

Фенология начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий (Anura, Amphibia) в долинах рек Саратовского Правобережья

© 2024. М. В. Ермохин¹, к. б. н., доцент,
В. Г. Табачишин², к. б. н., доцент, с. н. с.,

¹Саратовский национальный исследовательский
государственный университет имени Н. Г. Чернышевского,
410012, Россия, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83,

²Саратовский филиал Института проблем экологии
и эволюции имени А. Н. Северцова Российской академии наук,
410028, Россия, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24,
e-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Проанализирована внутривековая динамика даты начала нерестовых миграций трёх наиболее многочисленных видов бесхвостых амфибий (чесночница Палласа – *Pelobates vespertinus*, жерлянка краснобрюхая – *Bombina bombina* и лягушка озёрная – *Pelophylax ridibundus*). Исследование выполнено на примере локальных популяций в долине среднего течения р. Медведица (бассейн Дона, Саратовская область). Установлено, что в период с 1892 по 2023 гг. на фоне потепления климата у каждого из изученных видов произошло смещение фенологической нормы этой фазы годового цикла на более ранние сроки в среднем на 7 суток. К 2023 г. фенологическая норма начала нерестовых миграций у *P. vespertinus* была 14 апреля, у *B. bombina* – 21 апреля, а у *P. ridibundus* – 22 апреля. Кроме того, скорость изменения этого фенологического параметра у модельных видов также оказалась сходной – около 8 сут./100 лет. Обсуждены возможные последствия трансформации весенней фенологии бесхвостых амфибий в связи с установленными изменениями.

Ключевые слова: *Pelobates vespertinus*, *Bombina bombina*, *Pelophylax ridibundus*, фенология, нерестовые миграции.

Phenology of the spawning migration start dates of anuran amphibians (Anura, Amphibia) in the river valleys of Saratov Right Bank region

© 2024. M. V. Yermokhin¹ ORCID: 0000-0001-6377-6816[†]
V. G. Tabachishin² ORCID: 0000-0002-9001-1488[†]

¹Saratov State University,
83, Astrakhanskaya St., Saratov, Russia, 410012,

²Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences,
24, Rabochaya St., Saratov, Russia, 410028,
e-mail: tabachishinvg@sevin.ru

The intra-century dynamics of the spawning migrations start of the three most numerous species of anuran amphibians (*Pelobates vespertinus*, *Bombina bombina* and *Pelophylax ridibundus*) was analyzed. Local populations of the above anurans in the valley of the middle course of the Medveditsa River (Don Basin, Saratov region) were the object of the study. From 1892 to 2023 the phenological norm of this phase of the annual cycle shifted to earlier dates by an average of 7 days for each species in a climate warming. By 2023, the phenological norm of the spawning migration start of *P. vespertinus*, *B. bombina* and *P. ridibundus* was April 14, April 21, and April 22, respectively. In addition, the change rate of this phenological parameter in the model species was similar as well, about 8 days/100 years. The absolute value of the phenological norm change, as well as the rate of its transformation, is comparable among the three species of anuran amphibians, despite any differences in their thermobiological characteristics. The early snow clearance in the Northern Lower Volga region may be one of the reasons for shifting the start dates of amphibian spawning migrations to earlier dates. The continued phenological changes in the spring phase of the annual cycle require continued monitoring of this process. This will allow forming scientifically based forecasts of local population dynamics in the future. Possible consequences of this transformation of the spring phenology of anuran amphibians are increased probability of metamorph survival in low water availability in the floodplain, and spawning migration development in the false spring scenario and susceptibility to return cold weather. This is discussed in relation to the changes identified.

Keywords: *Pelobates vespertinus*, *Bombina bombina*, *Pelophylax ridibundus*, phenology, spawning migrations.

Глобальная трансформация климата во второй половине XX – в начале XXI вв. формирует тенденции изменения комплекса метеорологических условий на севере Нижнего Поволжья. Наблюдаемое сокращение продолжительности холодного периода года обусловлено в большей степени ранним потеплением в весенний период. Наряду с сокращением высоты снежного покрова этот фактор определяет его таяние в более ранние сроки. Раннее потепление весной обуславливает временные сдвиги в фенологических явлениях репродуктивного периода пойкилотермных животных, в том числе бесхвостых амфибий [1–6]. Многие виды бесхвостых амфибий демонстрируют значительное смещение календарных дат окончания зимовки и начала нерестовых миграций [7–8]. Учитывая возможность негативных последствий таких сдвигов [9], способных вести к деградации популяций рано нерестящихся видов бесхвостых амфибий, необходимо обобщение фенологических данных в пределах длительных временных промежутков в условиях конкретного региона.

Цель работы – установить закономерности динамики начала нерестовых миграций трёх видов бесхвостых амфибий (чесночница Палласа, жерлянка краснобрюхая и лягушка озёрная) в Саратовском Правобережье.

Объекты и методы исследования

Сбор материала для данного исследования включал два этапа. В течение первого этапа с последней декады марта по вторую декаду мая 2009–2023 гг. проводили полевые исследования, выполняя анализ сезонной динамики прибытия половозрелых особей трёх видов бесхвостых амфибий (чесночница Палласа – *Pelobates vespertinus*, жерлянка краснобрюхая – *Bombina bombina* и лягушка озёрная – *Pelophylax ridibundus*) на нерестилища озера Садок, расположенного в пойме среднего течения р. Медведицы (Саратовская область, Лысогорский район, окрестности с. Урицкое: оз. Садок (51°21'31" с. ш., 44°48'11" в. д.). В совокупности эти три вида составляли более 99% численности нерестового сообщества бесхвостых амфибий.

Учёты амфибий проводили методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами [10, 11], которые устанавливали вокруг исследуемого водоёма в период схода снежного покрова до начала нерестовых миграций. Применяли метод частичного огораживания нерестовых водоёмов. Было установлено не

менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый [12]. Ловчие цилиндры осматривали ежедневно один раз в сутки в утренние часы.

Измерения температуры воздуха проводили логгерами DT-172 (CEM Instruments India Pvt. Ltd., Kolkata, India), установленными в тени на уровне почвы не далее 50 м от озера, с точностью до 0,1 °С. Температуру воды в водоёме определяли с точностью до 0,5 °С с помощью трёх термохронов iButton DS1921-F5 s (Maxim Integrated Products, Inc., San Jose, CA, USA), установленных на глубине 0,5 м от поверхности воды. Измерения температуры воздуха и воды производили круглосуточно в течение всего периода наблюдений с интервалом 3 ч.

В течение второго этапа исследований для периода 1892–2008 гг. проводили реконструкцию температуры воды и почвы на глубине зимовки амфибий, рассчитывая её на основе фактических значений температуры воздуха. Для расчётов метеорологических параметров (среднесуточная температура воздуха, температура воды на нерестилищах и почвы на глубине зимовки чесночниц) использовали данные по метеостанции Октябрьский Городок (WMO ID 34163): для периода с 1892 по 1965 гг. из архива погоды (http://thermograph.ru/mon/st_34163.htm) и архивные данные 8-строчных наблюдений погоды в 1966–2023 гг. (специализированные массивы для климатических исследований ВНИИГМИ-МЦД, <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>).

Для бесхвостых амфибий характерно видоспецифичное пороговое значение температуры среды, при котором возможен выход особей из состояния оцепенения и начало активности [13]. Установлено, что для *P. vespertinus* такое пороговое значение температуры среды составляет 4,5 °С, для *B. bombina* – 7,9 °С, а, по уточнённым данным, для *P. ridibundus* – 8,0 °С (ранее сообщалось, что оно составляло 8,8 °С [14]).

Дата окончания зимовки и начала нерестовых миграций определена методом реконструкции по данным временных рядов архивов метеостанций, ближайших к месту проведения исследований [15, 16]. Для прогноза даты выхода амфибий из состояния зимнего оцепенения и начала нерестовых миграций получены расчётные значения среднесуточной температуры воды на нерестилищах на глубине 0,5 м как средняя температура воздуха за 10 суток. Такие расчётные значения температуры обладали высокой сходимостью с фактической температурой воды, измеренной нами

термохронами в течение периода полевых исследований на модельных площадках [17].

Применяли конвертацию календарных дат начала нерестовых миграций в порядковый номер дня в году с учётом високосных лет. Временной ряд формировали, включая в него только даты начала истинных нерестовых миграций. Даты начала ложных нерестовых миграций, характеризующие приход на нерестилища только самцов, которые при наступлении возвратных холодов покидали нерестилища [14, 17], в данном исследовании не учитывали. Для анализа внутривековой динамики фенологической нормы даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций период с 1892 по 2021 гг. был разделён на два диапазона продолжительностью 74 и 58 лет (1892–1965, 1966–2023 гг.). Первый диапазон характеризовал стационарное состояние климата, второй – период его глобального потепления. Кроме того, анализировали весь временной ряд в целом (1892–2023 гг.).

Гипотезу о нормальности распределения выборок проверяли с помощью критерия Шапиро-Уилка (W). Во всех выборках не

обнаружено значимых отклонений распределения от нормального ($p > 0,18$). Поэтому для описания выборок применяли следующие параметры: средняя арифметическая (M), стандартное отклонение (SD) и размах варьирования ($min - max$).

При визуализации динамики фенологической нормы даты начала нерестовых миграций (M_{30}) использовали построение линии тренда с линейной фильтрацией за 30 лет. Динамику изменения даты анализировали для временного ряда с 1921 по 2023 гг. ($M_{30(1921)} - M_{30(2023)}$). Рассчитывали также величину смещения экологической нормы за этот период (ΔM_{30} , сут.).

Скорость векового изменения даты начала нерестовых миграций определяли в ходе простого одномерного регрессионного анализа как коэффициент регрессии, умноженный на 100 (b , сут./100 лет). Коэффициент регрессии признавали статистически значимым при $p < 0,05$. Сравнение регрессионных моделей проводили с помощью ковариационного анализа (ANCOVA).

Статистическая обработка выполнена в пакетах программ PAST 3.21 [18] и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA).

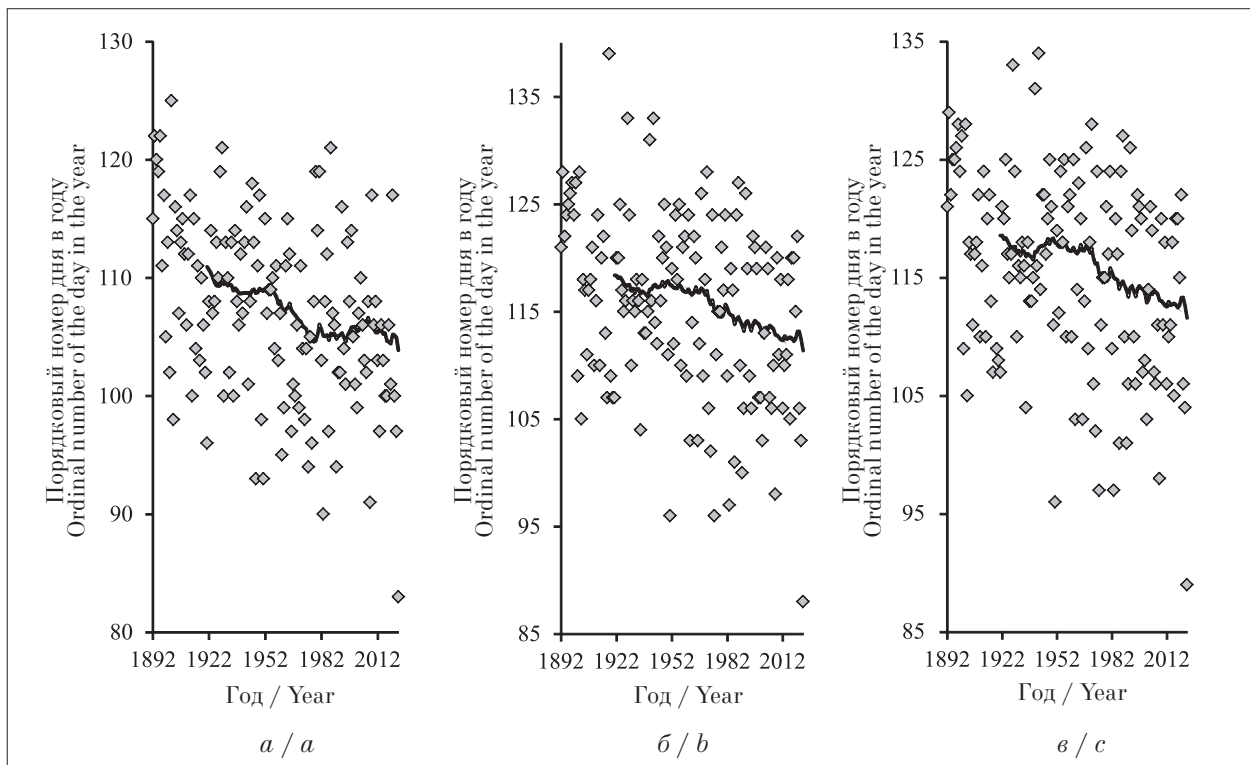


Рис. Дата начала нерестовых миграций чесночницы Палласа – *Pelobates vespertinus* (а), жерлянки краснобрюхой – *Bombina bombina* (б) и лягушки озёрной – *Pelophylax ridibundus* (в) в 1892–2023 гг. (в 1892–2008 гг. по результатам реконструкции, 2009–2023 гг. – фактические данные). Сплошная линия – динамика фенологической нормы даты начала нерестовых миграций (M_{30}) (тренд с линейной фильтрацией за 30 лет) / **Fig.** Start date of spawning migrations of *Pelobates vespertinus* (a), *Bombina bombina* (b) and *Pelophylax ridibundus* (c) in 1892–2023 (1892–2008 based on reconstruction, 2009–2023 based on actual data). The solid line shows the dynamics of phenological norm of the start date of spawning migrations (M_{30}) (trend with linear filtering over 30 years)

Результаты и обсуждение

Установлено, что среди исследованных видов бесхвостых амфибий, нерестящихся в пойменных озёрах долины р. Медведицы, наиболее ранним выходом из состояния зимовки характеризуется чесночница Палласа. Жерлянка краснобрюхая и лягушка озёрная выходят из зимовки практически одновременно и несколько позднее. Все наиболее ранние даты начала нерестовых миграций трёх видов бесхвостых амфибий были зарегистрированы

в течение последних 10 лет, а наиболее поздние даты – до 1920 г. (рис.). К 2023 г. фенологическая норма начала нерестовых миграций у *P. vespertinus* была 14 апреля, у *B. bombina* – 21 апреля, а у *P. ridibundus* – 22 апреля.

Коэффициенты регрессионных уравнений, описывающих тенденции изменения даты начала нерестовых миграций в пределах временного ряда, были статистически значимы в основном только при включении в анализ более чем векового временного ряда (за исключением *P. vespertinus* в конце XIX – первой

Таблица 1 / Table 1

Параметры моделей, описывающих внутривековые тренды трансформации даты начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий в период с 1892 по 2023 гг. / Parameters of the models of intra-century trends in the transformation of the start date of spawning migrations of anuran amphibians in 1892–2023

Вид / Species	$F_{(1,130)}$ <i>P</i>	Intercept±SE $t_{(130)}$ (<i>P</i>)	$b±SE$ $t_{(130)}$ (<i>P</i>)
<i>Pelobates vespertinus</i>	<u>23,748</u> <0,0001	<u>262,53±31,88</u> 8,23 (<0,0001)	<u>-0,079±0,016</u> 4,87 (<0,0001)
<i>Bombina bombina</i>	<u>16,920</u> <0,0001	<u>265,62±36,51</u> 7,28 (<0,0001)	<u>-0,077±0,019</u> 4,11 (0,0001)
<i>Pelophylax ridibundus</i>	<u>17,114</u> <0,0001	<u>266,47±36,45</u> 7,31 (<0,0001)	<u>-0,077±0,019</u> 4,14 (0,0001)

Примечание: $F_{(1,130)}$ – критерий Фишера и число степеней свободы, *P* – уровень значимости статистических критериев, Intercept±SE – свободный член регрессионного уравнения и его стандартная ошибка, $b±SE$ – коэффициент регрессии и его стандартная ошибка, $t_{(130)}$ – критерий Стьюдента.

Note: $F_{(1,130)}$ – Fisher’s criterion and number of degrees of freedom, *P* – significance level of statistical criteria, Intercept±SE – free member of regression equation and its standard error, $b±SE$ – regression coefficient and its standard error, $t_{(130)}$ – Student’s criterion.

Таблица 2 / Table 2

Динамика даты начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий в 1892–2023 гг. / Dynamics of the start date of anuran amphibians spawning migration in 1892–2023

Вид / Species	Период Period	Дата / Date			$M_{30(1921)}-M_{30(2023)}$ ΔM_{30} , сут./days	<i>b</i> , сут./ days <u>100 лет</u> <i>P</i>
		$M±SD$ <i>min-max</i>	<i>min</i>	<i>max</i>		
<i>Pelobates vespertinus</i>	1892–1965	<u>109±7</u> 93–125	03.04	05.05	<u>21,04–14,04</u> 7	<u>-10,4</u> 0,006
	1966–2023	<u>104±8</u> 83–121	24.03	21.04		<u>-3,5</u> 0,55
	1892–2023	<u>107±7</u> 83–125	24.03	05.05		<u>-7,9</u> <0,0001
<i>Bombina bombina</i>	1892–1965	<u>118±8</u> 96–139	06.04	19.05	<u>28,04–21,04</u> 7	<u>-5,9</u> 0,16
	1966–2023	<u>112±9</u> 88–128	29.03	08.05		<u>-7,3</u> 0,30
	1892–2023	<u>115±9</u> 88–139	29.03	19.05		<u>-7,7</u> <0,0001
<i>Pelophylax ridibundus</i>	1892–1965	<u>118±8</u> 96–139	06.04	19.05	<u>29,04–22,04</u> 7	<u>-5,4</u> 0,20
	1966–2023	<u>113±9</u> 89–128	30.03	08.05		<u>-7,1</u> 0,31
	1892–2023	<u>116±9</u> 89–139	30.03	19.05		<u>-7,7</u> <0,0001

Примечание: полужирным шрифтом выделен уровень значимости $p < 0,05$.
Note: significance level is shown in bold ($p < 0,05$).

половине XX вв.) (табл. 1, 2). Причина такой закономерности определяется, вероятно, недостаточной длиной временных рядов в исследованных диапазонах.

Внутривековая скорость изменения даты начала нерестовых миграций не имеет значимых различий между видами (ковариационный анализ, ANCOVA, F -критерий Фишера: $F = 0,007$, $P = 0,99$). Этот параметр составляет несколько менее 8 сут./100 лет (табл. 2).

Для трёх видов амфибий после начала потепления климата произошло смещение даты начала нерестовых миграций на срок 5–6 сут. В то же время для каждого из этих видов характерно внутривековое изменение экологической нормы такой даты (с 1921 до 2023 г.) на 7 сут (M_{30} , табл. 2, рис.). Нерестовые миграции в конце первой четверти XXI в. у *P. vespertinus* начинаются в среднем 14 апреля ($M_{30(2023)}$), у *B. bombina* – 21 апреля, а у *P. ridibundus* – 22 апреля (табл. 2).

В период с 1892 по 2023 гг. у трёх исследованных видов установленная величина смещения даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки соизмерима (табл. 2, сдвиг на 7 суток [14, 17]). Близость тенденций трансформации весенней фенологии для видов, имеющих существенные термобиологические различия, отчасти противоречит положению, установленному ранее для некоторых других видов бесхвостых амфибий. В соответствии с этими фактами, виды со сравнительно ранними сроками начала нерестовой активности подвержены большему смещению даты начала сезона размножения по сравнению с другими видами с относительно поздними сроками нереста [19]. Однако, по нашим данным, для локальных популяций бесхвостых амфибий в Саратовском Правобережье это обобщение не находит фактического подтверждения.

Одной из основных причин смещения даты начала нерестовых миграций амфибий на ранние сроки, вероятно, следует считать ранний сход снежного покрова на севере Нижнего Поволжья с началом периода глобального потепления [14, 17]. Сходные тенденции отмечены и в других регионах Европы, по крайней мере, на равнинных территориях [20]. Весенняя фенология амфибий наиболее чувствительна к действию раннего схода снежного покрова по сравнению с другими группами холоднокровных животных. Кроме того, для этой таксономической группы данный метеорологический фактор оказывает значительно большее влияние, чем другие факторы, как правило, характеризующие

усреднённые погодные условия зимы и весны конкретного года [21].

Особого внимания заслуживает проблема динамики скорости изменения даты начала нерестовых миграций. Для некоторых видов уже было отмечено замедление таких изменений в конце XX – начале XXI веков. Например, в горных популяциях *Bufo bufo* в Швейцарии наблюдалась смена фазы быстрого смещения даты окончания зимовки на более ранние сроки в конце 1980-х – начале 1990-х гг. на период относительной стабилизации динамики фенологических изменений в настоящее время [22]. Отчасти сходные закономерности динамики фенологической нормы этой даты наблюдаются в Саратовском Правобережье в популяциях относительно рано нерестящихся *P. vespertinus* (рис., табл. 2).

Трансформация регионального климата на фоне глобального потепления формирует многие тенденции изменения, которые имеют комплексный характер с точки зрения потенциального воздействия на различные фазы годового цикла популяций бесхвостых амфибий. Кроме изменения среднегодовой и среднесезонной температуры наблюдается также значимое снижение влажности речных пойм левобережных притоков Дона, в том числе и р. Медведицы [23, 24]. Дегградация максимального уровня весеннего половодья определяет малую заполняемость озёрных котловин поймы реки. В результате нерестовые водоёмы бесхвостых амфибий изменяют характер гидрологического режима, меняя статус постоянных водоёмов на временные. За период с 2009 г. по настоящее время котловины нерестовых озёр неоднократно пересыхали задолго до завершения метаморфоза головастика, что приводило к полной гибели генераций амфибий [25]. Смещение даты начала нерестового периода может отчасти смягчить воздействие этого фактора, повысив вероятность выживания особей до стадии метаморфоза.

Выход холоднокровных позвоночных из состояния зимовки наряду с некоторыми преимуществами репродукции также может приводить к негативным последствиям для перспектив выживания локальных популяций. На территории европейской части России к числу скорее негативных последствий смещения даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки следует относить резкое повышение частоты явления ложной весны в течение последних 30 лет [14, 17]. Развитие нерестового периода по сценарию ложной

весны может вести к прерывистому ходу нереста, смертности преимущественно самцов (раньше прибывающих на нерестилища, чем самки) и, как следствие, к сдвигу и дисбалансу соотношения полов в период кульминации нереста [9, 17, 20]. Основные риски, связанные с ранним началом периода активности весной, обусловлены большей вероятностью наступления возвратных холодов (атмосферных и почвенных заморозков). Причём вероятность наступления этих событий, как ни удивительно, увеличивается в процессе потепления климата в умеренных широтах [25].

Заключение

Таким образом, смещение даты начала нерестовых миграций исследованных видов бесхвостых амфибий в долине р. Медведицы Саратовской области на фоне потепления климата происходит сходным образом. Абсолютная величина изменения фенологической нормы, а также скорость её трансформации сопоставима между тремя видами амфибий, несмотря на различия в их термобиологических характеристиках. Продолжающиеся фенологические изменения весенней фазы годового цикла бесхвостых амфибий требуют продолжения мониторинга этого процесса, что в будущем позволит формировать научно обоснованные прогнозы динамики их локальных популяций.

Литература

1. Blaustein A.R., Searle C., Bancroft B.A., Lawler J. Amphibian population declines and climate change // Ecological Consequences of Climate Change: Mechanisms, Conservation, and Management / Eds. E.A. Beever, J.L. Belant. Boca Raton: CRC Press, 2012. P. 29–53.
2. Gibbs J.P., Breisch A.R. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999 // Conservation Biology. 2001. V. 15. No. 4. P. 1175–1178. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041175.x
3. Blaustein A.R., Root T.R., Kiesecker J.M., Belden L.K., Olson D.H., Green D.M. Amphibian phenology and climate change // Conservation Biology. 2002. V. 16. No. 6. P. 1454–1455. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.t01-1-02109.x
4. Carroll E.A., Sparks T.H., Collinson N., Beebee T.J.C. Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK // Global Change Biology. 2009. V. 15. No. 2. P. 467–473. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01726.x
5. Todd B.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K., Gibbons J.W. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.

2011. V. 278. No. 1715. P. 2191–2197. doi: 10.1098/rspb.2010.1768
6. Forti L.R., Hepp F., de Souza J.M., Protazio A., Szabo J.K. Climate drives anuran breeding phenology in a continental perspective as revealed by citizen-collected data // Diversity and Distributions. 2022. V. 28. No. 10. P. 2094–2109. doi: 10.1111/ddi.13610
7. Ермохин М.В., Иванов Г.А., Табачишин В.Г. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. 2013. Т. 13. № 3/4. С. 101–111.
8. Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuźniak S. Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom // Climate Research. 2007. V. 34. No. 2. P. 93–98. doi: 10.3354/cr034093
9. Koynova T., Nedyalkov N., Natchev N. An early start does not warrant offspring – a case of abnormal onset of the breeding season in *Rana dalmatina* (Fitzinger in Bonaparte, 1838) on the territory of Natura Park “Shumensko Plato” (NE-Bulgaria) // Biharean Biologist. 2022. V. 16. No. 2. P. 79–82.
10. Corn P.S., Bury R.B. Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles. Portland: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report PNW-GTR-256, 1990. P. 11–22.
11. Корн П.С. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Ред. С. Л. Кузьмин. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. С. 117–127.
12. Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Сходимость результатов учёта численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. 2011. Т. 11. № 3/4. С. 121–131.
13. Reading C.J. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo* // Oecologia. 1998. V. 117. No. 4. P. 469–475. doi: 10.1007/s004420050682
14. Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Фенологические изменения даты окончания зимовки лягушки озёрной – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1774) (Ranidae, Anura) в долине р. Медведицы (Саратовская область) в условиях трансформации климата // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 474–482. doi: 10.35885/1684-7318-2022-4-474-482
15. Green D.M. Amphibian breeding phenology trends under climate change: predicting the past to forecast the future // Global Change Biology. 2017. V. 23. No. 2. P. 646–656. doi: 10.1111/gcb.13390
16. Arietta A.Z.A., Freidenburg L.K., Urban M.C., Rodrigues S.B., Rubinstein A., Skelly D.K. Phenological delay despite warming in wood frog *Rana sylvatica* reproductive timing: a 20-year study // Ecography. 2020. V. 43. No. 12. P. 1791–1800. doi: 10.1111/ecog.05297

References

17. Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Ложная весна в нерестовых миграциях чесночниц (*Pelobates*, Anura): распространение в европейской части России и масштаб феномена в 2020 году // Поволжский экологический журнал. 2022. № 1. С. 3–16. doi: 10.35885/1684-7318-2022-1-3-16

18. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. No. 1. Article No. 4. 9 p. [Электронный ресурс] https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf (Дата обращения: 16.01.2024)

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

20. Bison M., Yoccoz N.G., Carlson B.Z., Klein G., Laigle I., Van Reeth C., Delestrade A. Earlier snowmelt advances breeding phenology of the common frog (*Rana temporaria*) but increases the risk of frost exposure and wetland drying // Frontiers in Ecology and Evolution. 2021. V. 9. Article No. 645585. doi: 10.3389/fevo.2021.645585

21. Prather R.M., Dalton R.M., Barr B., Blumstein D.T., Boggs C.L., Brody A.K., Inouye D.W., Irvin R.E., Martin J.G.A., Smith R.J., Van Vuren D.H., Wells C.P., Whiteman H.H., Inouye B.D., Underwood N. Current and lagged climate affects phenology across diverse taxonomic groups // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2023. V. 290. No. 1990. Article No. 20222181. doi: 10.1098/rspb.2022.2181

22. Lenzi O., Grossenbacher K., Zumbach S., Lüscher B., Althaus S., Schmocker D., Recher H., Thoma M., Ozgul A., Schmidt B.R. Four decades of phenology in an alpine amphibian: trends, stasis, and climatic drivers // Peer Community Journal. 2023. V. 3. Article No. e15. doi: 10.24072/pcjournal.240

23. Киреева М.Б., Фролова Н.Л. Современные особенности весеннего половодья рек бассейна Дона // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2013. № 1. С. 60–76. doi: 10.35567/1999-4508-2013-1-4

24. Даниленко А.О., Георгиади А.Г. Влияние современного потепления на водный и ионный сток Северной Двины // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 1. С. 64–69. doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-064-069

25. Иванов Г.А., Ермохин М.В., Табачишин В.В., Табачишин В.Г. Репродуктивная экология бесхвостых амфибий: влияние внутренних и внешних факторов // Современная герпетология. 2023. Т. 23. № 1/2. С. 3–26. doi: 10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26

26. Turner R.K., Maclean I.M.D. Microclimate-driven trends in spring-emergence phenology in a temperate reptile (*Vipera berus*): Evidence for a potential “climate trap”? // Ecology and Evolution. 2022. V. 12. No. 2. Article No. e8623. doi: 10.1002/ece3.8623

1. Blaustein A.R., Searle C., Bancroft B.A., Lawler J. Amphibian population declines and climate change // Ecological Consequences of Climate Change: Mechanisms, Conservation, and Management / Eds. E.A. Beever, J.L. Belant. Boca Raton: CRC Press, 2012. P. 29–53.

2. Gibbs J.P., Breisch A.R. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999 // Conservation Biology. 2001. V. 15. No. 4. P. 1175–1178. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041175.x

3. Blaustein A.R., Root T.R., Kiesecker J.M., Belden L.K., Olson D.H., Green D.M. Amphibian phenology and climate change // Conservation Biology. 2002. V. 16. No. 6. P. 1454–1455. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.t01-1-02109.x

4. Carroll E.A., Sparks T.H., Collinson N., Beebee T.J.C. Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK // Global Change Biology. 2009. V. 15. No. 2. P. 467–473. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01726.x

5. Todd B.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K., Gibbons J.W. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2011. V. 278. No. 1715. P. 2191–2197. doi: 10.1098/rspb.2010.1768

6. Forti L.R., Hepp F., de Souza J.M., Protazio A., Szabo J.K. Climate drives anuran breeding phenology in a continental perspective as revealed by citizen collected data // Diversity and Distributions. 2022. V. 28. No. 10. P. 2094–2109. doi: 10.1111/ddi.13610

7. Yermokhin M.V., Ivanov G.A., Tabachishin V.G. Spawning migration phenology of anuran amphibians in the Medveditsa River valley (Saratov region) // Current Studies in Herpetology. 2013. V. 13. No. 3–4. P. 101–111 (in Russian).

8. Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuźniak S. Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom // Climate Research. 2007. V. 34. No. 2. P. 93–98. doi: 10.3354/cr034093

9. Koynova T., Nedyalkov N., Natchev N. An early start does not warrant offspring – a case of abnormal onset of the breeding season in *Rana dalmatina* (Fitzinger in Bonaparte, 1838) on the territory of Natura Park “Shumensko Plato” (NE-Bulgaria) // Biharean Biologist. 2022. V. 16. No. 2. P. 79–82.

10. Corn P.S., Bury R.B. Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles. Portland: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report PNW-GTR-256, 1990. P. 11–22.

11. Corn P.S. Straight-line drift fences and pitfall traps // Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibian / Ed. S.L. Kuzmin. Moskva: KMK Scientific Press, 2003. P. 117–127 (in Russian).

12. Yermokhin M.V., Tabachishin V.G. Abundance accounting result convergence of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) migrating toadlets at full and partial enclosing of a spawning waterbody by drift fences with pitfalls // Current Studies in Herpetology. 2011. V. 11. No. 3/4. P. 121–131 (in Russian).
13. Reading C.J. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo* // Oecologia. 1998. V. 117. No. 4. P. 469–475. doi: 10.1007/s004420050682
14. Yermokhin M.V., Tabachishin V.G. Phenological changes in the wintering end date of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) in the Medveditsa River valley (Saratov region) under conditions of climate transformation // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2022. No. 4. P. 474–482 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2022-4-474-482
15. Green D.M. Amphibian breeding phenology trends under climate change: predicting the past to forecast the future // Global Change Biology. 2017. V. 23. No. 2. P. 646–656. doi: 10.1111/gcb.13390
16. Arietta A.Z.A., Freidenburg L.K., Urban M.C., Rodrigues S.B., Rubinstein A., Skelly D.K. Phenological delay despite warming in wood frog *Rana sylvatica* reproductive timing: a 20-year study // Ecography. 2020. V. 43. No. 12. P. 1791–1800. doi: 10.1111/ecog.05297
17. Yermokhin M.V., Tabachishin V.G. False spring in the spawning migrations of Spadefoot toads (*Pelobates*, Anura): Distribution in the European Russia and the phenomenon scale in 2020 // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2022. No. 1. P. 3–16 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2022-1-3-16
18. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. No. 1. Article No. 4. 9 p. [Internet recourse] https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (Accessed: 16.01.2024)
19. Walpole A.A., Bowman J., Tozer D.C., Badzinski D.S. Community-level response to climate change: Shifts in anuran calling phenology // Herpetological Conservation and Biology. 2012. V. 7. No. 2. P. 249–257.
20. Bison M., Yoccoz N.G., Carlson B.Z., Klein G., Laigle I., Van Reeth C., Delestrade A. Earlier snowmelt advances breeding phenology of the common frog (*Rana temporaria*) but increases the risk of frost exposure and wetland drying // Frontiers in Ecology and Evolution. 2021. V. 9. Article No. 645585. doi: 10.3389/fevo.2021.645585
21. Prather R.M., Dalton R.M., Barr B., Blumstein D.T., Boggs C.L., Brody A.K., Inouye D.W., Irvin R.E., Martin J.G.A., Smith R.J., Van Vuren D.H., Wells C.P., Whiteman H.H., Inouye B.D., Underwood N. Current and lagged climate affects phenology across diverse taxonomic groups // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2023. V. 290. No. 1990. Article No. 20222181. doi: 10.1098/rspb.2022.2181
22. Lenzi O., Grossenbacher K., Zumbach S., Lüscher B., Althaus S., Schmocker D., Recher H., Thoma M., Ozgul A., Schmidt B.R. Four decades of phenology in an alpine amphibian: trends, stasis, and climatic drivers // Peer Community Journal. 2023. V. 3. Article No. e15. doi: 10.24072/pcjournal.240
23. Kireyeva M.B., Frolova N.L. Present-day special features of the Don River basin rivers spring tide // Water Sector of Russia: problems, technologies, management. 2013. No. 1. P. 60–76 (in Russian). doi: 10.35567/1999-4508-2013-1-4
24. Danilenko A.O., Georgiadi A.G. The influence of modern climate warming on the water flow and major ion flux of the Northern Dvina // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 1. P. 64–69 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-064-069
25. Ivanov G.A., Yermokhin M.V., Tabachishin V.V., Tabachishin V.G. Reproductive ecology of Anuran Amphibians: Effects of internal and external factors // Current Studies in Herpetology. 2023. V. 23. No. 1/2. P. 3–26 (in Russian). doi: 10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26
26. Turner R.K., Maclean I.M.D. Microclimate-driven trends in spring-emergence phenology in a temperate reptile (*Vipera berus*): Evidence for a potential “climate trap”? // Ecology and Evolution. 2022. V. 12. No. 2. Article No. e8623. doi: 10.1002/ece3.8623