\frac{0.42 \pm 0.01}{65.30 (<0.001)}$	0.80	5

Зависимость веса половых продуктов от живого веса. Живой вес у бесхвостых амфибий считается относительно ненадежным предиктором репродуктивных характеристик, поскольку в период нерестовых миграций его динамика в значительной степени зависит от дальности перемещения особи от мест зимовки в нерестовый водоём и от погодных условий в этот период (прежде всего от температуры и влажности воздуха). Однако в исследованных выборках *P. fuscus* этот признак определяет даже большую долю дисперсии фактических данных, чем длина тела (см. табл. 5.4). Увеличение живого веса тела на 1 г ведет к увеличению сухого веса половых продуктов более, чем на 105 мг, а числа яиц на 93 шт. Свободный член данного регрессионного уравнения статистически не значим, поэтому может не использоваться в дальнейших расчетах. Поэтому это уравнение не будет использовано для аналитического определения критического веса, при достижении которого возможно начало синтеза половых продуктов.

Зависимость репродуктивных характеристик самок от сухого веса их тела. Сухой вес более качественный предиктор, по сравнению с длиной тела и живым весом. Действительно, уравнения, полученные с его применением, демонстрируют наиболее высокий уровень коэффициентов детерминации. Данные уравнения определяют более 80% дисперсии фактических данных (см. табл. 5.4). Анализ коэффициентов регрессии показал, что увеличение сухого веса тела на 1 г. ведет к формированию дополнительно 440 мг половых продуктов или 420 яиц.

Факторный анализ размерно-весовых и репродуктивных характеристик самок *P. fuscus* привел к выделению двух факторов, которые в совокупности определяют около 85% дисперсии фактических данных (табл. 5.5, 5.6; рис. 5.1). Первый фактор обусловлен сопряженным варьированием размерно-весовых признаков (длина тела, живой и сухой вес) с числом яиц в кладке, сухим весом половых продуктов и долей половых продуктов от веса самки. Этот фактор определяет большую часть дисперсии (более 70%). Вторым фактором

имеет для данного вида меньшее значение (менее 15% дисперсии фактических данных) и сопряжен со средним сухим весом одного яйца. В отличие от других видов бесхвостых амфибий этот фактор, очевидно, определяется не столько степенью зрелости яиц, сколько количеством питательных веществ, накопленных в период овогенеза и активного питания особи в течение предыдущего года. Вероятно, на формирование количественных характеристик запаса питательных веществ оказывает воздействие количество дней, в течение которых возможна трофическая активность особей *P. fuscus*. Данная характеристика определяется, прежде всего, метеорологическими условиями в период активности (температурой и относительной влажностью воздуха). Однако для оценки количественных аспектов такого влияния на репродуктивные характеристики требует дополнительного исследования.

Таблица 5.5

Собственные значения факторов и процент общей дисперсии, объясненной данными факторами при анализе размерно-весовых и репродуктивных характеристик *Pelobates fuscus*

Факторы	Собственные значения факторов	Доля общей дисперсии, %	Накопленные собственные значения	Накопленная доля общей дисперсии, %
1	4.92	70.23	4.92	70.23
2	1.03	14.67	5.91	84.90

Прогнозирование критических значений размерно-весовых характеристик самок трех видов бесхвостых амфибий, при достижении которых возможно начало синтеза половых продуктов и начало участия в репродукции, было осуществлено решением регрессионных уравнений относительно аргумента при значении функции принятом равным 1. Были использованы уравнения, в которых оба коэффициента статистически значимы (табл. 5.7). Их порядковые номера соответствуют таковым в таблице 5.4.

Таблица 5.6

Расчетные нагрузки общих факторов, определяющих репродуктивные характеристики самок *P. fuscus* по результатам факторного анализа (варимакс исходных значений)

Характеристики	Фактор 1	Фактор 2
SVL , мм	0.84	0.22
W_{live} , мг	0.86	0.23
W_{dry} , мг	0.95	0.17
Сухой вес икры, мг	0.90	0.38
Вес 1 яйца, мг	0.10	0.96
Число яиц	0.95	0.01
Lg доли икры от W_{dry}	0.57	0.60
Общая дисперсия	4.38	1.56
Доля общей дисперсии	0.63	0.22

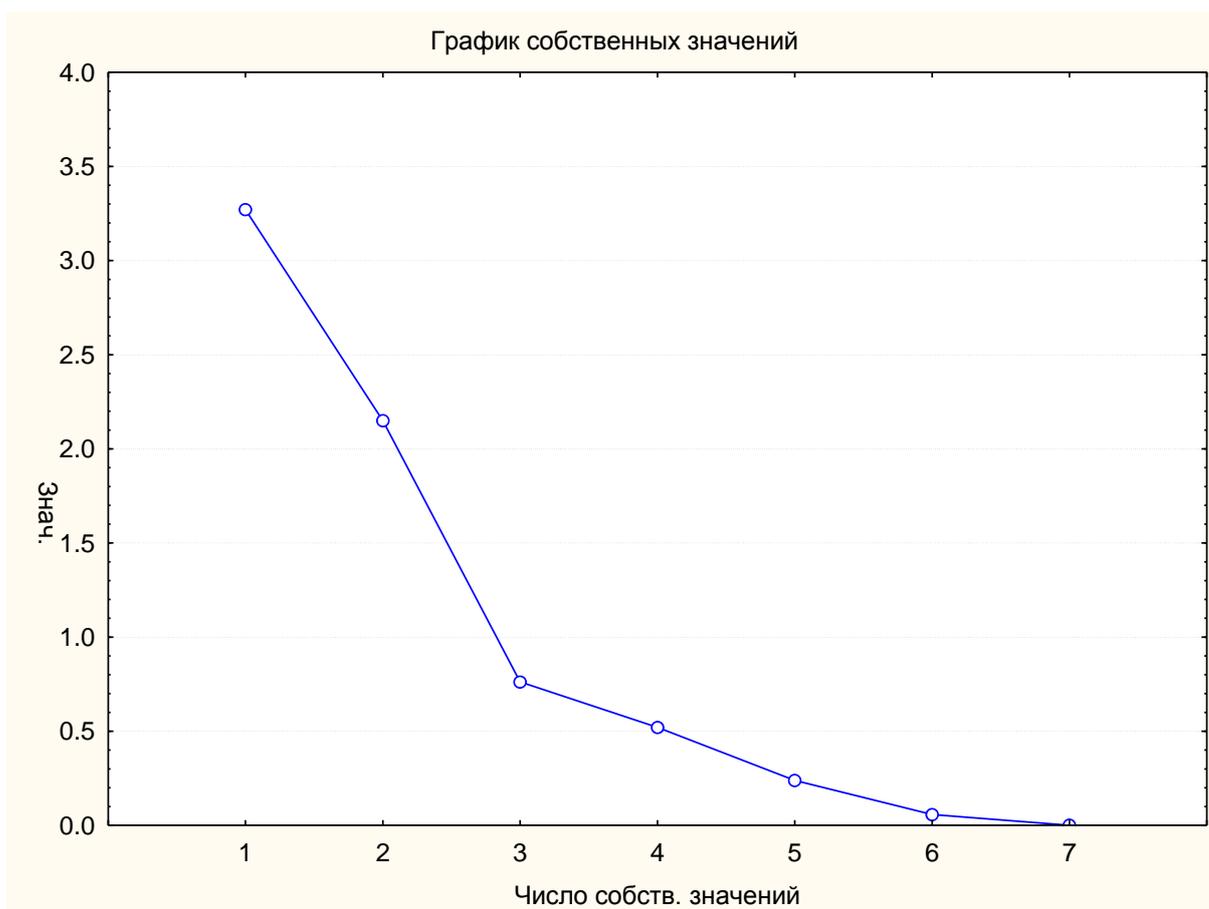


Рис. 5.1. Собственные значения факторов при анализе репродуктивных характеристик самок *Pelobates fuscus* (график «каменистой осыпи»)

Значения длины тела, живого и сухого веса, полученные аналитически, показаны в табл. 5.7. Они в целом близки к эмпирическим значениям, установленным на основании анализа выборок из популяций в долине реки Медведицы. Они также не противоречат данным, установленным многими исследователями в других частях ареала этих видов.

Таблица 5.7

Фактические и теоретические минимальные размерно-весовые характеристики самок *P. fuscus*, при достижении которых возможно начало формирования половых продуктов и участие в размножении

Характеристики и номер уравнения	Фактические значения	Теоретические значения	
		В среднем	Размах варьирования
SVL_0 , мм (1)	28.9	32.2	30.3 – 34.2
W_{live0} , мг (2)	2677	2202	1903 – 2516
W_{dry0} , мг (4)	783	737	685 – 791
W_{dry0} , мг (5)		386	333 – 441

5.3. Репродуктивные характеристики самок *Bombina bombina* и *Pelodytes punctatus*

В настоящее время жерлянка краснобрюхая и лягушка озёрная относятся к числу наиболее массовых видов бесхвостых амфибий, образующих структуру сообществ в долинах рек бассейна Дона (Шляхтин и др., 2005). Репродуктивные характеристики этих видов исследованы во многих частях ареала (Белова, 1959; Аврамова и др., 1976; Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990; Rafińska, 1991; Cogălniceanu, Miaud, 2004; Писанец, 2007; Смирнов, 2009; Иванова, Жигальский, 2011; Erismis, 2011; Трофимов, 2013; Антонюк, Панченко, 2014). Представления о предельных уровнях плодовитости их самок в целом уже сформированы. Вместе с тем, на территории долин левобережных притоков Дона подобные аспекты

биологии исследованы крайне недостаточно. Поэтому определение количественных параметров связи числа яиц и веса половых продуктов с длиной и весом тела самок этих видов амфибий представляется актуальной задачей, решение которой позволит перейти к определению роли этих животных в переносе вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.

На современном этапе со второй половины XX и в начале XXI вв. прогнозируются существенные отрицательные изменения состояния популяций бесхвостых амфибий, в том числе широко распространенных и массовых видов (Stuart et al., 2004; Reading, 2007). Именно поэтому проведение исследований биоценотической и экосистемной роли этих животных в динамично трансформирующихся погодно-климатических условиях на Юго-Востоке европейской части России представляется особенно актуальным для анализа и оценки краткосрочных и среднесрочных перспектив состояния их популяций.

Размеры тела. Длина тела самок *B. bombina* варьирует в диапазоне от 31.1 до 49.7 мм (табл. 5.8). Межпопуляционные различия в течение одного года встречаются относительно редко и обнаружены только в 2014 г. между популяциями озёр Черепашье и Кругленькое (в среднем 40.8 и 38.7 мм соответственно: $t = 2.72$, $P = 0.008$). Межгодовые различия в пределах одной локальной популяции по этому признаку статистически не значимы (t -критерий Стьюдента – $P > 0.05$).

Длина самок *P. ridibundus*, принимающих участие в размножении составляла от 63.1 до 138.1 мм (см. табл. 5.8). Межпопуляционные различия статистически не значимы в течение всего периода исследований: 2013 г. (озёра Садок и Лебяжье) – $F = 1.17$, $P = 0.68$ (критерий Стьюдента $t = 0.27$, $P = 0.79$); 2014 г. (3 популяции – оз. Черепашье, Садок и Кругленькое), ANOVA, тест Левена ($P = 0.12$), F -критерий Фишера – $F_{2,25} = 1.52$, $P = 0.24$; 2015 г. (оз. Садок и Кругленькое) $F = 3.61$, $P = 0.47$ (критерий Стьюдента $t = 0.22$, $P = 0.83$).

Весовые характеристики самок. Живой вес *B. bombina* составлял в среднем 5.409 г (см. табл. 5.8). В 2013 г. относительно более крупные самки участвовали в размножении в локальной популяции оз. Лебяжье (в среднем

6.7 г: ANOVA, тест Левена ($P = 0.56$), F -критерий Фишера – $F_{2,24} = 5.57$, $P = 0.01$) по сравнению с *B. bombina* оз. Садок (post-hoc тесты, критерий Тьюки: $Q = 5.34$, $P = 0.003$). В 2014 г. данный вид был обнаружен только в озёрах Черепашье и Кругленькое (в среднем $W_{\text{live}} = 6$ и 5 г соответственно), причем различия по весу были статистически значимы ($F = 1.93$, $P = 0.07$; критерий Стьюдента $t = 4.61$, $P < 0.0001$). В 2015 г. межпопуляционные различия между особями из озёр Черепашье и Кругленькое не выявлены ($F = 3.85$, $P = 0.44$; критерий Стьюдента $t = 1.31$, $P = 0.22$). Межгодовые различия по живому весу тела в пределах каждой из популяций отсутствовали (критерий Стьюдента, $P > 0.45$).

Таблица 5.8

Размерно-весовые и репродуктивные характеристики самок жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina*) и лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus*) из популяций в долине р. Медведица

Характеристики	Вид	
	<i>Bombina bombina</i>	<i>P. ridibundus</i>
Размерно-весовые характеристики		
<i>SVL</i> , мм	40.1 ± 3.4 31.1 – 49.7	91.0 ± 15.0 63.1 – 138.1
W_{live} , Г	5.409 ± 1.070 2.640 – 8.430	85.364 ± 39.280 25.400 – 181.000
W_{dry} , Г	1.544 ± 0.433 0.489 – 2.941	20.648 ± 10.812 2.603 – 51.610
Репродуктивные характеристики		
Вес кладки, мг	367.9 ± 127.9 69.2 – 852.1	4095.1 ± 2587.0 209.5 – 10228.5
Средний вес 1 яйца, мг	0.55 ± 0.14 0.19 – 1.00	0.76 ± 0.21 0.15 – 1.38
Число яиц в кладке, шт.	698 ± 252 194 – 1430	5194 ± 3068 821 – 14715
Доля половых продуктов от сухого веса самки, %	23.8 ± 5.0 11.0 – 46.2	19.2 ± 6.3 2.3 – 34.7

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и стандартное отклонение (SD), в знаменателе – размах варьирования ($min - max$).

Сухой вес самок *B. bombina* составлял около трети от живого веса (в среднем 28.7%). Статистически значимые различия между популяциями по признаку установлены только в отдельные годы: 2013 г. – между популяциями оз. Садок и Лебяжье (*ANOVA*, тест Левена ($P = 0.26$), *F*-критерий Фишера – $F_{2,24} = 6.35$, $P = 0.006$; post-hoc тесты, $Q = 5.79$, $P = 0.001$); 2014 г. – оз. «Черепашье» и Кругленькое ($F = 1.89$, $P = 0.07$; критерий Стьюдента $t = 3.54$, $P = 0.0007$). Межгодовые различия внутри популяций были статистически не значимы (критерий Стьюдента $P > 0.05$).

Живой вес самок *P. ridibundus* в среднем составлял около 85 г и варьировал в исследованных популяциях от 25 до 181 г (см. табл. 5.8). Содержание сухого вещества в теле было около четверти от живого веса (в среднем 24%). Межпопуляционные различия в течение одного года и межгодовые различия в пределах одной локальной популяции статистически не значимы (*ANOVA*, тест Левена ($P > 0.09$), *F*-критерий Фишера, $P > 0.14$).

Репродуктивные характеристики. Сравнительный анализ межпопуляционных различий репродуктивных характеристик *B. bombina* позволяет утверждать, что наибольшие различия характерны по сухому весу кладки (*ANOVA*, тест Левена ($P > 0.24$), *F*-критерий Фишера, $P < 0.03$) и числу яиц в овариях (*ANOVA*, тест Левена ($P > 0.05$), *F*-критерий Фишера, $P < 0.02$). По среднему весу одного яйца и доле половых продуктов от веса самки различия не существенны ($P > 0.22$ и $P > 0.05$ соответственно).

Сходная тенденция отмечена для межгодовых различий по сухому весу половых продуктов *B. bombina* (критерий Стьюдента, $P < 0.009$). По числу яиц в овариях межгодовые различия обнаружены не во всех популяциях: значимые различия отмечены в популяции озера Черепашье ($P < 0.002$), но отсутствуют в озере Садок ($P = 0.54$).

Межпопуляционные различия по репродуктивным характеристикам *P. ridibundus* не обнаружены ($P > 0.10$). Межгодовые различия характерны только для среднего веса 1 яйца в популяции озера Садок ($F = 3.33$, $P = 0.72$, критерий Стьюдента $t = 6.35$, $P = 0.008$).

Репродуктивные характеристики самок *B. bombina* и *P. ridibundus* не проявляют согласованного варьирования ни с одним из исследованных особенностей нерестовых водоемов, характеризующих их в год предшествующий нересту, а также с особенностями зимовки (коэффициенты корреляции Пирсона: $r < 0.36$ и $r < 0.42$ соответственно, причем большинство этих коэффициентов статистически не значимы). Поэтому эти характеристики при проведении факторного анализа не учитывались.

Факторный анализ, включавший размерно-весовые и репродуктивные характеристики самок *B. bombina* позволил выделить три фактора, определяющих более 88% дисперсии фактических данных (табл. 5.9, 5.10; рис. 5.2). Первый фактор связан с влиянием содержания сухого вещества в теле самки на число яиц в кладке и долю половых продуктов от сухого веса самки. Данный фактор определяет около 40% дисперсии фактических данных. Второй фактор, определяющий около трети дисперсии, ассоциирован с размерно-весовыми характеристиками живых самок и оказывает существенное влияние на сухой вес половых продуктов. Третий фактор, наименее весомый, может быть интерпретирован как степень зрелости овоцитов, поскольку в наибольшей степени определяется сухим весом одного яйца.

Таблица 5.9

Собственные значения факторов и объясненная доля общей дисперсии размерно-весовых и репродуктивных характеристик *B. bombina* и *P. ridibundus*

Факторы	Собственные значения факторов	Доля общей дисперсии, %	Накопленные собственные значения	Накопленная доля общей дисперсии, %
<i>B. bombina</i>				
1	3.27	46.72	3.27	46.72

2	2.15	30.70	5.42	77.42
3	0.77	10.89	6.19	88.31
<i>P. ridibundus</i>				
1	4.66	66.63	4.66	66.63
2	1.60	22.82	6.26	89.45

Таблица 5.10

Расчетные нагрузки общих факторов, определяющих репродуктивные характеристики самок *Bombina bombina* и *P. ridibundus* по результатам факторного анализа (варианс исходных значений)

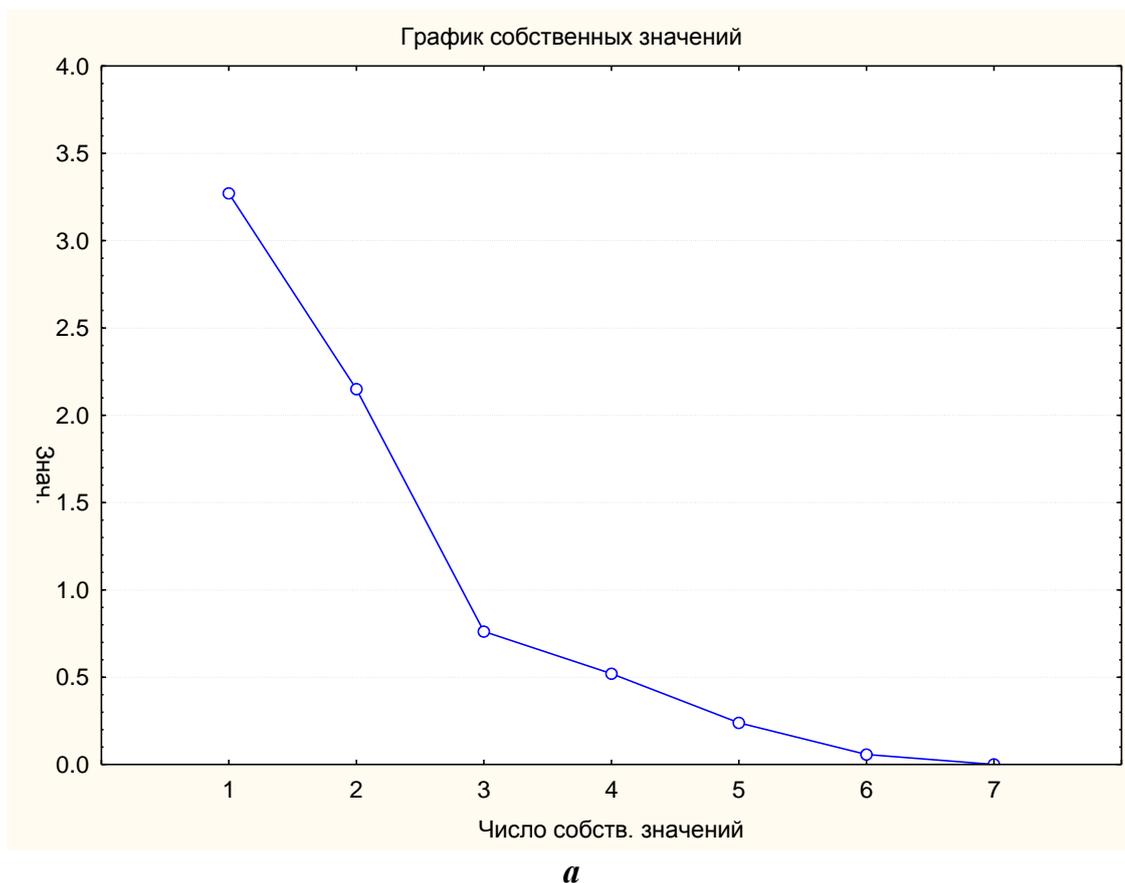
Характеристики	<i>Bombina bombina</i>			<i>P. ridibundus</i>	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 1	Фактор 2
SVL, мм	-0.107	0.847	0.016	0.875	-0.095
W_{live} , мг	-0.035	0.930	-0.008	0.961	0.144
W_{dry} , мг	0.987	0.044	-0.093	0.973	0.131
Сухой вес икры, мг	0.020	0.810	0.322	0.873	0.416
Вес 1 яйца, мг	-0.270	0.081	0.924	0.117	0.914
Число яиц	0.987	-0.014	-0.114	0.917	0.214
Lg доли икры от W_{dry}	0.826	0.250	0.408	0.168	0.934
Общая дисперсия	2.73	2.31	1.15	4.29	1.97
Доля общей дисперсии	0.39	0.33	0.15	0.61	0.28

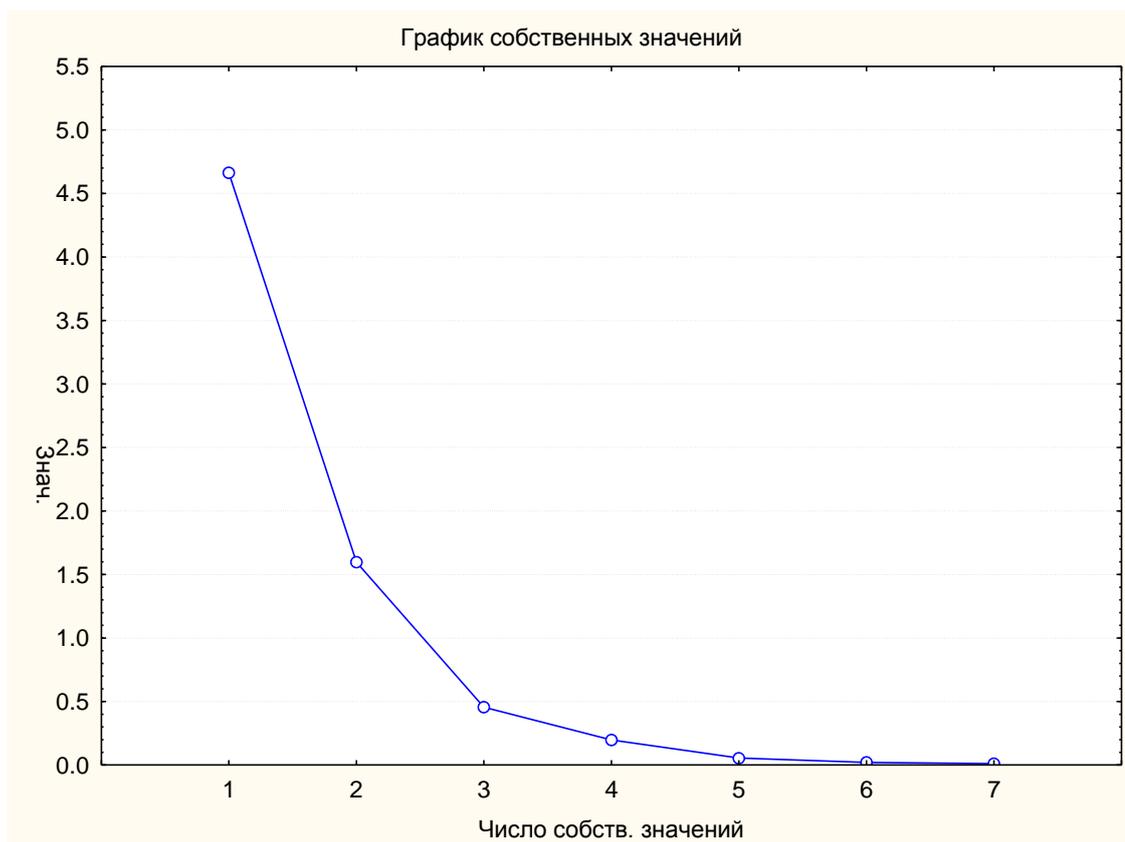
Примечание. Жирным выделены нагрузки, превышающие 0.75.

Факторный анализ по тем же характеристикам *P. ridibundus* позволил выделить два фактора, определяющих более 89% дисперсии фактических данных (см. табл. 5.9, 5.10; см. рис. 5.2). Первый фактор можно считать характеристическим, поскольку он ассоциирован более, чем с тремя исследуемыми признаками. Он обуславливает более 60% дисперсии и характеризует влияние размерно-весовых характеристик самок на вес половых продуктов и число яиц в овариях. Второй фактор (около трети дисперсии фактических данных) как и у *B. bombina* может быть интерпретирован как степень зрелости половых продуктов, поскольку ассоциирован с весом одного яйца и долей половых продуктов от сухого веса самки.

Анализ регрессионных моделей, связывающих размерно-весовые и репродуктивные характеристики самок *B. bombina* (табл. 5.11) показал, что уве-

личение длины тела на 1 мм сопровождается формированием 25 мг половых продуктов (сухой вес; см. табл. 5.11, уравнение 1), а увеличение сухого веса на 100 мг – возрастанием количества яиц в овариях на 100 шт. (см. табл. 5.11, уравнение 2). Коэффициенты данных регрессионных уравнений значимы при $P < 0.001$.





б

Рис. 5.2. Собственные значения факторов по результатам анализа размерно-весовых и совокупных репродуктивных характеристик самок *B. bombina* (а) и *P. ridibundus* (б).

Таблица 5.11

Параметры регрессионных уравнений, аппроксимирующих зависимости репродуктивных характеристик от размерно-весовых признаков самок

B. bombina и *P. ridibundus*

Характеристики, включенные в уравнения	$r \pm SE$	$\frac{F}{P}$	Параметры уравнения регрессии		R^2	№ уравнения
			$\frac{a \pm SE}{t(P)}$	$\frac{b \pm SE}{t(P)}$		
<i>Bombina bombina</i>						
<i>SVL</i> и вес кладки	0.64 ± 0.09	$\frac{50.79}{<0.0001}$	$\frac{-620.0 \pm 142.4}{4.36 (<0.0001)}$	$\frac{25.46 \pm 3.57}{7.13 (<0.0001)}$	0.41	1
W_{dry} и число яиц	0.99 ± 0.01	$\frac{16370.0}{<0.0001}$	$\frac{-913.1 \pm 30.1}{30.30 (<0.001)}$	$\frac{1.000 \pm 0.010}{127.95 (<0.001)}$	0.99	2
<i>Pelophylax ridibundus</i>						
<i>SVL</i> и вес кладки	0.63 ± 0.09	$\frac{46.29}{<0.0001}$	$\frac{-5928.2 \pm 1478.1}{3.94 (0.0002)}$	$\frac{109.0 \pm 16.0}{6.80 (<0.0001)}$	0.40	3
<i>SVL</i> и число яиц	0.66 ± 0.09	$\frac{53.77}{<0.0001}$	$\frac{-7096.5 \pm 1698.5}{3.94 (0.0002)}$	$\frac{135.0 \pm 18.4}{6.80 (<0.0001)}$	0.44	4

в кладке		<0.0001	4.18 (0.0001)	7.33 (<0.0001)		
W_{live} и вес кладки	0.87±0.06	<u>209.4</u> <0.0001	<u>-780.8±370.5</u> 2.11 (0.04)	<u>0.057±0.003</u> 14.47 (<0.0001)	0.75	5
W_{live} и число яиц	0.86±0.06	<u>200.8</u> <0.0001	<u>-557.9±446.3</u> 1.25 (0.22)	<u>0.067±0.005</u> 14.18 (<0.0001)	0.74	6
W_{dry} и вес кладки	0.92±0.05	<u>407.73</u> <0.0001	<u>-473.8±255.0</u> 1.96 (0.05)	<u>0.221±0.012</u> 20.19 (<0.0001)	0.86	7
W_{dry} и число яиц	0.93±0.05	<u>414.4</u> <0.0001	<u>-230.7±300.3</u> 0.77 (0.45)	<u>0.263±0.01</u> 20.36 (<0.0001)	0.86	8

Примечание. Курсивом выделены статистически не значимые коэффициенты уравнений.

Сходное исследование взаимосвязей у *P. ridibundus* (см. табл. 5.11) позволяет установить, что возрастание длины тела самки на 1 мм увеличивает вес половых продуктов на 109 мг, а количество яиц – на 135 шт. Изменение живого веса самки на 1 г увеличивает вес половых продуктов на 57 мг, а число яиц в овариях на 67 шт. Наиболее существенно оказалось влияние сухого веса самок данного вида на репродуктивные характеристики ($R^2 = 0.86$, см. табл. 5): возрастание сухого веса на 1 г способно увеличивать вес половых продуктов на 221 мг, а число яиц в овариях – на 263 шт.

Сравнение моделей, связывающих длину тела и вес половых продуктов (см. табл. 5.11, уравнения 1, 3), показало, что существуют статистически значимые различия по наклону линий регрессии между *B. bombina* и *P. ridibundus* (ANCOVA, гомогенность наклона линий регрессии: $F = 11.70$, $P = 0.0008$). Причем, темпы увеличения вклада вещества тела в репродукцию при увеличении длины тела у лягушки озёрной значительно выше, чем у жерлянки краснобрюхой. Также отмечены значимые отличия между регрессионными моделями, описывающими связь между сухим весом самки и числом яиц (см. табл. 5.11, уравнения 2, 8). Эти линии регрессии не пересекаются ($F = 1.89$, $P = 0.17$), но не совпадают ($F_{1,170} = 7.32$, $P = 0.008$). Так, увеличение содержания сухого вещества в теле самок двух видов сопровождается возрастанием числа яиц в кладке, однако, точки пересечения функций с осью ординат статистически значимо не совпадают. Данная закономерность позволяет предполагать

различия в величине сухого веса, которая становится стартовой для начала синтеза половых продуктов.

Размерно-весовые характеристики самок минимальные для начала синтеза половых продуктов при половом созревании были установлены решением регрессионных уравнений из табл. 5.11 (использованы уравнения 1–5, 7 со статистически значимыми коэффициентами: $P \leq 0.05$). Определенные на основании исследования выборки величины минимальной длины и веса тела самок, принимавших участие в размножении в локальных популяциях *B. bombina* и *P. ridibundus* хорошо совпадают с теоретическими значениями, полученными расчетным способом. В большинстве случаев они находятся в пределах, ограниченных крайними значениями, обусловленными величиной стандартной ошибки коэффициентов регрессионных моделей (табл. 5.12). Исключение составляет живой вес самок *P. ridibundus*, который фактически оказался больше теоретически рассчитанных значений (см. табл. 5.12).

Таблица 5.12

Фактические и теоретические минимальные размерно-весовые характеристики самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*, при достижении которых возможно начало формирования половых продуктов и участие в размножении

Характеристики и номер уравнения	Фактические значения	Теоретические значения	
		В среднем	Размах варьирования
<i>Bombina bombina</i>			
SVL_0 (1)	31.1	24	16.5 – 34.82
W_{dry0} (2)	890	930	875 – 953
<i>Pelophylax ridibundus</i>			
SVL_0 (3)	63.1	54.0	35.6 – 79.6
SVL_0 (4)		52.6	35.2 – 75.4
W_{live0} (5)	25400	13716	6855 – 21339
W_{dry0} (7)	2603	2144	939 – 3487

Особенностью репродуктивной экологии амфибий рода *Bombina* считается неполное соответствие числа яиц в овариях при прибытии в нерестовый

водоём и числа яиц в действительности отложенных в процессе нереста (фактической или абсолютной плодовитости). Для некоторых видов этого рода, например для *Bombina variegata* из популяций Швейцарии (окр. Цюриха) установлено (Barandun et al., 2007), что число отложенных яиц составляло 23 – 25% от их числа яиц в овариях, определенного при вскрытии самок (Rafińska, 1991). У самок *B. bombina* из окских популяций в Рязанской области (Антонюк, Панченко, 2014) отложенными оказались чуть менее 60% яиц, находившихся в овариях (самки, покидавшие водоём после окончания нереста несли в теле 41.8% икры). В популяциях поймы Дуная доля незрелых яиц составляла 19 – 60% (в среднем 35%: Cogălniceanu, Miaud, 2004). Таким образом, применительно к самкам данного вида число яиц в овариях при прибытии в нерестовый водоём может существенно отличаться от фактической (абсолютной) плодовитости.

В популяциях *B. bombina* в долине р. Медведица минимальная длина тела половозрелых самок, принимавших участие в размножении (31.1 мм: см. табл. 5.8, 5.12) сопоставима с таковой в других частях ареала (31 мм: Антонюк, Панченко, 2014; 29.4 мм: Cogălniceanu, Miaud, 2004). Однако затраты самок на формирование половых продуктов имеют некоторые существенные отличия. Большинство исследованных репродуктивных характеристик здесь оказалось ниже, чем в обитающих севернее *B. bombina* (окские популяции) с учетом резорбции части яиц по окончании нереста: максимальное число яиц в овариях 1430 шт. (в окских популяциях – 1597 шт. с учетом добавления 42% икры подверженных резорбции), минимальные – 194 шт. (312 шт.), средние значения – 698 шт. (1241 шт.). В то же время ранее в популяциях Татарстана В. И. Гаранин (1971) отмечал в овариях самок до 749 яиц. Вероятно в более засушливых частях ареала, характерных для степной зоны, число формируемых к началу нереста яиц у данного вида меньше, чем в областях с умеренно-континентальным климатом и большей степенью увлажнения. По крайней мере, в условиях степной зоны Центральной Украины (Аврамова и др., 1976) абсолютная плодовитость была близка к средним значениям, установленным ав-

торами статьи. Однако, следует отметить, что для исследованных популяций характерен почти вдвое больший вклад вещества тела самок в формирование половых продуктов (в среднем – 23.8%, максимум – 46.2%: см. табл. 2), по сравнению с окскими популяциями (в среднем – 13.3%, максимум – 18.6%: Антонюк, Панченко, 2014) и популяциями в пойме Дуная (в среднем – 10.2%, максимум – 15.08%: Cogaľniceanu, Miaud, 2004).

Средняя длина тела самок *P. ridibundus*, участвовавших в размножении в долине реки Медведицы (см. табл. 2), в целом сходна с таковой в других частях ареала (Белова, 1959; Иванова, Жигальский, 2011). Причем, максимальная длина была несколько выше, чем в Прут-Днестровском междуречье Украины (Смирнов, 2009) и сопоставима с таковой в дельте Волги (Белова, 1959). Наименьшие размеры, отмеченные для самок данного вида, были несколько ниже (63.1 мм: см. табл. 5.8, 5.12), чем в западной части степной зоны Украины (82 мм: Смирнов, 2009), были сопоставимы с популяциями Греции (62 мм: Kyriakoroulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990), но превышали таковые в верхнетагильской популяции, исследованной в зоне южной тайги (Иванова, Жигальский, 2011).

Вместе с тем, следует отметить, что минимальная длина тела самки *P. ridibundus*, достаточная для начала синтеза половых продуктов (52.6 мм: см. табл. 5.8), установленная при исследовании регрессионной модели, связывающей эту характеристику с числом формируемых яиц (уравнение 4, см. табл. 5.11), вполне согласуется с результатами, полученными для верхнетагильской популяции на Среднем Урале (минимальная длина самки – около 51.5 мм: см. рис. 2 а, с. 365 в Иванова, Жигальский, (2011)). Минимальная длина тела половозрелых самок в некоторых популяциях Турции составляла 44.9 мм (Erismis, 2011), что также согласуется со значениями, прогнозируемыми с помощью полученной авторами статьи моделью. Это подтверждает возможность формирования половых продуктов у самок данной размерной группы.

Отсутствие самок *P. ridibundus*, меньшего размера, способных к формированию зрелых половых продуктов в популяциях долины реки Медведицы,

может быть обусловлено существенным упрощением их структуры. Уменьшение числа возрастных групп, очевидно, происходило в течение ряда лет, и было вызвано сокращением величины гидропериода и пересыханием более 80% нерестовых водоёмов, связанным с прогрессирующей аридизацией климата в регионе и прохождением периода минимума водности пойменных озёр (Ермохин и др., 2012). Пересыхание пойменных озёр до прохождения метаморфоза головастиками в течение 2009 – 2012 г. приводило последовательно к полной гибели нескольких когорт сеголетков *P. ridibundus* и некоторых других видов амфибий во многих локальных популяциях.

Наблюдаемое значение минимального живого веса тела самки *P. ridibundus*, при достижении которого возможно начало синтеза половых продуктов (25.4 г: см. табл. 5.8, 5.12), полученное авторами статьи, согласуется с данными в популяциях этого вида в Греции (22 – 25 г: Kyriakoroulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990).

Число яиц в овариях самок *P. ridibundus* было в среднем выше, чем в популяциях северной и восточной частей ареала (Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013), и вполне сопоставимо с плодовитостью, наблюдавшейся в популяциях *P. ridibundus* на других участках степной зоны (Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009) и в дельте Волги (Белова, 1959). Кроме того, вероятно для популяций данного вида, обитающих в степной зоне, характерен в целом более широкий размах варьирования этой репродуктивной характеристики (см. табл. 5.8), чем в зоне южной тайги Среднего Урала (Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013) и в Подмоскowie (Белова, 1959). Минимальные значения могут быть обусловлены более ранним половым созреванием самок в этой природной зоне, а максимальные – продолжением участия в размножении более возрастных особей, большей продолжительностью жизни и дожитием самок до достижения больших размеров тела.

Длина тела (*SVL*) в исследованных авторами популяциях оказывает заметно большее влияние на число формируемых яиц. Так, для нижнетагильской и рафтинской популяций Ивановой и Жигальским (2011), показано, что при

увеличении длины тела на 1 мм, число яиц возрастает на 63 и 86 шт. соответственно, а по данным А. Г. Трофимова (2013) из того же региона на 47 шт. В то же время в долине реки Медведица эта величина (коэффициент регрессии в уравнении 4, см. табл. 5.11) достигает 135 шт., что вполне сопоставимо со значением, установленным для степной зоны Западной Украины (149 шт.: Смирнов, 2009). Очевидно, в условиях степной и лесостепной зон увеличение размеров тела самок лягушки озёрной ведет к более интенсивному росту репродуктивного потенциала, чем в зоне южной тайги. Причем степень согласованности варьирования длины тела и числа яиц (установлена по коэффициентам корреляции: см. табл. 5.11) в популяциях долины реки Медведицы в 1.5 – 2 раза выше, чем в популяциях *P. ridibundus* Среднего Урала (Иванова, Жигальский, 2011) и западной части Украины (Смирнов, 2009).

Вклад самок *P. ridibundus* в формирование половых продуктов, характеризуемый долей их от веса тела самки, в популяциях долины реки Медведицы (см. табл. 2) был в среднем в 2 раза, а у отдельных особей в 3 раза выше, чем в популяциях Южной Европы (10.7–11.8%: Kyriakoroulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990). В целом доля половых продуктов от веса самки у *P. ridibundus* и *B. bombina* в 1.5 – 3 раза меньше, чем у видов с преобладающей в течение годового цикла наземной активностью (например, у *Pelobates fuscus* она составляет в среднем 30 – 35%, максимум 40 – 50%) (Ермохин, Табачишин, 2011 а, 2012 б).

Уровень согласованности варьирования веса тела и числа формируемых яиц, а также веса тела и веса половых продуктов, установленные в популяциях в долине реки Медведица в целом соответствуют таковому для других видов Ranidae (коэффициенты корреляции у различных видов японской фауны в указанных парах признаков составляли 0.54 – 0.94 и 0.67 – 0.89 соответственно) (Kuramoto, 1987).

Условия среды, характеризующие нерестовые водоёмы (продолжительность гидропериода, температурный режим) в течение года, предшествующего нересту оказывают слабое влияние на репродуктивные характеристики самок

амфибий, относящихся к видам, обитающим вблизи уреза воды. Наибольшее воздействие на их формирование оказывают различные размерно-весовые характеристики (длина тела, живой вес, содержание вещества в теле самки (сухой вес)). Совокупность этих факторов может объяснять около 60 – 80% дисперсии фактических данных (см. табл. 5.9, 5.10). Кроме того, у видов с порционным нерестом на вес половых продуктов оказывает некоторое влияние второй по значимости фактор – стадия зрелости овоцитов в момент прибытия в нерестовый водоём (Barandun et al., 1997; Cogălniceanu, Miaud, 2004). Такое влияние может определять у различных *B. bombina* и *P. ridibundus* в популяциях долины реки Медведица от 15 до 30% дисперсии фактических данных (см. табл. 5.9, 5.10).

Таким образом, в результате сравнительного анализа репродуктивных характеристик популяций *B. bombina* и *P. ridibundus*, нерестящихся на пойменных озёрах в долине реки Медведица (Саратовская область) установлено, что межпопуляционные и межгодовые различия выражены слабо. Наибольшее влияние на число яиц в овариях и вес половых продуктов оказывают размерные и весовые характеристики самок. Полученные регрессионные связи между длиной тела, весовыми признаками, с одной стороны, и репродуктивными характеристиками, с другой, позволят в значительной степени осуществлять неинвазионные исследования данных видов в процессе долговременных мониторинговых исследований. Кроме того, количественные данные о весе половых продуктов могут быть использованы при построении представлений о балансе поступления вещества в экосистемы пойменных озёр в ходе нереста бесхвостых амфибий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительное исследование временных аспектов репродуктивной экологии бесхвостых амфибий в условиях долины р. Медведица (Саратовская область) показало наличие существенных преобразований отдельных фаз их годового цикла. Наибольшие изменения были обнаружены у вида с преобладающим наземным образом жизни – *P. fuscus* – и относятся к фенологическим особенностям периода зимовки и начала нерестовых миграций в его локальных популяциях.

При переходе *P. fuscus* к зимовке были выделены два существенных периода, наступление каждого из которых ограничено критическими (пороговыми) значениями температуры воздуха, а также почвы, определяющими тип активности особей. Первый период можно условно назвать предзимовочным. Он начинается при устойчивом переходе средней ночной температуры через $+9^{\circ}\text{C}$. При такой температуре чесночницы прекращают наземную активность и перестают появляться на поверхности почвы. До этого времени они располагаются в почвенном профиле на глубине 0.15 – 0.30 м, характерной для периода пострепродуктивной активности в течение большей части теплого времени года. Собственно зимовка начинается при устойчивом снижении средней температуры воздуха ниже $+5^{\circ}\text{C}$. В период времени, ограниченный этими двумя критическими значениями температуры, происходит перемещение закапывающихся особей между двумя горизонтами стационарного размещения в почвенном профиле: горизонтом, в котором происходит днёвка в период пострепродуктивной активности, и горизонтом зимовки. Зимовка наступает при достижении закапывающимися особями горизонта почвенного профиля, расположенного ниже глубины промерзания почвы (в регионе исследований – 60 –

80 см). В горизонте зимовки *P. fuscus* температура грунта, вероятно, не опускается ниже +4 – 6°C. В нем чесночницы пребывают в течение всего периода зимовки вплоть до полного оттаивания почвенного профиля весной.

Сокращение периода зимовки и изменение её условий, подтвержденное для северной части Нижнего Поволжья, уже ведет к деградации в Западной Европе популяций многих видов бесхвостых амфибий, зимующих в наземных биотопах. Оно может оказывать существенное влияние на их репродуктивные характеристики и перспективы их воспроизводства. Поэтому трансформация параметров этого явления в первой половине XXI века требует дальнейшего пристального внимания исследователей бесхвостых амфибий в различных частях их ареалов.

Наступление отдельных фаз нерестовых миграций определяется критическими значениями температуры воздуха и воды в нерестовых водоёмах, специфическими для каждого конкретного вида, а также особенностями хода температуры в течение весны конкретного года. Проведенное исследование позволило выявить региональные особенности и уточнить температурные характеристики, определяющие особенности нерестовых миграций массовых видов бесхвостых амфибий.

Разработанный и апробированный в рамках данного исследования метод определения плодовитости бесхвостых амфибий позволит значительно оптимизировать исследовательские усилия при определении репродуктивных характеристик бесхвостых амфибий. В наибольшей степени перспективы применения данного метода связаны с репродукцией видов с «взрывным» типом размножения («explosive breeders»), откладывающим яйца в виде одной кладки и покидающих водоём сразу после нереста. В основном такой тип нереста отмечается для многих наземных видов бесхвостых амфибий (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *P. fuscus* и др.) (Банников, Денисова, 1956; Гаранин, 1983; Лада, 1994; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005). У таких видов в момент окончания зимовки и прибытия в водоём на нерест ооциты находятся на одной стадии созревания и готовы к овуляции. Таким образом, число яиц,

находящихся в овариях самок данных видов, соответствует числу яиц, откладываемых в период нереста, т.е. эквивалентно плодовитости, и может быть определено предлагаемым методом с приемлемым в экологических исследованиях уровнем точности.

В результате сравнительного анализа репродуктивных характеристик самок из популяций *P. fuscus*, *B. bombina* и *P. ridibundus*, нерестящихся на пойменных озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область) установлено, что межпопуляционные и межгодовые различия выражены слабо у видов в течение большей части теплого времени года связанных с водоемами. В то же время у наземных видов (например, у *P. fuscus*) плодовитость одноразмерных самок уменьшается. Возможно, данная устойчивая тенденция связана с аридизацией климата и с уменьшением продолжительности периода, пригодного для питания амфибий в наземных условиях и связанного с этим процессом синтеза половых продуктов. Учитывая формирование многолетнего тренда к возрастанию засушливости на севере Нижнего Поволжья требуются дополнительные многолетние исследования репродуктивных возможностей наземных видов амфибий, которые позволят разработать научные основы сохранения их популяций.

Исследование репродуктивной экологии трех видов бесхвостых амфибий показало, что наибольшее влияние на число яиц и вес половых продуктов оказывают размерные и весовые характеристики самок. В процессе потепления и увеличения сухости регионального климата возможна значительная их трансформация. Поэтому реализация неинвазионных методов исследования репродукции в условиях деградации популяций многих видов представляется предпочтительной. Полученные в результате данной работы регрессионные связи между длиной тела, весовыми признаками, с одной стороны, и репродуктивными характеристиками, с другой, позволят в значительной степени осуществить такой подход в процессе долговременных мониторинговых исследований популяций бесхвостых амфибий.

ВЫВОДЫ

1. Анализ фенологии нерестовых миграций *B. bombina*, *P. fuscus* и *P. ridibundus* позволил установить даты наступления основных фенологических фаз этого явления. На всех озёрах наблюдается воспроизводимая в течение ряда лет сезонная последовательность прихода видов в нерестовый водоём: *P. fuscus* → *B. bombina* → *P. ridibundus*. Пороговые значения температуры воды в нерестовых водоёмах в начале нерестовых миграций составили соответственно 4,5, 8,9 и 14–16°C. Даты начала миграций определяются особенностями хода температуры в течение конкретного года.

2. Зимовка *P. fuscus* происходит в горизонтах почвы с температурой не менее 3,5°C. За последние 120 лет её продолжительность сократилась в среднем на 7 сут., в основном за счет более раннего начала нерестовых миграций. Изменения даты окончания зимовки появились с 1950-х гг., а начала зимовки – в 1980-х гг., и значительно ускорились после 2002 г. Глубина залегания особей в почвенном профиле устойчиво сокращается с начала 1980-х гг. до настоящего времени.

3. Размерно-весовые характеристики самок *B. bombina* и *P. ridibundus* более стабильны, по сравнению с самцами. Соотношение полов в популяции *P. ridibundus* характеризует её как устойчиво маскулинизированную, тогда как у *B. bombina* популяция чаще сбалансирована по составу. В локальных популяциях *P. fuscus*, вблизи русла реки длина тела обоих полов более стабильна, по сравнению с удалёнными от русла, а также по сравнению с весом тела. Наблюдается тенденция к формированию равного соотношения полов на фоне увеличения количества самок.

4. Оценено качество результатов определения плодовитости *P. fuscus* методом частичного подсчёта яиц в овариях. Отклонение этих значений от кон-

трольных составляют в среднем не более 1.6 – 2.6%. Достижение такого уровня сходимости результатов возможно при использовании сухого веса половых продуктов и достаточного объема пробы – от 25 до 250 яиц.

5. В большинстве популяций наземного вида – *P. fuscus* – в течение ряда лет происходит существенное сокращение величины основных репродуктивных характеристик самок (число яиц в кладке и вес половых продуктов), тогда как у амфибиотических видов (*B. bombina* и *P. ridibundus*) межгодовые и межпопуляционные различия менее выражены. Доля половых продуктов от веса самки у *P. ridibundus* и *B. bombina* в 1.5 – 3 раза меньше, чем у вида с преобладающей в течение годового цикла наземной активностью (*P. fuscus*).

6. Получены регрессионные модели, связывающие репродуктивные характеристики с длиной тела и весом самки. Они могут быть использованы для определения числа яиц и веса половых продуктов неинвазивными методами при долговременном исследовании популяций бесхвостых амфибий. Определены минимальные размерно-весовые характеристики самок исследованных видов достаточные для начала синтеза половых продуктов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамова, О. С. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья / О. С. Аврамова, В. Л. Булахов, Н. Ф. Константинова // Вопросы степного лесоразведения и охраны природы. Днепропетровск, 1973. Вып. 6. С. 173–181.

Антонюк, Э. В. Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области / Э. В. Антонюк, И. М. Панченко / Труды Окского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 32. Рязань : НП «Голос губернии», 2014. – 168 с.

Архив погоды в Октябрьском городке [электронный ресурс] // Расписание погоды. – 2014. Режим доступа: http://rp5.ru/Архив_погоды_в_Октябрьском_городке (дата обращения 25.05.2014).

Астафьева, Н. М. Вейвлет-анализ: основы теории примеры применения / Н. М. Астафьева // Успехи физических наук. – 1996. – Т. 166, № 11. – С. 1145–1170.

Банников, А. Г. Очерки по биологии земноводных / А. Г. Банников, М. Н. Денисова. М.: Гос. учеб.-пед. изд-во Министерства просвещения РСФСР, 1956. – 168 с.

Белова, З. В. К изучению плодовитости *Rana ridibunda* Pall. / З. В. Белова // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В. П. Потемкина. – 1959. – Т. 114, вып. 8. – С. 291–297.

Беляченко, А. В. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных / А. В. Беляченко, Г. В. Шляхтин, А. О. Филипьев, Е. Ю. Мосолова, Е. Ю. Мельников, М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, А. В. Емельянов. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2014. – 148 с.

Бобылев, Ю. П. Система репродуктивных адаптаций бесхвостых амфибий Приднепровья / Ю. П. Бобылев // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. – 1989. – С. 18–19.

Большаков, В. Н. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика / В. Н. Большаков, Б. С. Кубанцев. – М. : Наука, 1984. – 233 с.

Боркин, Л. Я. Критическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae) : цитометрические биохимические доказательства / Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, К. Д. Мильто, К. М. Розанов, М. Д. Халтурин // Доклады РАН. – 2001. – Т. 376, № 5. – С. 707–709.

Булахов, В. Л. Методика абсолютного облику риючих форм земноводних / В. Л. Булахов, Н. Л. Губанова // Праці Україн. герпетол. тов-ва. – 2009. – № 2. – С. 3–6.

Бялко, А. В. Статистика погоды / А. В. Бялко, А. Г. Гамбургцев // Природа. – 2000. – № 12. – С. 6–10.

Гаранин, В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края / В. И. Гаранин. М.: Наука, 1983. – 176 с.

Гаранин, В. И. К экологии краснобрюхой жерлянки / В. И. Гаранин // Природные Ресурсы Волжско-Камского Края. Животный Мир. Казань, 1971. – С. 94–104.

Геодакян, В. А. Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола? / В. А. Геодакян, С. В. Геодакян // Журн. общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 2. – С. 201–216.

Дунаев, Е. А. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья / Е. А. Дунаев. – М. : МосгорСИОН, 1999. – 84 с.

Ердаков, Л. Н. Цикличность в динамике численности рябчика (*Bonasa bonasia* L., 1758) из Новосибирской области / Л. Н. Ердаков, В. Г. Телепнев // Естественные и математические науки в современном мире : материалы XXVI междунар. науч.-практ. конф. – Новосибирск : Изд-во «СибАК», 2015. – С. 88–94

Ермохин, М. В. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. – 2010. – Т. 10, вып. 3/4. – С. 101–108.

Ермохин, М. В. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, вып. 1/2. – С. 28–39.

Ермохин, М. В. Методы изучения потоков вещества и энергии, формируемых животными между водными и наземными экосистемами в долинах рек / М. В. Ермохин // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана : Матер. лекций II-й Всерос. школы-конф. / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Т. 1. – Ярославль: Филигрань, 2014. – С. 42–56.

Ермохин, М. В. Оптимизация методики учета земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, Г. А. Иванов // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : материалы 3-й междунар. науч. конф. – Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. – С. 157–163.

Ермохин, М. В. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, Г. А. Иванов, Д. С. Богословский // Современная герпетология. – 2013 б. – Т. 13, № 1/2. – С. 22–26.

Ермохин, М. В. Сравнительная характеристика плодовитости самок *Pelobates fuscus* (Pallas, 1771) в различных популяциях долины р. Медведица (Саратовская область) / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Вопросы герпетологии : Материалы V съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. 2012 б. – С. 88–92.

Ермохин, М. В. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, вып. 3/4. – С. 121–131.

Ермохин, М. В. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* в условиях трансформации климата на севере

Нижнего Поволжья / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, Г. А. Иванов // Поволжск. экол. журн. – 2016. – №2. – С. 342–350

Ермохин, М. В. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) / М. В. Ермохин, Г. А. Иванов, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. – 2013 а. – Т. 13, № 3/4. – С. 101–111.

Ермохин, М. В. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, Г. А. Иванов // Поволж. экол. журн. – 2014. – № 3. – С. 342–350.

Жукова, Т. И. Структура популяции озерной лягушки в степных водоемах Западного Предкавказья / Т. И. Жукова // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти, 2005. – № 8. – С. 31–37.

Жукова, Т. И. Некоторые популяционные характеристики озерной лягушки при обитании в чистом и загрязненном пестицидами водоемах / Т. И. Жукова, Т. Ю. Пескова // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территория. Краснодар. – 1998. – С. 123–124.

Жукова, Т. И. Анализ репродуктивного цикла озерной лягушки на Северном Кавказе по степени зрелости гонад / Т. И. Жукова, В. Б. Широкова // Герпетология. – Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 1979. – С. 13–18.

Иванова, Г. Ф. Динамика снежного покрова и промерзания почвы в условиях современного изменения климата на примере Саратова / Г. Ф. Иванова, Н. Г. Левицкая, Ю. А. Складов, О. В. Шаталова // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Науки о Земле. – 2007. – Т. 7, вып. 2. – С. 7–11.

Иванова, Н. Л. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы Среднего Урала / Н. Л. Иванова, О. А. Жигальский // Экология. – 2011. – № 5. – С. 361–368.

Информационное обеспечение оперативного управления водными ресурсами и противопаводковыми мероприятиями для бассейнов рек России //

Центр регистра и кадастра. [электронный ресурс] 2012. Режим доступа: <http://gis.water-info.ru/waterstocks> (дата обращения: 10.12.2012).

Коломыц, Э. Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды / Э. Г. Коломыц. – М. : Наука, 2003. – 371 с.

Корзиков, В. А. Зависимость плодовитости травяной лягушки – *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) от размерно-возрастной структуры / В. А. Корзиков, А. Б. Ручин // Современная герпетология. – 2013. – Т. 13, вып. 1/2. – С. 71–73.

Корн, П. С. Прямолинейные заборчики с ловушками / П. С. Корн // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. – С. 117–127.

Кубанцев, Б. С. Антропогенные воздействия на среду обитания земноводных и половая структура их популяций / Б. С. Кубанцев, Т. И. Жукова // Экология и морфологические изменения животных под влиянием антропогенных факторов. Волгоград. – 1994. – С. 64–74.

Кузьмин, С. Л. Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. – 298 с.

Кутенков А. П. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-Западе России. / А. П. Кутенков. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2009. – 140 с.

Кутенков, А. П. Динамика размеров печени, жировых тел и гонад у травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек / А. П. Кутенков // Экология наземных позвоночных / Ин-т биологии Карельск. науч. центра АН СССР. Петрозаводск. – 1991. – С. 14–24.

Лада, Г. А. К биологии обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в Центральном Черноземье России / Г. А. Лада // Флора и фауна Черноземья. Тамбов: Изд-во Тамбов. гос. пед. ин-та, 1994. – С. 74–83.

Левицкая, Н. Г. Обзор средних и экстремальных характеристик климата Саратовской области во второй половине XX – начале XXI века / Н. Г. Левицкая,

О. В. Шаталова, Г. Ф. Иванова // Аграрный вестник Юго-Востока. – 2009. – № 1. – С. 30–33.

Ляпков, С. М. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий / Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. // Журн. общ. биол. – 2010. – Т. 71, № 4. – С. 337–358.

Ляпков, С. М. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) / С. М. Ляпков, В. Г. Черданцев, Е. М. Черданцева // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, № 10. – С. 1237–1249.

Ляпков, С. М. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). I. Динамика репродуктивного усилия и его компонент / С. М. Ляпков, В. Г. Черданцев, Е. М. Черданцева // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, вып. 4. – С. 438 – 446.

Ляпков, С. М. Структура изменчивости репродуктивных характеристики травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом / С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова, А. С. Северцов // Зоол. журн. – 2002. Т. 81, вып. 6. – С. 719 – 733.

Мисюра, А. Н. Эколого-биохимические показатели озерной лягушки и ее значение для прогнозирования состояния популяций в условиях техногенного влияния / А. Н. Мисюра // Экологические основы воспроизводства биологических ресурсов степного Приднепровья. Днепропетровск : Изд-во Днепропетровского ун-та, 1986. – С. 29–32.

Мисюра, А. Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов / А. Н. Мисюра. Автореф. дис...канд. биол. наук. – М., 1989. – 16 с.

Орлов, А. И. Прикладная статистика / А. И. Орлов. М. : Экзамен, 2004. – 686 с.

Песков, В. Н. Половые различия в морфометрии зеленых (*Pelophylax*) и бурых (*Rana*) лягушек (*Amphibia*, *Ranidae*) фауны Украины / В. Н. Песков, Н. А.

Петренко // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2014. – Вып. 5. – С. 90–104.

Пескова, Т. Ю. Половая структура популяций земноводных при обитании в чистых и загрязненных пестицидами водоемах / Т. Ю. Пескова // Современная герпетология. – 2000. – Т. 1, №1. – С. 26–35.

Пестов, М. В. Земноводные и пресмыкающиеся Нижегородской области / М. В. Пестов, С. В. Бакка, Н. Ю. Киселева, Е. И. Манпапова, О. Н. Калинина / Междунар. социально-экологический союз. – Н. Новгород. – 2007. – 66 с.

Писанец, Е. М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Е. М. Писанец. – Киев: Зоол. музей ННПМ НАН Украины, 2007. – 312 с.

Полуконова, А. В. Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК – CytB / А. В. Полуконова, А. Г. Демин, Н. В. Полуконова, М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. – 2013 а. – Т. 13, вып. 3/4. – С. 117–121.

Полуконова, А. В. Новые гаплотипы обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) из популяций в долине р. Медведица (Саратовская область) / А. В. Полуконова, А. Г. Демин, Н. В. Полуконова, М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Биология внутренних вод: материалы XV шк.-конф. молодых ученых. – Кострома: Костром. печат. дом, 2013 б. – С. 304–308.

Смирнов, Н. А. Распространение и особенности экологии озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) в Прут-Днестровском междуречье Украины / Н. А. Смирнов // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2009. – Вып. 2. – С. 75–80.

Среднегодовая средняя, минимальная и максимальная температура воздуха, количество осадков по годам в пункте Октябрьский Городок // Термограф : архивные данные температуры воздуха и количества осадков [электронный ресурс]. 2005. – Режим доступа: http://thermograph.ru/mon/st_34163.htm (дата обращения 24.05.2014).

Температура почвы на глубинах до 320 см (ежедневные данные) // Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных [электронный ресурс]. Обнинск, 2014. – Режим доступа: <http://meteo.ru/data/164-soil-temperature> (дата обращения 30.05.2015).

Трофимов, А. Г. Репродуктивные особенности вида-вселенца – *Pelophylax ridibundus* в условиях южной тайги / А. Г. Трофимов // Современная Герпетология: проблемы и пути их решения. Материалы докл. первой междунар. молодежн. конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб. : Зоологический институт РАН, 2013. – С. 144 – 149.

Учебно-краеведческий атлас Саратовской области / В. В. Аникин, Е. В. Акифьева, А. Н. Афанасьева [и др.]; гл. ред. А. Н. Чумаченко. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2013. 133 с.

Фоминых, А. С. Формирование новых особенностей жизненного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема / А. С. Фоминых, С. М. Ляпков // Журн. общ. биол. – 2011. – Т. 72, № 6. – С. 403–421.

Черданцева, Е. М. Влияние размера яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в опыте, поставленном в нерестовом водоёме / Е. М. Черданцева, В. Г. Черданцев, С. М. Ляпков // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, № 3. – С. 329–339.

Шахпаронов, В. В. Ориентационное поведение озёрной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) при поиске водоёма / В. В. Шахпаронов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. М. – 2011. – 27 с.

Шляхтин, Г. В. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии / Г. В. Шляхтин, В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов, И. Е. Табачишина. – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2005. – 116 с.

Шляхтин, Г. В. Сезонная изменчивость пищевого рациона обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на севере Нижнего Поволжья / Г. В. Шляхтин, В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов // Современная герпетология. – 2007. – Т. 7, вып. 1/2. – С. 117 – 123.

Шляхтин, Г. В. Особенности реализации трофических возможностей синтопических популяций *Pelobates fuscus* и *Rana ridibunda* на севере Нижнего Поволжья / Г. В. Шляхтин, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. – 2014. – Т. 14, вып. 1/2. – С. 54–56.

Шнитников, А. В. Внутривековые колебания уровня степных озёр Западной Сибири и Северного Казахстана и их зависимость от климата / А. В. Шнитников // Тр. лаборатории озероведения АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 1. – С. 28–129.

Щербак, Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат / Н. Н. Щербак, М. И. Щербань – Киев : Наук. думка, 1980. – 268 с.

Якушева, Я. А. Численность и структура популяции озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* Pal. (Amphibia, Anura) в водоеме, загрязненном карбаминовыми инсектицидами / Я. А. Якушева, Т. Ю. Пескова // Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. – 2014. – № 3. – С. 53–65.

Alford, R. A. Declines and the global status of amphibians / R. A. Alford. Pensacola : SETAC Press, 2010. p. 13–45.

Altwegg, R. Multistage density dependence in an amphibian / R. Altwegg // Oecologia. – 2003. – Vol. 136, № 1. – P. 46–50.

Altwegg, R. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs / R. Altwegg, H.-U. Reyer // Evolution. – 2003. – Vol. 57, № 4. – P. 872–882.

Andreone, F. Natural History, Ecology and Conservation of the Italian Spade-foot Toad, *Pelobates fuscus insubricus*. / F. Andreone, R. Fortina, A. Chiminello. – Torino : Società Zoologica “La Torbiera”, 1993. – 96 p.

Araújo, M. B. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe / M. B. Araújo, W. Thuiller, R. G. Pearson // Journal of Biogeography. – 2006. – Vol. 33, № 10. – P. 1712–1728.

Arnfield, H. Factors influencing the timing of spring migration in common toads (*Bufo bufo*): Timing of spring migration in toads / H. Arnfield, R. Grant, C. Monk, T. Uller // Journal of Zoology. – 2012. – Vol. 288, № 2. – P. 112–118.

Ayaz, D. Population size of the marsh frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) in Lake Yayla (Denizli, Turkey) / D. Ayaz, C. V. Tok, A. Mermer, M. Tosunoğlu, M. Afsar, K. Çiçek // Turkish Journal of Zoology. – 2007. – Vol. 31, № 3. – P. 255–260.

Barandun, J. Reproductive ecology of *Bombina variegata*: aspects of life history / J. Barandun, H.-U. Reyer, B. Anholt // Amphibia – Reptilia. – 1997. – Vol. 18, № 4. – P. 347 – 355.

Beattie, R. C. The date of spawning in populations of the common frog (*Rana temporaria*) from different altitudes in northern England / R. C. Beattie // J. of Zoology. – 1985. – Vol. 205, № 1. – P. 137–154.

Beck, C. W. Effects of individual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo terrestris*) metamorphs / C. W. Beck, J. D. Congdon // Canadian Journal of Zoology. – 1999. – Vol. 77, № 6. – P. 944–951.

Beebee, T. J. Geographical variations in breeding activity patterns of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain / T. J. Beebee // J. of Zoology. – 1985. – Vol. 205, № 1. – P. 1–8.

Bennett, A. M. Maternal body condition influences magnitude of anti-predator response in offspring / A. M. Bennett, D. L. Murray // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2014. – Vol. 281, №7. – P. 1806–1813.

Berger, L. Principles of studies of European water frogs / L. Berger // Acta Zool. Cracov. – 1988. – Vol. 31 (21). – P. 563–580.

Berven, K. A. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: evidence from a 21-year population study / K. A. Berven // Copeia. – 2009. – Vol. 2009, № 2. – P. 328–338.

Berven, K. A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) / K. A. Berven // Ecology. – 1990. – Vol. 71, № 4. – P. 1599–1608.

Berven, K. A. Interpreting geographic variation in life-history traits / K. A. Berven, D. E. Gill // American Zoologist. – 1983. – Vol. 23, № 1. – P. 85–97.

Blab, J. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien (Biology, ecology and protection of amphibians) / J. Blab // Schriftenreihe für Landschaftspflege und Natur-

schutz. – Bonn : Kilda Verlag, 1986. H. 18. – S. 1–150.

Blaustein, A. R. Amphibian breeding and climate change / A. R. Blaustein, L. K. Belden, D. H. Olson, D. M. Green, T. L. Root, J. M. Kiesecker // Conservation Biology. – 2001. – Vol. 15, № 6. – P. 1804–1809.

Blaustein, A. R. Amphibian phenology and climate change. The effects of climatic warming on the seasonal timing of animal and plant activities are receiving increase / A. R. Blaustein, L. K. Belden, D. H. Olson // Conservation Biology. – 2002. – Vol. 16, № 6. – P. 1454–1455.

Blaustein, A. R. Amphibian population declines and climate change / A. R. Blaustein, C. Searle, B. A. Bancroft, J. Lawler // Ecological consequences of climate change: mechanisms, conservation, and management / eds. E. A. Beever, J. L. Belant. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press, 2011. – P. 29–53.

Blaustein, A. R. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation and optical characteristics of natural waters protect amphibians from UV-B in the US Pacific Northwest: Comment / A. R. Blaustein, B. Han, B. Fasy, J. Romansic, E. A. Scheessele, R. G. Anthony, A. Marco, D. P. Chivers, L. K. Belden, J. M. Kiesecker, T. Garcia, M. Lizana, L. B. Kats // Ecology. – 2004. – Vol. 85, № 6. – P. 1747–1754.

Blem, C. R. Lipid reserves and body composition in postreproductive anurans / C. R. Blem. // Comparative Biochemistry and Physiology. 1992. Vol. 103A, № 4. P. 653–656.

Borkin, L. J. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry / L. J. Borkin, S. N. Litvinchuk, J. M. Rosanov, K. D. Milto // Amphibia – Reptilia. – 2001. – Vol. 22, № 4. – P. 387–396.

Bouchard, S. S. Post-metamorphic carry-over effects of larval digestive plasticity / S. S. Bouchard, C. J. O’Leary, L. J. Wargelin, J. F. Charbonnier, K. M. Warrentin // Functional Ecology. – 2015. – Vol. 30, № 3. – P. 379–388.

Boyd, C. E. Somatic and gametic dry matter and protein in gravid female of several amphibian species / C. E. Boyd, C. P. Goodyear // Comparative Biochemistry and Physiology. – 1971. – Vol. 40A, №3. – P. 771–775.

Brizzi, R. Reproductive cycles of the European amphibians: A brief history of studies on the role of exogenous and endogenous factors / R. Brizzi, C. Corti // *Herpetologia Bonnensis II: Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica*. Bonn : Societas Europaea Herpetologica, 2006. – P. 27–30.

Buchholz, D. R. Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae) / D. R. Buchholz, T. B. Hayes, R. E. Gatten Jr. // *Copeia*. – 2002. – Vol. 2002, № 1. – P. 180–189.

Bull, E. Dispersal of newly metamorphosed and juvenile Western Toads (*Anaxyrus boreas*) in Northeastern Oregon, USA / E. Bull // *Herpetological Conservation and Biology*. – 2009. – Vol. 4, № 2. – P. 236–247.

Cabrera-Guzmán, E. Larger body size at metamorphosis enhances survival, growth and performance of young cane toads (*Rhinella marina*) / E. Cabrera-Guzmán, M. R. Crossland, G. P. Brown, R. Shine // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol. 8, e70121.

Cadeddu, G. Factors affecting variation in the reproductive investment of female treefrogs, *Hyla intermedia* / G. Cadeddu, S. Castellano // *Zoology*. – 2012. – Vol. 115, № 6. – P. 372–378.

Cahill, A. E. How does climate change cause extinction? / A. E. Cahill, M. E. Aiello-Lammens, M. C. Fisher-Reid, X. Hua, C. J. Karanewsky, H. Yeong Ryu, G. C. Sbeglia, F. Spagnolo, J. B. Waldron, O. Warsi, J. J. Wiens // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2012. – Vol. 280, № 1750. – P. 20121890.

Camargo, A. Seasonal activity and body size – fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay / A. Camargo, D. E. Naya, A. Canavero, I. Rosa da, R. Maneyro // *Annales Zoologici Fennici*. – 2005. – Vol. 42, № 5. – P. 513–521.

Castellano, S. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*) / S. Castellano, M. Cucco, C. Giacomina // *Copeia*. – 2004. – Vol. 2004, № 3. – P. 659–664.

Cayuela, H. The impact of severe drought on survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian / H. Cayuela, D. Arsovski, E. Bonnaire, R. Duguet, P. Joly, A. Besnard // *Ecosphere*. – 2016. – Vol. 7, №2. – P. e01246.

Cazelles, B. Wavelet analysis of ecological time series / B. Cazelles, M. Chavez, D. Berteaux, F. Ménard, J. O. Vik, S. Jenouvrier, N. C. Stenseth // *Oecologia*. – 2008. – Vol. 156, № 2. – P. 287–304.

Chelgren, N. D. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration / N. D. Chelgren, D. K. Rosenberg, S. S. Heppell, A. I. Gitelman // *Ecological Applications*. – 2006. – Vol. 16, № 1. – P. 250–261.

Chelgren, N. D. Effects of body size on the survival and timing of emigration of newly metamorphosed northern red-legged frogs / N. D. Chelgren. Diss. Master of Science Oregon State University. – 2003. – 119 p.

Chen, W. Higher pre-hibernation energy storage in anurans from cold environment : a case study on a temperate frog *Rana chensinensis* along broad latitudinal and altitudinal gradients / W. Chen, L. Zhang, X. Lu // *Annales Zoologici Fennici*. – 2011. – Vol. 48, № 4. – P. 214–220.

Cherdantsev, V. G. Mechanisms accounting for the pattern of fecundity formation in the frog, *Rana arvalis* Nilss. / V. G. Cherdantsev, S. M. Lyapkov, E. M. Cherdantseva // *Russian Journal of Zoology*. – 1997. – Vol. 1, № 1. – P. 30 – 40.

Cogălniceanu, D. Age and body size in populations of two syntopic spadefoot toads (genus *Pelobates*) at the limit of their ranges / D. Cogălniceanu, D. Roşioru, P. Székely, D. Székely, E. Buhaciuc, F. Stănescu, C. Miaud // *Journal of Herpetology*. – 2014. – Vol. 48, № 4. – P. 537–545.

Cogălniceanu, D. Variation in life history traits in *Bombina bombina* from the lower Danube floodplain / D. Cogălniceanu, C. Miaud // *Amphibia – Reptilia*. – 2004. – Vol. 25, №1. – P. 115–119.

Cogălniceanu, D. When males are larger than females in ectotherms: reproductive investment in the Eastern Spadefoot Toad *Pelobates syriacus* / D. Cogălniceanu, P. Székely, D. Székely, D. Roşioru, R. I. Băncilă, C. Miaud // *Copeia*. – 2013. – Vol. 2013, № 4. – P. 699–706.

Colliva, C. Struttura e dinamica di popolazioni di *Bombina pachypus* nell'Appennino romagnolo / C. Colliva, G. Stagni, S. Mazzotti, F. Zaccanti, R. Fal-

coni // Atti Del 6° Congresso Nazionale Della Societas Herpetologica Italica. – Roma: Le Scienze, 2007. – P. 61–70.

Corn, P. S. Amphibian breeding and climate change: importance of snow in the mountains / P. S. Corn // Conservation Biology. – 2003. – Vol. 17, № 2. – P. 622–625.

Corn, P. S. Climate change and amphibians / P. S. Corn // Animal Biodiversity and Conservation. – 2005. – Vol. 28, № 1. – P. 59–67.

Corn, P. S. Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles / P. S. Corn, R. B. Bury / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland. General Technical Report PNW-GTR-275. – 1990. – 34 p.

Corn, P. S. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation / P. S. Corn, E. Muths // Ecology. – 2002. – Vol. 83, № 11. – P. 2958–2963.

Crucitti, P. A review of phenological patterns of amphibians and reptiles in Central Mediterranean ecoregion / P. Crucitti // Phenology and Climate Change. Rijeka, Croatia : Open Access Publisher, University Campus STeP Ri Slavka Krautzelka, 2012. – P. 35–52.

Crump M. L. Energy accumulation and amphibian metamorphosis / M. L. Crump // Oecologia. – 1981. – Vol. 49, № 2. – P. 167–169.

Cummins, C. P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* / C. P. Cummins // Journal of Animal Ecology. – 1986. – Vol. 55, № 1. – P. 303–316.

Cummins, C. P. UV-B radiation, climate change and frogs – the importance of phenology / C. P. Cummins // Annales Zoologici Fennici. – 2003. – Vol. 40, № 1. – P. 61–67.

Di Cerbo, A. R. Are there real sexual morphometric differences in yellow-bellied toads (*Bombina* spp.; *Bombinatoridae*)? / A. R. Di Cerbo, C. M. Biancardi // Amphibia – Reptilia. – 2012. – Vol. 33, № 2. – P. 171–183.

Diaz-Paniagua, C. Variability in timing of larval season in an amphibian community in SW Spain / C. Diaz-Paniagua // Ecography. – 1992. – Vol. 15, № 3. – P. 267–272.

Drakulić, S. Population-specific effects of developmental temperature on body condition and jumping performance of a widespread European frog / S. Drakulić, H. Feldhaar, D. Lisičić, M. Mioč, I. Cizelj, M. Seiler, T. Spatz, M.-O. Rödel // *Ecology and Evolution*. – 2016. – Vol. 6, № 10. – P. 3115–1128.

Drobenkov, S. M. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. Vol. 10. The amphibians of Belarus / S. M. Drobenkov, R. V. Novitsky, L. V. Kosova, K. K. Ryzhevich, M. M. Pikulik. Sofia ; Moscow : Pensoft, 2005. – 168 p.

Džukić, G. Historical and contemporary ranges of the spadefoot toads *Pelobates* spp. (Amphibia: Anura) in the Balkan Peninsula / G. Džukić, V. Beškov, V. Sidorovska, D. Cogălniceanu, L. Kalezić // *Acta Zoologica Cracoviensia*. – 2005. – Vol. 48 A, № 1–2. – P. 1–9.

Earl, J. E. Are commonly used fitness predictors accurate? A meta-analysis of amphibian size and age at metamorphosis / J. E. Earl, H. H. Whiteman // *Copeia*. – 2015. – Vol. 103, № 2. – P. 297–309.

Earl, J. E. Reciprocal subsidies in ponds: does leaf input increase frog biomass export? / J. E. Earl, R. D. Semlitsch // *Oecologia*. – 2012. – Vol. 170, № 4. – P. 1077–1087.

Eggert, C. Safeguard of a spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) population: a french experience / C. Eggert, R. Guyetant // *Atti del terzo Convegno "Salvaguardia Anfibi"*, Lugano, 23-24 giugno 2000 – Cogecstre Ediz., Penne, 2002. – P. 47–52.

Eggert, C. Sex determination: the amphibian models / C. Eggert // *Reproduction, Nutrition, Development*. – 2004. – Vol. 44, № 6. – P. 539–549.

Erismis, U. C. Abundance, demography and population structure of *Pelophylax ridibundus* (Anura: Ranidae) in 26-August National Park (Turkey) / U. C. Erismis // *North-Western Journal of Zoology*. – 2011. – Vol. 7, №1. – P. 5–16.

Ficetola, G. F. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance / G. F. Ficetola, L. Maiorano // *Oecologia*. – 2016. – Vol. 181, № 3. – P. 683–693.

Ficetola, G. F. Offspring size and survival in the frog *Rana latastei*: from among-population to within-clutch variation / G. F. Ficetola, F. Bernardi de // *Bio-*

logical Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 97, № 4. – P. 845–853.

Fitzpatrick, L. C. Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians / L. C. Fitzpatrick // *American Zoologist*. – 1976. – Vol. 16, № 4. – P. 725–732.

Fu, J. A phylogeny of the high-elevation Tibetan megophryid frogs and evidence for the multiple origins of reversed sexual size dimorphism / J. Fu, C. J. Weadick, K. Bi // *Journal of Zoology*. – 2007. – Vol. 273, № 3. – P. 315–325.

Galloy, V. Detrimental effect of temperature increase on the fitness of an amphibian (*Lissotriton helveticus*) / V. Galloy, M. Denoël // *Acta Oecologica*. – 2010. – Vol. 36, № 2. – P. 179–183.

Gelder van, J. J. Sound Activity and Migration During the Breeding Period of *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *Rana esculenta* L. / J. J. Gelder van, H. C. M. Hoedemaekers // *Journal of Animal Ecology*. – 1971. – Vol. 40, № 3. – P. 559–568.

Gibbons, J. W. Terrestrial drift fences with pitfall traps: an effective technique for quantitative sampling of animal populations / J. W. Gibbons, R. D. Semlitsch // *Brimleyana*. – 1981. – Vol. 7. – P. 1–16.

Gibbons, M. M. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age / M. M. Gibbons, T. K. McCarthy // *Journal of Zoology*. – 1986. – Vol. 209, № 4. – P. 579–593.

Gibbs, J. P. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900 – 1999 / J. P. Gibbs, A. R. Breisch // *Conservation Biology*. – 2001. – Vol. 15, № 4. – P. 1175–1178.

Goater, C. P. Growth and survival of postmetamorphic toads: interactions among larval history, density, and parasitism / C. P. Goater // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75, № 8. – P. 2264–2274.

Gomez-Mestre, I. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species / I. Gomez-Mestre, M. Tejedo, F. Marangoni // *Amphibia – Reptilia*. – 2008. – Vol. 29, № 4. – P. 541–553.

Grafe, T. U. Reproductive energetics of the african reed frogs, *Hyperolius viridiflavus* and *Hyperolius marmoratus* / T. U. Grafe, R. Schmuck, K. E. Linsenmair // *Physiological Zoology*. – 1992. – Vol. 65, № 1. – P. 153–171.

Gramapurohit, N. P. Pattern of growth and utilization of abdominal fat bodies during larval development and metamorphosis in five South Indian anurans / N. P. Gramapurohit, B. A. Shanbhad, S. K. Saidapur // *Current Science*. – 1998. – Vol. 75, № 11. – P. 1188–1192.

Grant, R. A. The lunar cycle: a cue for amphibian reproductive phenology? / R. A. Grant, E. A. Chadwick, T. Halliday // *Animal Behavior*. – 2009. – Vol. 78, № 2. – P. 349–357.

Gray, M. J. Influence of land use on postmetamorphic body size of playa lake amphibians / M. J. Gray, L. M. Smith // *Journal of Wildlife Management*. – 2005. – Vol. 69, № 2. – P. 515–524.

Green, D. M. Body size varies with abundance, not climate, in an amphibian population / D. M. Green, J. Middleton // *Ecography*. – 2013. – Vol. 36, № 8. – P. 947–955.

Green, D. M. Implications of female body-size variation for the reproductive ecology of an anuran amphibian / D. M. Green // *Ethology, Ecology and Evolution*. – 2015. – Vol. 27, № 2. – P. 173–184.

Guarino, F. M. A skeletochronological analysis of three syntopic amphibian species from southern Italy / F. M. Guarino, F. Angelini, M. Cammarota // *Amphibia – Reptilia*. – 1995. – Vol. 16, № 3. – P. 297–302.

Gunzburger, M. S. Reproductive ecology of the green treefrog (*Hyla cinerea*) in Northwestern Florida / M. S. Gunzburger // *American Midland Naturalist*. – 2006. – Vol. 155, № 2. – P. 321–328.

Hammer, O. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Paleontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4, № 1. – 9 p.

Han, X. Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis / X. Han, J. Fu // *BMC Evolutionary Biology*. – 2013. – Vol. 13, № 1. – P. 1–12.

Harper, E. B. Density dependence in the terrestrial life history stage of two anurans / E. B. Harper, R. D. Semlitsch // *Oecologia*. – 2007. – Vol. 153, № 4. – P. 879–889.

Hartel, T. Breeding phenology and spatio-temporal dynamics of pond use by the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) population: the importance of pond availability and duration / T. Hartel, S. Nemes, G. Mara // *Acta Zoologica Lituonica*. – 2007 a. – Vol. 17, № 1. – P. 56–63.

Hartel, T. The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review / T. Hartel, I. Sas, A. Pernetta, I. C. Geltsch // *North-Western Journal of Zoology*. – 2007 b. – Vol. 3, № 2. – P. 127–145.

Hartel, T. The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review / T. Hartel, I. Sas, A. Pernetta, I. C. Geltsch // *North-Western Journal of Zoology*. – 2007. – Vol. 3, № 2. – P. 127–145.

Hartmann, M. T. Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil / M. T. Hartmann, P. A. Hartmann, C. F. Had-dad // *Iheringia. Série Zoologia*. – 2010. – Vol. 100, № 3. – P. 207–215.

Hels, T. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus* / T. Hels // *Ecography*. – 2002. – Vol. 25, № 3. – P. 303–313.

Hocking, D. J. Breeding and recruitment phenology of amphibians in Missouri oak-hickory forests / D. J. Hocking, T. A. G. Rittenhouse, B. B. Rothermel, J. R. Johnson, C. A. Conner, E. B. Harper, R. D. Semlitsch // *American Midland Naturalist*. – 2008. – Vol. 160, № 1. – P. 41–60.

Hulin, V. Temperature-dependent sex determination and global change: are some species at greater risk? / V. Hulin, V. Delmas, M. Girondot, M. H. Godfrey, J.-M. Guillon // *Oecologia*. – 2009. – Vol. 160, № 3. – P. 493–506.

Ibanez, I. Forecasting phenology under global warming / I. Ibanez, R. B. Primack, A. J. Miller-Rushing, E. Ellwood, H. Higuchi, S. D. Lee, H. Kobori, J. A. Sillander // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2010. – Vol. 365, № 1555. – P. 3247–3260.

Iela, L. Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta*: Annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma / L. Iela, M. Milone, M. F. Caliendo, R. K. Rastogi, G. Chieffi // *Bolletino di zoologia*. – 1979. – Vol. 46, № 1 – 2. – P. 11–16.

Indermaur, L. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and growth rate at metamorphosis / L. Indermaur, B. R. Schmidt, K. Tockner, M. Schaub // *Oecologia*. – 2010. – Vol. 163, № 3. – P. 637–649.

Ishchenko, V. G. The measurement of reproductive effort in amphibians / V. G. Ishchenko // *Russian Journal of Herpetology*. – 2003. – Vol. 10, № 3. – P. 207–212.

Ivanova, N. L. Demographic features of populations of the marsh frog (*Rana ridibunda* Pall.) introduced into water bodies of the Middle Urals / N. L. Ivanova, O. A. Zhigalski // *Russian Journal of Ecology*. – 2011. – Vol. 42, № 5. – P. 400–406.

Jaafar, I. H. Correlations of reproductive parameters of two tropical frogs from Malaysia / I. H. Jaafar, A. Ismail, A.-R. Kurais // *Asiatic Herpetological Research*. – 1999. – Vol. 8, № 1. – P. 48–52.

Jahn, K. Der Einfluß von Körpergröße, Körpermasse und Alter auf die Laichmasse von *Pelobates fuscus*-Weibchen / K. Jahn // *Zeitschrift für Feldherpetologie*. – 1998. – Bd. 5, № 1. – S. 71–80.

Jakob, C. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology / C. Jakob, G. Poizat, M. Veith, A. Seitz, A. J. Crivelli // *Hydrobiologia*. – 2003. – Vol. 499, № 1–3. – P. 51–61.

Jönsson, K. I. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient / K. I. Jönsson, G. Herczeg, R. B. O'Hara, F. Söderman, A. F. H. ter Schure, P. Larsson, J. Merilä // *Ecography*. – 2009. – Vol. 32, № 5. – P. 831–839.

Jørgensen, C. B. Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.) compared with cycles in other temperate zone anurans / C. B. Jørgensen, L. O. Larsen, B. Lofts // *Biol. Skrift. K. Danske Videns. Selskab*. – 1979. – Vol. 22, № 1. – P. 1–37.

Jørgensen, C. B. Growth and reproduction / C. B. Jørgensen. // *Environmental Physiology of the Amphibians*. – Chicago: The University of Chicago Press, 1992. – P. 439–466.

Jørgensen, C. B. Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number and size of eggs / C. B. Jørgensen // *Journal of Zoology*. – 1981. – Vol. 195, № 4. – P. 449–458.

Juszczyk, W. Płazy i gady Krajowe. – Warszawa : PWN, 1974. – 721 s.

Kanamadi, R. D. Annual changes in the fat body of the male toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) inhabiting the tropical zone of South India / R. D. Kanamadi, S. K. Saidapur, N. U. Bhuttewadkar, S. M. Yamakanamaradi // Proc. Indian natn. Sci. Acad. – 1989. – Vol. 55, № 4. – P. 261–264.

Kaplan, R. H. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis* / R. H. Kaplan // Oecologia. – 1987. – Vol. 71, № 2. – P. 273–279.

Katsikaros, K. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection / K. Katsikaros, R. Shine // Biological Journal of the Linnean Society. – 1997. – Vol. 60, № 1. – P. 39–51.

Ketola, T. Can evolution of sexual dimorphism be triggered by developmental temperatures? Sexual dimorphism and temperature variation / T. Ketola, T. N. Kristensen, V. M. Kellermann, V. Loeschcke // Journal of Evolutionary Biology. – 2012. – Vol. 25, № 5. – P. 847–855.

Klaus, S. P. Changes in breeding phenology of eastern Ontario frogs over four decades / S. P. Klaus, S. C. Loughheed // Ecology and Evolution. – 2013. – Vol. 3, № 4. – P. 835–845.

Koskela, P. The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland / P. Koskela, S. Pasanen // Aquilo (Zool.). – 1975. – Vol. 16, № 1. – P. 1–12.

Kowalewski, L. Observations on the phaenology and ecology of Amphibia in the region of Częstochowa / L. Kowalewski // Acta Biologica Cracoviensia. Ser. Zoologia. – 1974. – Vol. 19, №3. – P. 391–460.

Kuramoto, M. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians / M. Kuramoto // Evolution. – 1978. – Vol. № 2. – P. 287–296.

Kusano, T. Factors affecting the breeding activity of the japanese common toad, *Bufo japonicus formosus* (Amphibia: Bufonidae) with special reference to the lunar cycle / T. Kusano, T. Miura, S. Terui, K. Maruyama // Current Herpetology. – 2015. – Vol. 34, № 2. – P. 101–111.

Kyriakopoulou-Sklavounou, P. Annual ovarian cycle in the frog, *Rana ridibunda*, in Northern Greece / P. Kyriakopoulou-Sklavounou, N. Loumbourdis // Journal of Herpetology. – 1990. – Vol. 24, №2. – P. 185–191.

Lai, S.-J. Elevational variation in reproductive and life history traits of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger, 1909 in Taiwan / S.-J. Lai, Y.-C. Kam, Y.-S. Lin // Zoological Studies – Taipei. – 2003. – Vol. 42, № 1. – P. 193–202.

Lardner, B. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* / B. Lardner, J. Loman // Oecologia. – 2003. – Vol. 137, № 4. – P. 541–546.

Lavergne, S. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities / S. Lavergne, N. Mouquet, W. Thuiller, O. Ronce // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2010. – Vol. 41, № 1. – P. 321–350.

Leary, C. J. Steroid hormone profiles and relative body condition of calling and satellite toads: implications for proximate regulation of behavior in anurans / C. J. Leary, T. S. Jessop, A. M. Garcia, R. Knapp // Behavioural Ecology. – 2004. – Vol. 15, № 2. – P. 313–320.

Liao, W. B. Geographic variation in life-history traits: growth season affects age structure, egg size and clutch size in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*) / W. B. Liao, Y. Luo, S. L. Lou, D. Lu, R. Jehle // Frontiers in Zoology. – 2016. – Vol. 13. № 6. – P. 1–9.

Liedtke, H. C. Interspecific patterns for egg and clutch sizes of African Bufonidae (Amphibia: Anura) / H. C. Liedtke, H. Müller, J. Hafner, P. Nagel, S. P. Loader // Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology. – 2014. – Vol. 253, № 4. – P. 309–315.

Lips K. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog / K. Lips // Oecologia. – 2001. – Vol. 128, № 4. – P. 509–518.

Loman, J. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration / J. Loman // Amphibia – Reptilia. – 1999. – Vol. 20, № 4. – P. 421–430.

Loman, J. Local variation in *Rana temporaria* egg and clutch size: adaptation to pond drying? / J. Loman // *Alytes*. – 2001. – Vol. 19, № 1. – P. 45–52.

Loman, J. Primary and secondary phenology. Does it pay a frog to spawn early? / J. Loman // *Journal of Zoology*. – 2009. – Vol. 279, № 1. – P. 64–70.

Loman, J. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field / J. Loman // *Journal of Zoology*. – 2002. – Vol. 258, № 1. – P. 115–129.

Loumbourdis, N. S. Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in Northern Greece / N. S. Loumbourdis, P. Kyriakopoulou-Sklavounou // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. – 1991. – Vol. 99, № 4. – P. 577 – 583.

Lovich, J. E. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism / J. E. Lovich, J. W. Gibbons // *Growth, Development and Aging*. Vol. 56. P. 269–281.

Luiselli, L. Contrasted influences of moon phases on the reproduction and movement patterns of four amphibian species inhabiting different habitats in central Italy / L. Luiselli, M. D'Amen, L. Vignoli, M. A. Bologna, F. Della Rocca // *Amphibia – Reptilia*. – 2014. – Vol. 35, № 2. – P. 247–254.

Lyapkov, S. M. Variation structure of the reproductive characteristics in *Rana temporaria* and their relationship with size and age of the frog / S. M. Lyapkov, M. B. Kornilova, A. S. Severtsov // *Entomological Review*. – 2002. – Vol. 82, Suppl. 2. – P. 5275–5289.

Mayer, M. Composition of twenty green frog populations (*Pelophylax*) across Bavaria, Germany / M. Mayer, O. Hawlitschek, A. Zahn, F. Glaw // *Salamandra*. – 2013. – Vol. 49, № 1. – P. 31–44.

Middleton, J. Adult age-structure variability in an amphibian in relation to population decline / J. Middleton, D. M. Green // *Herpetologica*. – 2015. – Vol. 71, № 3. – P. 190–195.

Mirabile, M. The reproduction of the Apennine yellow-bellied toad (*Bombina pachypus*) in central Italy / M. Mirabile, M. Melletti, A. Venchi, M. A. Bologna //

Amphibia – Reptilia. – 2009. – Vol. 30, № 3. – P. 303–312.

Mitchell, J. C. Filling gaps in life-history data: clutch sizes for 21 species of north american anurans / J. C. Mitchell, C. A. Pague // *Herpetological Conservation and Biology*. – 1994. – Vol. 9, № 3. – P. 495–501.

Møller, A. P. Environmental indicators of climate change: phenological aspects / A. P. Møller // *Environmental Indicators* / eds. R. H. Armon, O. Hänninen. Dordrecht : Springer Netherlands, 2015. – P. 39–49.

Monnet, J. M. Sexual size dimorphism in anurans / J. M. Monnet, M. I. Cher-ry // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 2002. – Vol. 269, № 1507. – P. 2301–2307.

Monroe, M. J. Sexual size dimorphism is not associated with the evolution of parental care in frogs / M. J. Monroe, S. H. Alonzo // *Ecology and Evolution*. – 2014. – Vol. 4, № 20. – P. 4001–4008.

Morey, S. V. Pool duration influences age and body mass at metamorphosis in the western spadefoot toad: implications for vernal pool conservation / S. V. Morey // *Ecology, conservation, and management of vernal pool ecosystems : Proceedings from a 1996 Conference*. C. W. Witham, E. T. Bauder, D. Belk, W. R. Ferren Jr., and R. Ornduff (Eds). Sacramento : California Native Plant Society, 1998. – P. 86–91.

Morrison, C. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review / C. Morrison, J.-M. Hero // *Journal of Animal Ecology*. – 2003. – Vol. 72, № 2. – P. 270–279.

Nali, R. C. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs / R. C. Nali, K. R. Zamudio, C. F. B. Haddad, C. P. A. Prado // *American Naturalist*. – 2014. – Vol. 184, № 6. – P. 727–740.

Nicoara, A. Surveying an isolated population of *Pelobates fuscus* (Anura, Amphibia) in the Urban Area of the Town of Iasi (Romania) / A. Nicoara, M. Nicoara // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. – 2008. – Vol. 37, Suppl. 1. – P. 56–115.

Nöllert, A. Die knoblauchkröte *Pelobates fuscus*. / A. Nöllert. – Wittenberg, Lutherstadt: Ziemsen, 1990. – 144 S.

Nöllert, A. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – Knoblauchkröte / A. Nöllert, K. Grossenbacher, H. Lauscher // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 5/I. Froschlurche (Anura) I (Alytidae, Bombinatoridae, Pelodytidae, Pelobatidae). – Wiebelsheim : Aula-Verlag, 2012. – S. 465–562.

Ogielska, M. Pattern and rate of ovary differentiation with reference to somatic development in anuran amphibians / M. Ogielska, A. Kotusz // Journal of Morphology. – 2004. – Vol. 259, № 1. – P. 41–54.

Orizaola, G. Intraspecific variation of temperature-induced effects on metamorphosis in the pool frog (*Rana lessonae*) / G. Orizaola, A. Laurila // Canadian Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 87, № 7. – P. 581–588.

Orizaola, G. Larval life history and anti-predator strategies are affected by breeding phenology in an amphibian / G. Orizaola, E. Dahl, A. G. Niecieza, A. Laurila // Oecologia. – 2012. – Vol. 171, № 4. – P. 873–881.

Pacifici, M. Assessing species vulnerability to climate change / M. Pacifici, W. B. Foden, P. Visconti, J. E. M. Watson, S. H. M. Butchart, K. M. Kovacs, B. R. Scheffers, D. G. Hole, T. G. Martin, H. R. Akçakaya, R. T. Corlett, B. Huntley, D. Bickford, J. A. Carr, A. A. Hoffmann, G. F. Midgley, P. Pearce-Kelly, R. G. Pearson, S. E. Williams, S. G. Willis, B. Young, C. Rondinini // Nature Climate Change. – 2015. – Vol. 5, № 3. – P. 215–224.

Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change / C. Parmesan // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2006. – Vol. 37, № 1. – P. 637–669.

Paton, P. W. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies / P. W. Paton, W. B. Crouch // Conservation Biology. – 2002. – Vol. 16, № 1. – P. 194–204.

Polis, G. A. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs / G. A. Polis, W. B. Anderson, R. D. Holt // Annual review of ecology and systematic. – 1997. Vol. 28. – P. 289–316.

Ponsero, A. Clutch size, egg survival and migration distance in the agile frog (*Rana dalmatina*) in a floodplain / A. Ponsero, P. Joly // Archiv fur Hydrobiologie. –

1998. – Vol. 142, № 3. – P. 343–352.

Prado, C. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil / C. Prado, C. F. Haddad // *Herpetological Journal*. – 2005. – Vol. 15, № 3. – P. 181–189.

Pramoda, S. Annual changes in the somatic weight, hypophysial gonadotrophs, ovary, oviduct and abdominal fat bodies in the Indian bull frog, *Rana tigerina* / S. Pramoda, S. K. Saidapur // *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.* – 1984. – Vol. 50, № 5. – P. 490–499.

Radojičić, J. M. Sexual dimorphism in fire-bellied toads *Bombina* spp. from the Central Balkans J. M. Radojičić, D. D. Cvetković, L. M. Tomović, G. V. Džukić, M. Kalezić // *Folia Zoologica*. – 2002. – Vol. 51, № 2. – P. 129–140.

Rafińska, A. Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura: Discoglossidae): egg size, clutch size and larval period length differences / A. Rafińska // *Biological Journal of Linnean Society*. – 1991. – Vol. 43, № 3. – P. 191–210.

Räsänen, K. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* / K. Räsänen, F. Söderman, A. Laurila, J. Merilä // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89, № 9. – P. 2553–2562.

Räsänen, K. Maternal investment in egg size: environment and population-specific effects on offspring performance / K. Räsänen, A. Laurila, J. Merilä // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 142, № 4. – P. 546–553.

Reading, C. G. The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo* / C. G. Reading, R. T. Clarke // *Oecologia*. – 1995. – Vol. 102, № 4. – P. 453–459.

Reading, C. J. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo* / C. J. Reading // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 117, № 4. – P. 469–475.

Reading, C. J. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship / C. J. Reading // *Oecologia*. – 2007. – Vol. 151, № 1. – P. 125–131.

Reading, C. J. Egg production in the Common toad, *Bufo bufo* / C. J. Reading // Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 208, № 1. – P. 99–107.

Reger, K. J. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois / K. J. Re-gester, K. R. Lips, M. R. Whiles // Oecologia. – 2006. – Vol. 147, № 2. – P. 303–314.

Richter-Boix, A. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient / A. Richter-Boix, G. A. Llorente, A. Montori // Evolutionary Ecology Research. – 2006 b. – Vol. 8, № 6. – P. 1139–1154.

Richter-Boix, A. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area / A. Richter-Boix, G. A. Llorente, A. Montori // Amphibia – Reptilia. – 2006 a. – Vol. 27, № 4. – P. 549–559.

Richter-Boix, A. Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus* / A. Richter-Boix, G. A. Llorente, A. Montori // Evolutionary Ecology Research. – 2006 c. – Vol. 8, № 2. – P. 309–320.

Roşioru, D. Population structure of two syntopic spadefoot toads (genus *Pelobates*) at the limit of their ranges / D. Roşioru, P. Székely, D. Székely, E. Buhaciuc, P. Stănescu, C. Miaud, D. Cogălniceanu // Ecology and Evolution of Southeastern Europe and the Eastern Mediterranean / International Congress on the Zoogeography. Athens : Hellenic Zoolocal Society, 2012. – P. 153.

Rot-Nikčević, I. Sexual size dimorphism and life history traits of two european spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry / I. Rot-Nikčević, V. Sidorovska, G. Džukić, M. L. Kalezić // Annales, Series Historia Naturalis. – 2001. – Vol. 11, № 1. – P. 107–120.

Roznik, E. A. Does waterproofing thermochron iButton dataloggers influence temperature readings? / E. A. Roznik, R. A. Alford // Journal of Thermal Biology. – 2012. – Vol. 37, № 4. – P. 260–264.

Ryan, T. J. Effects of hydroperiod on metamorphosis in *Rana sphenoccephala* / T. J. Ryan, C. T. Winne // American Midland Naturalist. – 2001. – Vol. 145, № 1. – P.46–53.

Ryser, J. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria* / J. Ryser // *Oecologia*. – 1989. – Vol. 78, № 2. – P. 264–268.

Salvidio, S. Stability and annual return rates in amphibian populations / S. Salvidio // *Amphibia – Reptilia*. – 2011. – Vol. 32, № 1. – P. 119–124.

Savage, R. M. The burrowing and emergence of the spade-foot toad, *Pelobates fuscus fuscus* Wagler / R. M. Savage // *Proc. of the Zoological Society of London*. – 1942. – Vol. 112, № 1–2. – P. 21–35.

Scali, S. Biology aspects in a population of *Pelobates fuscus insubricus* Cornalia, 1873 (Anura: Pelobatidae) / S. Scali, A. Gentili // *Herpetozoa*. – 2003. – Vol. 16, № 1/2. – P. 51–60.

Schäuble, C. S. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii* / C. S. Schäuble // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2004. – Vol. 82, № 1. – P. 39–56.

Schmidt, B. R. Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo* / B. R. Schmidt, B. R. Anholt // *Amphibia – Reptilia*. – 1999. – Vol. 20, № 1. – P. 97–108.

Schmidt, B. R. From metamorphosis to maturity in complex life cycles: equal performance of different juvenile life history pathways / B. R. Schmidt, W. Hödl, M. Schaub // *Ecology*. – 2012. – Vol. 93, № 3. P. 657 – 667.

Schonert, B. Vergleichende Untersuchungen an einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus*) unter geänderten Landnutzungsbedingungen im Norden von Berlin / B. Schonert // *Rana*. – 2008. – Bd. 5, № 2. – S. 161–179.

Schwartz, M. D. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere / M. D. Schwartz, R. Ahas, A. Aasa // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12, № 2. – P. 343–351.

Scott, D. E. Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival / D. E. Scott, E. D. Casey, M. D. Donovan, T. K. Lynch // *Oecologia*. – 2007. – Vol. 153, № 3. – P. 521–532.

Scott, W. A. Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria* / W. A. Scott, D. Pithart, J. K. Adamson // Journal of Herpetology. – 2008. – Vol. 42, № 1. – P. 89–96.

Seimon, T. Global warming from a frog's perspective: a call for immediate action / T. Seimon // Acta Zoológica Lilloana. – 2010. – Vol. 54, № 1–2. – P. 3–10.

Semlitch R. D. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians / R. D. Semlitch // Journal of Wildlife Management. – 2007. – Vol. 72, № 1. – P. 260–267.

Seymour, R. S. Energy Metabolism of Dormant Spadefoot Toads (Scaphiopus) / R. S. Seymour // Copeia. – 1973. – Vol. 1973, № 3. – P. 435–445.

Shine, R. Sexual Selection and Sexual Dimorphism in the Amphibia / R. Shine // Copeia. – 1979. – Vol. 1979, № 2. – P. 297–306.

Shine, R. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model / R. Shine // American Naturalist. – 1988. – Vol. 131, № 1. – P. 124–131.

Shirose, L. J. Age structure, mortality, and longevity in syntopic populations of three species of ranid frogs in central Ontario / L. J. Shirose, R. J. Brooks // Canadian Journal of Zoology. – 1995. – Vol. 73, № 10. – P. 1878–1886.

Smith, C. L. Seasonal changes in blood sugar, fat bodies, liver glycogen and gonads in the common frog, *Rana temporaria* / C. L. Smith // Journal of Experimental Biology. – 1950. – Vol. 26, № 4. – P. 412–429.

Smith, D. C. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis / D. C. Smith // Ecology. – 1987. – Vol. 68, № 2. – P. 344–350.

Sparks, T. H. Is spring getting earlier? / T. H. Sparks, R. J. Smithers // Weather. – 2002. – Vol. 57, № 5. – P. 157–166.

Sparks, T. Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom / T. Sparks, P. Tryjanowski, A. Cooke, H. Crick, S. Kuzniak // Climate Research. – 2007. – Vol. 34, № 2. – P. 93–98.

Stuart, S. N. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide / S. N. Stuart, J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, D. L. Fischman, R. W. Waller // Science. – 2004. – Vol. 306, № 5702. – P. 1783–1786.

Sutton, R. What does global mean temperature tell us about local climate? / R. Sutton, E. Suckling, E. Hawkins // Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences. – 2015. – Vol. 373, № 2054. – P. 1–14.

Székely, P. The incidence of mutilations and malformations in a population of *Pelobates fuscus* / P. Székely, Sz. Nemes // Russian Journal of Herpetology. – 2003. – Vol. 10, №2. – P. 145–148.

Terhivuo, J. Phenology of spawning for the common frog (*Rana temporaria* L.) in Finland from 1846 to 1986 / J. Terhivuo // Annales Zoologici Fennici. – 1988. – Vol. 25, № 2. – P. 165–175.

Tobias, M. Zur Populationsökologie von Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) aus unterschiedlichen Agrarökosystemen / M. Tobias Diss. Dr. der. nat. sci. – Braunschweig. – 2000. – S. 103–122.

Todd, B. D. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community / B. D. Todd, D. E. Scott, J. H. K. Pechmann, J. W. Gibbons // Proc. of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2011. – Vol. 278, № 1715. – P. 2191–2197.

Todd, B. D. Ontogenetic and interspecific variation in timing of movement and responses to climatic factors during migrations by pond-breeding amphibians / B. D. Todd, C. T. Winne // Canadian Journal of Zoology. – 2006. – Vol. 84, № 6. – P. 715–722.

Tomavsević, N. Effect of climatic conditions on post-hibernation body condition and reproductive traits of *Bufo bufo* females / N. Tomavsević, D. Cvetković, I. Aleksić, J. Crnobrnja-Isailović // Archives of Biological Sciences. – 2007. – Vol. 59, № 3. – P. 51–52.

Torrence, C. A practical guide to wavelet analysis / C. Torrence, G. P. Compo // Bull. American Meteorological Society. – 1998. – Vol. 79, № 1. – P. 61–78.

Tryjanowski P. Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978 – 2002 / P. Tryjanowski, M. Rybacki, T. Sparks // Annales Zoologici Fennici. – 2003. – Vol. 40, № 6. – P. 459–464.

Unglaub, B. Linking habitat suitability to demography in a pond-breeding amphibian [electronical resource] / B. Unglaub, S. Steinfartz, A. Drechsler, B. R. Schmidt // *Frontiers in Zoology* – 2015. – Vol. 12. – № 9.

Valenzuela-Sánchez, A. Geographic body size variation in ectotherms: effects of seasonality on an anuran from the southern temperate forest [electronical resource] / A. Valenzuela-Sánchez, A. A. Cunningham, C. Soto-Azat // *Frontiers in Zoology*. – 2015. – Vol. 12. – № 37.

Vasseur, D. A. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming / D. A. Vasseur, J. P. DeLong, B. Gilbert, H. S. Greig, C. D. G. Harley, K. S. McCann, V. Savage, T. D. Tunney, M. I. O'Connor // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2014. – Vol. 281, № 1779. – P. 20132612.

Vonesh, J. R. Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators / J. R. Vonesh, K. M. Warkentin // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87, № 3. – P. 556–562.

Wallece, H. Amphibian sex determination and sex reversal / H. Wallece, G. M. I. Badawy, B. M. N. Wallace // *Cellular and Molecular Life Science*. – 1999. – Vol. 55, № 5–6. – P. 901–909.

Walpole, A. A. Community-level response to climate change: shifts in anuran calling phenology / A. A. Walpole, J. Bowman, D. C. Tozer, D. S. Badzinski // *Herpetological Conservation and Biology*. – 2012. – Vol. 7, № 2. – P. 249–257.

Weddelling, K. Egg size versus clutch size: variation and trade-off in reproductive output of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in a pond near Bonn (Germany) / K. Weddelling, G. Bosbach, M. Hachtel, U. Sander, P. Schmidt, D. Tarkhnishvili // *Herpetologia Petropolitana*. – 2003. P. 238 – 240.

Wells, K. D. The ecology and behavior of amphibians / K. D. Wells. – Chicago : University of Chicago Press, 2007. – 1162 p

Wiener, A. K. Phänologie und Wanderverhalten einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti, 1768) auf der Wiener Donauinsel – ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989 – 1995 / A. K. Wiener // *Stapfia*. – 1997. – Bd. 51, № 2. – S. 151–164.

Woolbright, L. L. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia / L. L. Woolbright // American Naturalist. – 1983. – Vol. 121, № 1. – P. 110–119.

Yermokhin, M. V. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast) / M. V. Yermokhin, V. G. Tabachishin, G. A. Ivanov // Biology Bulletin. – 2015. – Vol. 42, № 10. – P. 931–936.

Zhelev, Z. Colour polymorphism, sex ratio and age structure in the populations of *Pelophylax ridibundus* and *Pseudepidalea viridis* (Amphibia: Anura) from anthropogenically polluted biotopes in southern Bulgaria and their usage as bioindicators // Z. Zhelev, A. Arnaudov, P. Boyadzhiev // Trakia Journal of Sciences. – 2014. – Vol. 12, № 1. – P. 1–12.