

## Влияние плотности посадки на личиночное развитие камышовой жабы (*Epidalea calamita*) (по результатам лабораторных исследований)

© 2024. А. А. Кидов<sup>1</sup>, д. б. н., зав. кафедрой,  
Р. А. Иволга<sup>1</sup>, ассистент, Т. Э. Кондратова<sup>1</sup>, ассистент,  
О. С. Грода<sup>2</sup>, лаборант, В. В. Демьянчик<sup>2</sup>, н. с.,  
В. О. Ерашкин<sup>1</sup>, лаборант, Е. А. Кидова<sup>1</sup>, инженер,

<sup>1</sup>Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева,  
127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49,

<sup>2</sup>Полесский аграрно-экологический институт Национальной академии наук Беларуси,  
224030, Белоруссия, г. Брест, ул. Советских Пограничников, д. 41,  
e-mail: kidov@rgau-msha.ru

Камышковая жаба (*Epidalea calamita*) широко распространена в Европе, однако повсеместно сокращает свою численность, особенно на севере и востоке ареала. В работе представлены результаты изучения влияния начальной плотности посадки на выживаемость, длительность развития и размеры личинок *E. calamita* в лабораторных условиях. Использовали контейнеры с одинаковой площадью дна (1092 см<sup>2</sup>), но с разным уровнем воды (14 и 28 см). Молодь выращивали при разной плотности посадки на единицу объема воды (1–3 экз./л) и единицу площади дна (82,4–494,5 экз./м<sup>2</sup>). При всех вариантах выращивания личинки имели очень высокую выживаемость (90,7–100,0%). С повышением плотности на единицу объема воды и на площадь дна длительность личиночного развития увеличивалась. Наблюдалась отрицательная корреляция размеров тела с начальной плотностью посадки личинок на объем воды ( $r=-0,52$ ) и на площадь дна ( $r=-0,62$ ). На длительность личиночного развития и длину тела молодых жаб плотность посадки личинок на площадь дна оказывала значимо большее влияние, чем плотность на единицу объема воды. Авторы отмечают, что в лабораторных условиях целесообразно выращивать личинок *E. calamita* при максимальной плотности посадки (3 экз./л и 494,5 экз./м<sup>2</sup>), так как это позволяет получать большее количество молодых жаб.

**Ключевые слова:** зоокультура, лабораторное размножение, бесхвостые земноводные, плотность, выживаемость.

## Effect of stocking density on larval development of the Natterjack toad (*Epidalea calamita*), based on the laboratory results

© 2024. A. A. Kidov<sup>1</sup> ORCID: 0000-0001-9328-2470, R. A. Ivolga<sup>1</sup> ORCID: 0000-0003-2050-5279,  
T. E. Kondratova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0001-7533-7327, O. S. Groda<sup>2</sup> ORCID: 0009-0006-6880-3979,  
V. V. Demyanchik<sup>2</sup> ORCID: 0009-0007-4219-1481, V. O. Erashkin<sup>1</sup> ORCID: 0000-0003-1589-6340,  
E. A. Kidova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0003-3933-0499

<sup>1</sup>Russian State Agrarian University – MTAА,  
49, Timiryazevskaya St., Moscow, Russia, 127434,

<sup>2</sup>The Polesie Agrarian Ecological Institute of the National Academy of Sciences of Belarus,  
41, Sovetskikh Pogranichnikov St., Brest, Belarus, 224030,  
e-mail: kidov@rgau-msha.ru

The Natterjack toad (*Epidalea calamita*) is widespread in Europe, but it is reducing in numbers, especially in the north and east of its range. The paper presents the results of studying the effect of initial stocking density on survival, development duration and body length of *E. calamita* larvae in laboratory conditions. The experiments used containers with the same bottom area (1092 cm<sup>2</sup>), but with different water levels (14 and 28 cm). Larvae were grown at different stocking densities per unit volume (1–3 larvae/L) of water and per unit area of the bottom (82.4–494.5 larvae/m<sup>2</sup>). The studied larvae have very high survival rate (90.7–100.0%) and show no differences in this parameter in groups in all variants of cultivation. Animals from the lowest density groups were characterized by the shortest developmental duration. With an increase in the stocking density per unit volume of water and bottom area the larval development duration increased. There was a negative correlation of body length with the initial stocking density per unit volume of water ( $r=-0.52$ ) and bottom area ( $r=-0.62$ ). The stocking density per the bottom area affected greater the larval developmental duration and

body length of juvenile toads, than the stocking density per unit water volume. The authors note that it is advisable to grow *E. calamita* larvae in laboratory conditions at maximum stocking density (3 larvae/L and 494.5 larvae/m<sup>2</sup>), as this allows for a greater number of juvenile toads.

**Keywords:** zooculture, captive breeding, tailless amphibians, density, survival.

Начальная плотность генерации является одним из важнейших факторов, обуславливающих рост, длительность развития и выживаемость личинок земноводных [1, 2]. Помимо конкуренции за ресурсы, увеличение числа особей способствует накоплению экзотоксинов, тормозящих рост [3, 4]. Традиционно плотность размещения личинок амфибий рассчитывают на единицу объёма [5–8], значительно реже – на площадь дна [9]. Вполне вероятно, что первая оценка имеет наибольшее значение для преимущественно пелагических личинок, а вторая – для бентосных. Однако влияние на личиночное развитие возрастания плотности посадки в объёме воды может косвенно свидетельствовать не столько о видовых особенностях использования пространства, сколько о чувствительности животных к концентрации в воде продуктов обмена. Например, у широко распространённой и хорошо изученной зелёной жабы (*Bufo viridis*) личинки питаются со дна, однако наибольшее влияние на их рост и развитие оказывает именно объём воды [9]. Установление влияния плотности посадки на показатели личиночного развития (выживаемость и длительность развития до метаморфоза, размеры при выходе на сушу) является актуальной задачей для последующей разработки технологии культивирования редких и исчезающих видов земноводных [10].

Камышовая жаба (*Epidalea calamita* (Laurenti, 1768)) принадлежит к наиболее широко распространённым в Западной и Центральной Европе амфибиям, однако на большей части территории сокращается в численности. Особенно заметны негативные тенденции в состоянии вида на восточной и северной перифериях ареала [11, 12], включая Россию и Белоруссию [13, 14]. В России *E. calamita* известна только по старым (до конца 1980-х гг.) местам находок в Калининградской области [14], в связи с чем внесена в федеральную Красную книгу [15]. По всей видимости, сохранение вида в стране уже невозможно без применения специальных мер, включая разведение в искусственных условиях и последующую реинтродукцию в восстановленные местообитания [16]. К настоящему времени разработана методика лабо-

раторного получения потомства от камышовой жабы [17], и последующим этапом в создании устойчивой зоокультуры этого вида должен стать подбор условий выращивания, обеспечивающих наиболее высокие показатели роста, развития и выживаемости [10].

Ранее на особях этого вида проводили исследования по влиянию плотности посадки на показатели личиночного развития [18], но авторами были созданы экстремальные условия (плотность составляла от 4 до 32 экз./л при размещении 56,6–452,9 экз./м<sup>2</sup>), приводившие к повышенной элиминации, что не позволяет использовать полученные ими данные для успешного лабораторного выращивания.

Целью настоящего исследования являлось установление влияния плотности посадки личинок камышовой жабы на единицу объёма воды и площади дна при выращивании в искусственно созданной среде обитания.

### Объекты и методы исследования

В исследованиях задействовали потомство от одной пары камышовых жаб из окрестностей г. Бреста (Белоруссия). Яйца получали в искусственных условиях при помощи гормональной стимуляции нереста по многократно апробированной схеме [19, 20]. Личинок после начала экзогенного питания рассаживали в наполненные отстоянной водой полипропиленовые контейнеры марки Samla (производитель – ИКЕА, Россия) размером 39×28×14 см и 39×28×28 см. Таким образом, оба типа контейнеров имели равную площадь дна (1092 см<sup>2</sup>), но разный уровень водного столба (14 и 28 см соответственно), что позволяло добиваться разной плотности посадки животных на единицу площади при равной плотности на единицу объёма и наоборот (табл. 1). Каждый вариант выращивания осуществляли в двукратной повторности.

Температура воды в период исследований колебалась в пределах 19,0–22,5 °С, составляя в среднем за 80 сут 21,2±1,3 °С. Личинок ежедневно кормили вволю хлопьевидными полнорационными кормами для рыб «TetraMin Flakes» (производитель – Tetra GmbH, Германия) с добавлением размороженных листьев шпината и ошпаренных кипятком

Таблица 1 / Table 1

Начальная плотность посадки личинок *Epidalea calamita* на единицу объёма воды и площади дна в разных экспериментальных группах / Initial stocking density of *Epidalea calamita* larvae per unit of water volume and bottom area in different experimental groups

Номер группы Group number	Плотность посадки Stocking density		Полезный объём воды в контейнере, л Useful water volume in container, L	Количество личинок в одном контейнере, экз. Number of larvae in one container, ind.
	экз./л larvae/L	экз./м <sup>2</sup> larvae/m <sup>2</sup>		
1	1	82,4	9	9
2	2	164,8	9	18
3	3	247,3	9	27
4	0,5	82,4	18	9
5	1	164,8	18	18
6	1,5	247,3	18	27
7	2	329,6	18	36
8	3	494,5	18	54

листьев крапивы. Замену 2/3 объёма воды на отстоянную водопроводную того же состава осуществляли через день. Принудительной аэрации и фильтрации не использовали.

При выходе молоди на сушу после прорыва передних конечностей и резорбции хвоста (47 стадия по таблице нормального развития Госнера [21]) оценивали длительность личиночного развития, выживаемость и длину тела (L).

Статистическую обработку и визуализацию полученных данных выполняли в программе OriginPro 2022. Рассчитывали среднюю арифметическую и стандартное отклонение ( $M \pm SD$ ), а также размах (min–max) исследуемых признаков. Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли с помощью критериев Лиллиефорса и Левена. Статистическую значимость наблюдаемых различий оценивали при помощи однофакторного дисперсионного анализа (F), а при попарном сравнении использовали тест Тьюки (Q-value). Взаимосвязь между длительностью личиночного развития и длиной тела определяли расчётом коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). Для характеристики влияния мультиколлинеарных ( $r=0,79$ ,  $p<0,05$ ) факторов (начальная плотность посадки на объём воды и площадь дна) на длительность личиночного развития и морфометрические показатели молоди камышовой жабы использовали регрессионный анализ.

### Результаты и обсуждение

При всех вариантах выращивания личинки характеризовались очень высокой выживаемостью до метаморфоза (90,7–100,0%) и не

имели отличий по этому показателю в группах с различной плотностью посадки ( $F_{7,8}=3,258$ ;  $p=0,060$ ) (табл. 2).

Длительность личиночного развития различалась у разных групп статистически значимо ( $F_{7,373}=19,928$ ;  $p \leq 0,001$ ). Наименьшей продолжительностью развития характеризовались животные из групп с наименьшей плотностью посадки. С повышением плотности как на объём воды ( $r=0,52$ ;  $p<0,05$ ), так и на площадь дна ( $r=0,57$ ;  $p<0,05$ ), длительность личиночного развития увеличивалась (рис. 1).

Средние размеры выходящих на сушу молодых жаб статистически значимо различались в группах с разной плотностью посадки личинок ( $F_{7,373}=42,440$ ;  $p \leq 0,001$ ). Наблюдалась отрицательная корреляция размеров тела выходящей на сушу молоди с начальной плотностью посадки личинок на объём воды ( $r=-0,52$ ,  $p<0,05$ ) и на площадь дна ( $r=-0,62$ ,  $p<0,05$ ). Наиболее крупные особи (средняя длина тела более 11 мм) выходили на сушу из контейнеров, где была низкая плотность посадки личинок, а самые мелкие (средняя длина тела менее 10 мм) в контейнерах с наибольшей плотностью (табл. 2). Статистически значимая корреляция между продолжительностью личиночного развития и размерами тела молоди при выходе на сушу была отмечена только в группах 3 ( $r=0,39$ ,  $p<0,05$ ), 5 ( $r=0,58$ ,  $p<0,05$ ), 6 ( $r=0,28$ ,  $p<0,05$ ) и 7 ( $r=0,42$ ,  $p<0,05$ ).

В целом, на длительность личиночного развития и длину тела молоди *E. calamita* при выходе на сушу начальная плотность посадки личинок на площадь дна оказывала значимо большее влияние, чем плотность на единицу объёма воды (стандартизированный коэффициент Beta равнялся, соответственно,

Таблица 2 / Table 2

Показатели личиночного развития *Epidalea calamita* при различной плотности посадки  
 Indicators of *Epidalea calamita* larval development at different stocking density

Номер группы Group number	Повторность Replicate	Выживаемость, % Survival, %	Длительность личиночного развития, сутки Larval developmental duration, days		Длина тела при выходе на сушу, мм Larval length at land emergence, mm	
			M±SD	min-max	M±SD	min-max
1	1	100	50±4	45-57	10,7±0,5	9,56-11,12
	2	100	47±2	43-51	11,2±0,6	10,43-12,11
	среднее average	100	49±3	43-57	10,9±0,6	9,56-12,11
2	1	100	51±4	46-59	10,4±0,8	8,74-11,57
	2	100	50±6	44-67	10,4±0,7	9,17-11,91
	среднее average	100	51±5	44-67	10,4±0,7	8,74-11,91
3	1	96,3	53±5	44-63	10,0±0,5	9,02-11,24
	2	85,2	50±4	45-59	10,1±0,6	8,96-11,33
	среднее average	90,8	52±4	44-63	10,0±0,6	8,96-11,33
4	1	100	45±2	42-47	11,3±0,5	10,77-12,16
	2	100	44±2	42-49	11,3±0,4	10,68-11,63
	среднее average	100	44±2	42-49	11,3±0,4	10,68-12,16
5	1	100	48±3	43-53	10,3±0,6	9,18-11,34
	2	94,4	49±4	44-59	10,2±0,5	9,12-11,04
	среднее average	97,2	48±4	43-59	10,2±0,6	9,12-11,34
6	1	88,8	51±4	45-63	10,3±0,5	9,09-11,84
	2	92,6	50±5	45-71	10,0±0,8	8,54-11,69
	среднее average	90,7	51±5	45-71	10,1±0,7	8,54-11,84
7	1	94,4	53±6	45-70	9,9±0,6	8,76-11,10
	2	94,4	53±5	46-65	10,0±0,7	8,88-11,75
	среднее average	94,4	53±6	45-70	9,9±0,7	8,76-11,75
8	1	100	56±6	46-66	9,4±0,7	7,93-10,76
	2	100	60±8	48-80	8,9±0,7	7,91-11,10
	среднее average	100	58±8	46-80	9,2±0,7	7,91-11,76

0,455 и 0,136 для длительности личиночного развития, -0,570 и -0,090 для длины тела). При увеличении начальной плотности посадки на 100 экз./м<sup>2</sup> дна длительность личиночного развития увеличивалась на 2,76±0,21 сут ( $p \leq 0,001$ ;  $R^2 = 0,316$ ), а длина тела уменьшалась на 0,410±0,025 мм ( $p \leq 0,001$ ;  $R^2 = 0,417$ ) (рис. 2).

Таким образом, увеличение плотности посадки в апробированных нами значениях не оказывало влияния на выживаемость личинок камышовой жабы в отличие от большинства других исследований на бесхвостых земно-

водных [22–24]. Вероятно, это обусловлено адаптацией *E. calamita* к размножению в эфемерных водоёмах, в которых, по мере высыхания, число личинок на единицу объёма и площади постоянно возрастает.

Длительность личиночного развития камышовой жабы в большинстве опытных групп была близкой к отмеченной у этого вида в природе (42–50 сут [25] или 45–60 сут [26]) и лаборатории (от 47–69 [17] до 80 сут [18]).

В то же время, повышение плотности способствовало значимому увеличению длитель-

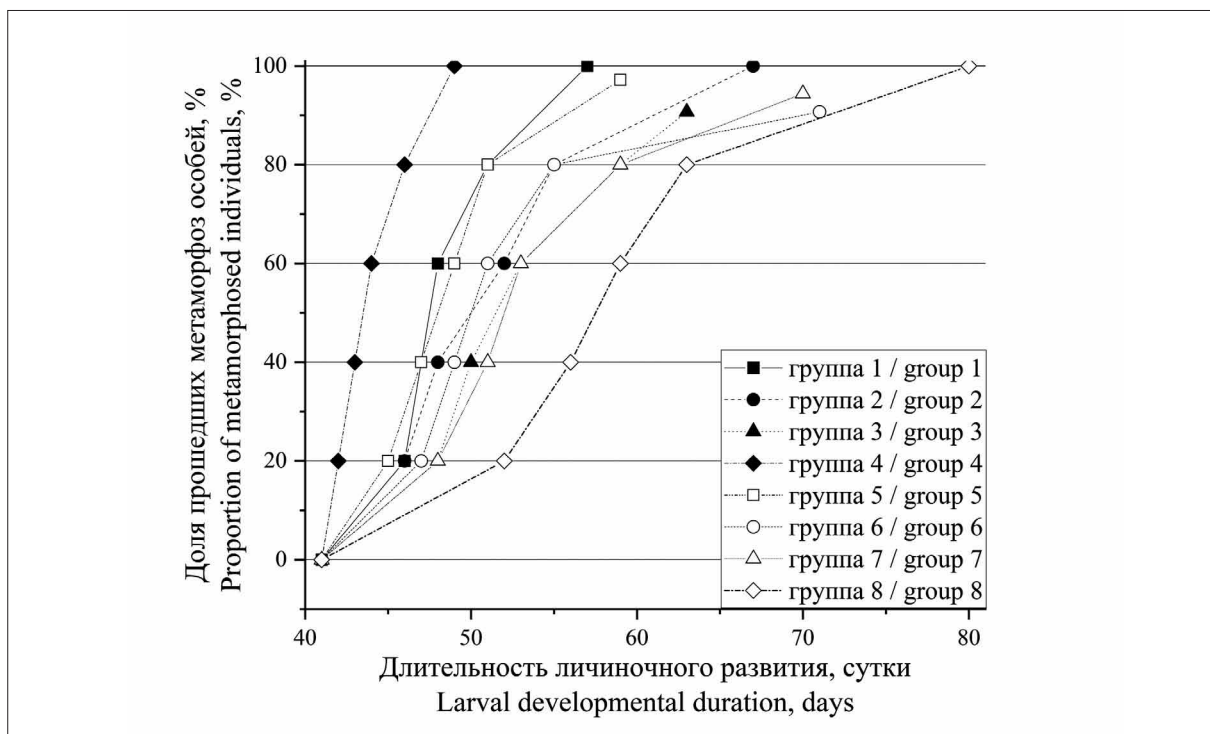


Рис. 1. Динамика выхода на сушу молоди *Epidalea calamita* в разных экспериментальных группах в течение эксперимента (описания групп указаны в таблице 1)  
 Fig. 1. Dynamics of juvenile *Epidalea calamita* land emergence in different experimental groups in the experiment (group descriptions are given in table 1)

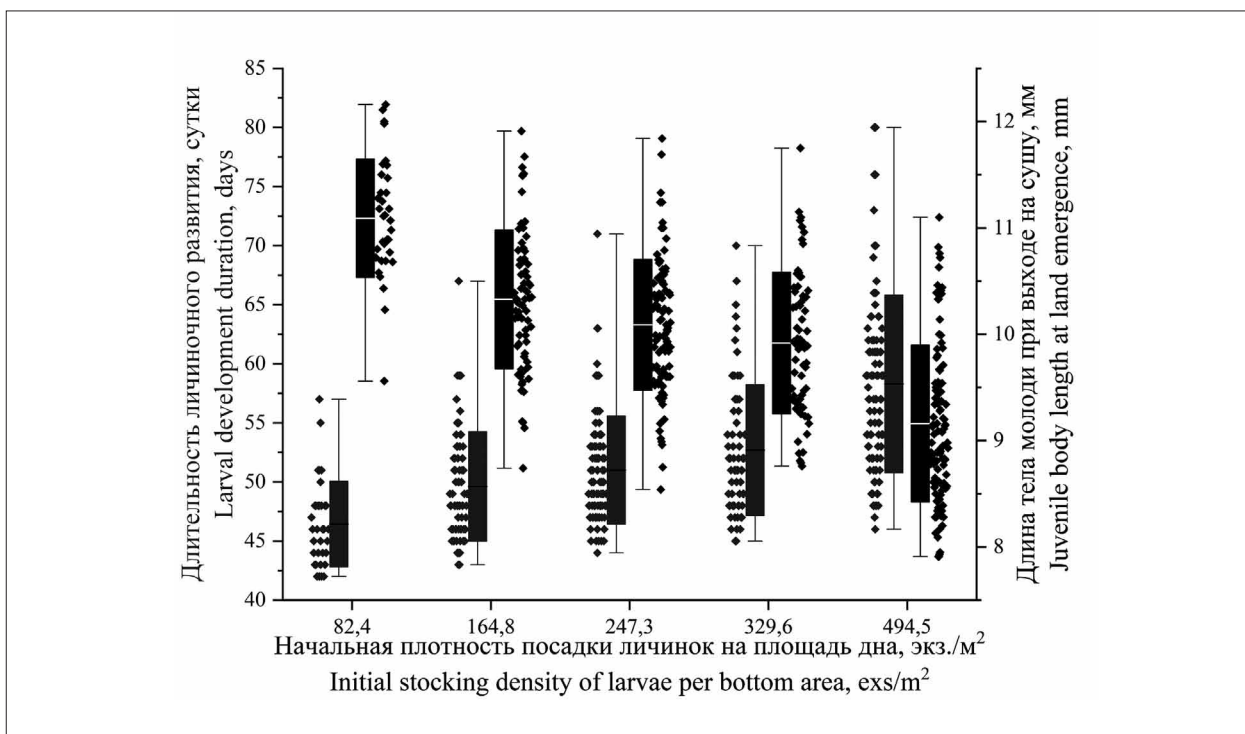


Рис. 2. Длительность личиночного развития и длина тела молоди *Epidalea calamita* в зависимости от начальной плотности посадки на площадь дна  
 Fig. 2. Larval development duration and body length of juvenile *Epidalea calamita* depending on initial stocking density per bottom area



ности личиночного развития. Традиционно эту зависимость в природных водоёмах объясняют обостряющейся конкуренцией за пищевые ресурсы [27], однако в условиях эксперимента все личинки постоянно имели доступ к корму. Многие авторы отмечают [6, 18, 22, 23], что темпы роста личинок отрицательно коррелируют с интенсивностью конкуренции, вызываемой, в том числе, высокой плотностью, даже при изобильном питании. Всегда отмечаются личинки, демонстрирующие наиболее активный рост, но тормозящие развитие конспецификов из той же популяции за счёт экзометаболитов [3, 4]. По всей видимости, именно этой причиной должна объясняться задержка в личиночном развитии *E. calamita* при повышении плотности посадки.

Длина тела молодых жаб, полученных в настоящем исследовании (8,74–12,16 мм), в целом соответствует данным, приводимым в других работах (9,60–10,40 мм [17] и 10,86–11,74 мм [28]), но размах этого показателя был выше. Средние размеры выходящей на сушу молоди уменьшались с увеличением плотности посадки личинок, что отмечалось и для других буфонид [6, 9]. Предыдущими исследователями было показано [29, 30], что размер молоди амфибий не влияет на выживаемость после метаморфоза в течение короткого периода (3 месяца), однако мелкие особи в последующем имеют меньшую скорость роста, требуют больших затрат корма на прирост массы в сравнении со своими более крупными конспецификами и не способны догнать их по размерам [30]. Тугорослые экземпляры могут затрачивать больше энергии в период зимовки, что обуславливает их более высокую элиминацию [31]. Затянутый личиночный период также может повлиять на выживаемость молоди во время гибернации из-за позднего метаморфоза и недостатка времени для накопления необходимого количества питательных веществ перед зимовкой [32]. Небольшие размеры молоди в дальнейшем могут повлиять на возраст достижения половой зрелости и плодовитость самок [33–35].

Предыдущие исследователи отмечали [18], что при выращивании личинок *E. calamita* с относительно низкой плотностью посадки (4 и 8 экз./л) размер тела молоди при выходе на сушу был обратно пропорционален продолжительности личиночного периода (соответственно,  $r=-0,541$ ,  $p<0,0003$  и  $r=-0,369$ ,  $p<0,02$ ), но при дальнейшем повышении плотности (16 экз./л) тренд приобретает боковой характер ( $r=-0,054$ ), затем (при 32 экз./л)

продолжает развиваться противоположная тенденция ( $r=0,415$ ,  $0,10<p<0,15$ ). По нашим данным, в половине опытных групп длина тела молоди достоверно зависела от длительности их личиночного развития, а в других также отмечена такая тенденция, не получившая, однако, статистического подтверждения. Таким образом, наиболее крупные жабы чаще проходили метаморфоз одними из последних в своих группах.

Интересно, что повышение плотности посадки на площадь дна влияло на показатели личиночного развития *E. calamita* сильнее, чем повышение плотности на единицу объёма воды. Ранее это явление не отмечалось для настоящих жаб [9]. Вероятно, адаптированные к развитию при высокой плотности посадки в эфемерных водоёмах, личинки камышовой жабы обладают высокой устойчивостью к продуктам обмена конспецификов, что делает объём воды для них менее значимым в сравнении с площадью дна, на котором они проводят большую часть времени.

Оценка воздействия повышения плотности размещения на личинок разных видов земноводных важна для прогнозирования последствий глобального изменения климата, так как увеличение среднегодовых температур вместе с сокращением количества осадков [36, 37] приводит к исчезновению или сокращению периода существования водоёмов, пригодных для размножения. Это способствует перенаселённости оставшихся местообитаний, в которых возрастает внутри- и межвидовая конкуренция.

### Заключение

Экстраполируя полученные результаты наших и других лабораторных исследований на природные условия, можно заключить, что увеличение плотности посадки при усиливающейся аридизации будет способствовать повышенной смертности личинок *E. calamita* при раннем пересыхании водоёмов в связи со значительным удлинением периода развития в воде. Также выходящие при этом мелкие молодые жабы могут массово погибать в первую зимовку, а в последующем будут поздно созревать и иметь пониженную плодовитость, что негативно скажется на состоянии популяций.

В то же время, при разведении в искусственных условиях для последующей реинтродукции, кладки яиц можно получать до периода размножения в природе (например, в зимние месяцы), выращивать личинок при максимальной из апробированных нами плотностей посадки (3 экз./л и 494,5 экз./м<sup>2</sup>) и выпускать

молодь в природу уже весной, задолго до природных сроков метаморфоза, что позволит молодым жабам набрать необходимую массу к первой зимовке и увеличить выживаемость.

*Работа выполнена за счёт средств Программы развития РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».*

### Литература

1. Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 152 с.
2. Ляпков С.М., Северцов А.С. Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 1. С. 97–112.
3. Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия // Экология. 1970. № 1. С. 77–82.
4. Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 263–276.
5. Немыко Е.А., Кидов А.А., Вяткин Я.А. Рост, развитие и выживаемость личинок кавказского тритона, *Lissotriton lantzi* при различной плотности посадки в зоокультуре // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 1 (25). С. 113–125. doi: 10.21685/2307-9150-2019-1-12
6. Hartel T. An experimental study on density effects on tadpole growth, mortality and metamorphosis in yellow-bellied toad *Bombina variegata* // Biota. 2007. V. 8. No. 1-2. P. 27–34.
7. Munguia-Fragozo P.V., Alatorre-Jacome O., Aguirre-Becerra H., García-Trejo J.F., Soto-Zarazúa G.M., Rico-García E. Growth and metabolic effects of stocking density in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) under greenhouse conditions // Int. J. Agric. Biol. 2015. V. 17. No. 4. P. 711–718. doi: 10.17957/IJAB/14.0002
8. Newman R.A. Ecological constraints on amphibian metamorphosis: Interactions of temperature and larval density with responses to changing food level // Oecologia. 2022. V. 115. No. 1-2. P. 9–16. doi: 10.1007/s004420050485
9. Кидов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Соколова А.Д. Влияние начальной плотности на личиночное развитие зелёной жабы (*Bufo viridis*, Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях // Учёные записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2022. Т. 8. № 3. С. 68–76.
10. Кидов А.А., Кидова Е.А., Дроздова Л.С., Вяткин Я.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Африн К.А., Иванов А.А. Обзор методик зоокультуры редких и исчезающих земноводных России и сопредельных стран: опыт

Тимирязевской академии // Труды Института зоологии РК. 2021. Т. 1. Вып. 1. С. 89–104. doi: 10.54944/oc260ot24

11. Beebee T., Cabido C., Eggert C., Mestre I.G., Iraola A., Garin-Barrio I., Griffiths R.A., Miao C., Oromi N., Sanuy D., Sinsch U., Tejedo M. 40 years of natterjack toad conservation in Europe // FrogLog. 2012. V. 101. P. 40–44.
12. Rannap R. Boreal Baltic coastal meadow management for *Bufo calamita* // Coastal meadow management – best practice guidelines. The Experience of LIFE-Nature Project “Boreal Coastal Meadow Preservation in Estonia” / Eds. R. Rannap, L. Briggs, K. Lotman, I. Lepik, V. Rannap. Tallinn: Ministry of the Environment of the Republic of Estonia, 2004. P. 26–33.
13. Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 153 с.
14. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
15. Кузьмин С.Л. Камышовая жаба, *Epidalea calamita* (Laurenti, 1768) // Красная книга Российской Федерации, том Животные. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. С. 423–424.
16. Uteshev V.K., Gakhova E.N., Kramarova L.I., Kaurova S.A., Kidova E.A., Kidov A.A., Browne R.K. Russian collaborative development of reproduction technologies for the sustainable management of amphibian biodiversity // Asian Herpetological Research. 2023. V. 14. No. 1. P. 103–115. doi: 10.16373/j.cnki.ahr.220043
17. Kidov A.A., Kondratova T.E., Ivolga R.A., Kidova E.A. Reproductive characteristics of the natterjack toad (*Epidalea calamita*, Amphibia, Bufonidae) in laboratory conditions // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2023. V. 50. No. 7. P. 1567–1572. doi: 10.1134/S1062359023070129
18. Tejedo M., Reques R. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*) // J. Herpet. 1992. V. 26. No. 2. P. 146–152. doi: 10.2307/1564855
19. Kidov A.A., Matushkina K.A., Uteshev V.K., Timoshina A.L., Kovrina E.G. The first captive breeding of the Eichwald’s toad (*Bufo eichwaldi*) // Russian Journal of Herpetology. 2014. V. 21. No. 1. P. 40–46. doi: 10.30906/1026-2296-2014-21-1-40-46
20. Kidov A.A., Ivolga R.A., Kondratova T.E., Kidova E.A. Features of reproduction and early development in the Batura toad (*Bufo baturae*, Amphibia, Bufonidae), the most high-montaine amphibian in the former Soviet Union, based on the results of a laboratory study // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2022. V. 49. No. 9. P. 1387–1397. doi: 10.1134/S106235902209014X
21. Gosner K.L. A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. 1960. V. 16. No. 3. P. 183–190.
22. Martínez I.P., Álvarez R., Herráez M.P. Growth and metamorphosis of *Rana perezi* larvae in culture: Effects of larval density // Aquaculture. 1996. V. 142. No. 3–4. P. 163–170. doi: 10.1016/0044-8486(96)01257-4
23. Godome T., Tossavi C.E., Djissou A.S.M., Zounon Y., Ouattara I.N., Fiogbe E.D. Effect of stocking density on the survival and growth of *Hoplobatrachus occipitalis*

(Günther, 1858) (Amphibia: Dicroglossidae) of tadpoles reared in ponds from Benin // International Journal of Aquaculture. 2018. V. 8. No. 18. P. 137–144. doi: 10.5376/ija.2018.08.0018

24. Diep D.X., Huong H.K., Tu C.C., Nam H.K. The effects of different stocking densities and feed types on frogs' growth and survival rates (*Rana tigerina* Dubois, 1981) reared in composite tanks // Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgah. 2022. V. 74. P. 1–9. doi: 10.46989/001c.36240

25. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А. К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

26. Писанец Е.М. Амфибии Украины: справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий. Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. 312 с.

27. Alford R.A., Harris R.N. Effects of larval growth history on Anuran metamorphosis // Am. Nat. 1988. V. 131. No. 1. P. 91–106. doi: 10.1086/284775

28. Martins F.M.S., Oom M. do M., Rebelo R., Rosa G.M. Differential effects of dietary protein on early life-history and morphological traits in natterjack toad (*Epidalea calamita*) tadpoles reared in captivity // Zoo Biol. 2013. V. 32. No. 4. P. 457–462. doi: 10.1002/zoo.21067

29. Beck C.W., Congdon J.D. Effects of age and size at metamorphosis on performance and metabolic rates of Southern Toad, *Bufo terrestris*, metamorphs // Funct. Ecol. 2001. V. 14. P. 32–38. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00386.x

30. Thompson C.M., Popescu V.D. Complex hydroperiod induced carryover responses for survival, growth, and endurance of a pond-breeding amphibian // Oecologia. 2021. V. 195. No. 4. P. 1071–1081. doi: 10.1007/s00442-021-04881-3

31. Fitzpatrick M.J., Porter W.P., Pauli J.N., Kearney M.R., Notaro M., Zuckerberg B. Future winters present a complex energetic landscape of decreased costs and reduced risk for a freeze-tolerant amphibian, the Wood Frog (*Lithobates sylvaticus*) // Glob. Chang. Biol. 2020. V. 26. No. 11. P. 6350–6362. doi: 10.1111/gcb.15321

32. Berven K.A., Gill D.E. Interpreting geographic variation in life-history traits // Am. Zool. 1983. V. 23. No. 1. P. 85–97. doi: 10.1093/icb/23.1.85

33. Smith D.C. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis // Ecology. 1987. V. 68. No. 2. P. 344–350. doi: 10.2307/1939265

34. Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // Ecology. 1988. V. 69. No. 1. P. 184–192. doi: 10.2307/1943173

35. Berven K.A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. 1990. V. 71. No. 4. P. 1599–1608. doi: 10.2307/1938295

36. Худяков О.И., Решоткин О.В. Эволюция почв в связи с современным потеплением климата // Теоретическая и прикладная экология. 2017. № 2. С. 38–43. doi: 10.25750/1995-4301-2017-2-038-043

37. Davis S.J., Caldeira K., Matthews H.D. Future CO<sub>2</sub> emissions and climate change from existing energy infrastructure // Science. 2010. V. 329. No. 5997. P. 1330–1333. doi: 10.1126/science.1188566

## References

1. Shvarts S.S., Pyastolova O.A., Dobrinskaya L.A., Runkova G.G. Group effects in aquatic animal populations and chemical ecology. Moskva: Nauka, 1976. 152 p. (in Russian).

2. Lyapkov S.M., Severtsov A.S. The effect of the initial abundance of generation on the abundance of individuals that completed metamorphoses, their size and timing of emergence of common (*Rana temporaria*) and moor (*R. arvalis*) frogs // Zoologicheskii Zhurnal. 1994. V. 73. No. 1. P. 97–112 (in Russian).

3. Shvarts S.S., Pyastolova O.A. Regulators of the growth and development of invertebrate larvae. I. Diversity of action // Ekologia. 1970. No. 1. P. 77–82 (in Russian).

4. Rose S., Rose F. Secretion by tadpoles of substances retarding their growth // Mechanisms in Biological Competition. Moskva: Mir, 1964. P. 263–276 (in Russian).

5. Nemyko E.A., Kidov A.A., Vyatkin Ya.A. Growth, development and survivability of the Caucasian triton larvae, *Lissotriton lantzi* with different plant density in the zookultur // University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2019. No. 1 (25). P. 113–125 (in Russian). doi: 10.21685/2307-9150-2019-1-12

6. Hartel T. An experimental study on density effects on tadpole growth, mortality and metamorphosis in yellow-bellied toad *Bombina variegata* // Biota. 2007. V. 8. No. 1-2. P. 27–34.

7. Munguia-Fragozo P.V., Alatorre-Jacome O., Aguirre-Becerra H., García-Trejo J.F., Soto-Zarazúa G.M., Rico-García E. Growth and metabolic effects of stocking density in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) under greenhouse conditions // Int. J. Agric. Biol. 2015. V. 17. No. 4. P. 711–718. doi: 10.17957/IJAB/14.0002

8. Newman R.A. Ecological constraints on amphibian metamorphosis: Interactions of temperature and larval density with responses to changing food level // Oecologia. 2022. V. 115. No. 1-2. P. 9–16. doi: 10.1007/s004420050485

9. Kidov A.A., Ivolska R.A., Kondratova T.E., Sokolova A.D. Impact of initial density on larval development of the green toad (*Bufo viridis*, Amphibia, Anura, Bufonidae) in laboratory conditions // Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry. 2022. V. 8. No. 3. P. 68–76 (in Russian).

10. Kidov A.A., Kidova E.A., Drozdova L.S., Vyatkin Ya.A., Ivolska R.A., Kondratova T.E., Afrin K.A., Ivanov A.A. A review of zooculture methods for studying rare and endangered amphibians from Russia and adjacent countries: The Timiryazev Academy experience // Trudy of the Institute of Zoology RK. 2021. V. 1. No. 1. P. 89–104 (in Russian). doi: 10.54944/oc260ot24

11. Beebe T., Cabido C., Eggert C., Gomez-Mestre I., Iraola A., Garin-Barrio I., Griffiths R.A., Miaud C., Oromi N.,



Sanuy D., Sinsch U., Tejedo M. 40 years of natterjack toad conservation in Europe // *FrogLog*. 2012. V. 101. P. 40–44.

12. Rannap R. Boreal Baltic coastal meadow management for *Bufo calamita* // Coastal meadow management – Best Practice Guidelines. The Experience of LIFE-Nature Project “Boreal Coastal Meadow Preservation in Estonia” / Eds. R. Rannap, L. Briggs, K. Lotman, I. Lepik, V. Rannap. Tallinn: Ministry of the Environment of the Republic of Estonia, 2004. P. 26–33.

13. Pikulik M.M. Amphibians of Belarus. Minsk: Nauka i tekhnika, 1985. 153 p. (in Russian).

14. Kuzmin S.L. Amphibians of the former USSR. Moskva: KMK Scientific Press Ltd., 2012. 370 p. (in Russian).

15. Kuzmin S.L. The natterjack toad, *Epidalea calamita* (Laurenti, 1768) // Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii, tom Zhivotnye. Moskva: FGBU “VNII Ekologiya”, 2021. P. 423–424 (in Russian).

16. Uteshev V.K., Gakhova E.N., Kramarova L.I., Kaurova S.A., Kidova E.A., Kidov A.A., Browne R.K. Russian collaborative development of reproduction technologies for the sustainable management of amphibian biodiversity // *Asian Herpetological Research*. 2023. V. 14. No. 1. P. 103–115. doi: 10.16373/j.cnki.ahr.22004

17. Kidov A.A., Kondratova T.E., Ivovga R.A., Kidova E.A. Reproductive characteristics of the natterjack toad (*Epidalea calamita*, Amphibia, Bufonidae) in laboratory conditions // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2023. V. 50. No. 7. P. 1567–1572. doi: 10.1134/S1062359023070129

18. Tejedo M., Reques R. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the Natterjack toad (*Bufo calamita*) // *J. Herpet.* 1992. V. 26. No. 2. P. 146–152. doi: 10.2307/1564855

19. Kidov A.A., Matushkina K.A., Uteshev V.K., Timoshina A.L., Kovrina E.G. The first captive breeding of the Eichwald’s toad (*Bufo eichwaldi*) // *Russian Journal of Herpetology*. 2014. V. 21. No. 1. P. 40–46. doi: 10.30906/1026-2296-2014-21-1-40-46

20. Kidov A.A., Ivovga R.A., Kondratova T.E., Kidova E.A. Features of reproduction and early development in the Batura toad (*Bufo baturae*, Amphibia, Bufonidae), the most high-montaine amphibian in the former Soviet Union, based on the results of a laboratory study // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2022. V. 49. No. 9. P. 1387–1397. doi: 10.1134/S106235902209014X

21. Gosner K.L. A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification // *Herpetologica*. 1960. V. 16. No. 3. P. 183–190.

22. Martínez I.P., Álvarez R., Herráez M.P. Growth and metamorphosis of *Rana perezi* larvae in culture: effects of larval density // *Aquaculture*. 1996. V. 142. No. 3–4. P. 163–170. doi: 10.1016/0044-8486(96)01257-4

23. Godome T., Tossavi C.E., Djissou A.S.M., Zounon Y., Ouattara I.N., Fiogbe E.D. Effect of stocking density on the survival and growth of *Hoplobatrachus occipitalis* (Gunther, 1858) (Amphibia: Dicroglossidae) of tadpoles reared in ponds from Benin // *International Journal of Aquaculture*. 2018. V. 8. No. 18. P. 137–144. doi: 10.5376/ija.2018.08.0018

24. Diep D.X., Huong H.K., Tu C.C., Nam H.K. The effects of different stocking densities and feed types on frogs’ growth and survival rates (*Rana tigerina* Dubois, 1981) reared in composite tanks // *Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgheh*. 2022. V. 74. P. 1–9. doi: 10.46989/001c.36240

25. Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K., Szczerbak N.N. A Guide of amphibians and reptiles of the USSR fauna. Moskva: Prosveshchenie, 1977. 415 p. (in Russian).

26. Pisanets E.M. Amphibians of the Ukraine: guide-identifier amphibians of Ukraine and adjacent territories. Kiev: Zoologicheskiiy muzey NNPM NAN Ukrainy, 2007. 312 p. (in Russian).

27. Alford R.A., Harris R.N. Effects of larval growth history on Anuran metamorphosis // *Am. Nat.* 1988. V. 131. No. 1. P. 91–106. doi: 10.1086/284775

28. Martins F.M.S., Oom M. do M., Rebelo R., Rosa G.M. Differential effects of dietary protein on early life-history and morphological traits in natterjack toad (*Epidalea calamita*) tadpoles reared in captivity // *Zoo Biol.* 2013. V. 32. No. 4. P. 457–462. doi: 10.1002/zoo.21067

29. Beck C.W., Congdon J.D. Effects of age and size at metamorphosis on performance and metabolic rates of Southern Toad, *Bufo terrestris*, metamorphs // *Funct. Ecol.* 2001. V. 14. P. 32–38. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00386.x

30. Thompson C.M., Popescu V.D. Complex hydroperiod induced carryover responses for survival, growth, and endurance of a pond-breeding amphibian // *Oecologia*. 2021. V. 195. No. 4. P. 1071–1081. doi: 10.1007/s00442-021-04881-3

31. Fitzpatrick M.J., Porter W.P., Pauli J.N., Kearney M.R., Notaro M., Zuckerberg B. Future winters present a complex energetic landscape of decreased costs and reduced risk for a freeze-tolerant amphibian, the wood frog (*Lithobates sylvaticus*) // *Glob. Chang. Biol.* 2020. V. 26. No. 11. P. 6350–6362. doi: 10.1111/gcb.15321

32. Berven K.A., Gill D.E. Interpreting geographic variation in life-history traits // *Am. Zool.* 1983. V. 23. No. 1. P. 85–97. doi: 10.1093/icb/23.1.85

33. Smith D.C. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. 1987. V. 68. No. 2. P. 344–350. doi: 10.2307/1939265

34. Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // *Ecology*. 1988. V. 69. No. 1. P. 184–192. doi: 10.2307/1943173

35. Berven K.A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the Wood Frog (*Rana sylvatica*) // *Ecology*. 1990. V. 71. No. 4. P. 1599–1608. doi: 10.2307/1938295

36. Khudyakov O.I., Reshotkin O.V. Soil evolution in relation to modern climate warming // *Theoretical and Applied Ecology*. 2017. No. 2. P. 38–43 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2017-2-038-043

37. Davis S.J., Caldeira K., Matthews H.D. Future CO<sub>2</sub> emissions and climate change from existing energy infrastructure // *Science*. 2010. V. 329. No. 5997. P. 1330–1333. doi: 10.1126/science.1188566