

ФЕНОЛОГИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. В. Ермохин¹, Г. А. Иванов¹, В. Г. Табачишин²

¹ Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: ecoton@rambler.ru

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Поступила в редакцию 17.07.2013 г.

На основании многолетних полевых исследований, проведенных в 2009 – 2013 гг., выявлены особенности фенологии нерестовых миграций *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus* и *Rana ridibunda*, нерестящихся в трёх пойменных озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область). Определены даты наступления основных фаз этого явления (начало, кульминация, окончание), а также критические значения температуры воды в нерестовых водоёмах в момент их наступления. Показана видовая специфичность температурных параметров, характеризующая исследованные виды в период наступления каждой фазы нерестовых миграций. Межпопуляционные различия видов незначительны и обусловлены локальными особенностями нерестового водоёма (положение в долине реки, особенности режима водного питания, влияние паводков, условия конкретного года и удаленность от места зимовки). Обобщение межвидовых различий позволило установить чёткую временную последовательность прибытия видов бесхвостых амфибий в нерестовый водоём, устойчиво воспроизводящуюся во всех исследованных нерестовых озёрах в течение ряда лет: *P. fuscus* → *B. bombina* → *R. ridibunda*.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, *Pelobates fuscus*, *Bombina bombina*, *Rana ridibunda*, фенология, миграция.

ВВЕДЕНИЕ

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 погодно-климатических условий конкретного года, а также нескольких предыдущих лет: количества осадков в холодный период года, уровня наполнения горизонтов грунтовых вод, динамических особенностей па-

водкового 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 погодно-климатических условий в сторону потепления и аридизации (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009). Наблюдаемые тенденции изменения погоды и климата, очевидно, могут оказывать существенное влияние на сезонную 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.

Цель данной работы – определить особенности фенологии нерестовых миграций бесхвостых амфибий из популяций водоёмов долины р. Медведица (Саратовская область).

Для достижения поставленной цели решали следующие задачи:

1) проанализировать динамику сезонного хода температуры воздуха, почвы и воды в нерестовых водоёмах речной долины;

2) установить даты наступления ключевых событий жизненного цикла бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций (выход из состояния зимовки, прибытие в нерестовый водоём);

3) выявить критические значения температуры среды, соответствующие началу, кульминации и окончанию нерестовых миграций бесхвостых амфибий;

4) провести сравнительный анализ фенологических фаз нерестовых миграций наиболее массовых видов бесхвостых амфибий (*Pelobates fuscus*, *Rana ridibunda*, *Bombina bombina*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в период с последней декады марта по вторую декаду мая 2009 – 2013 гг. на трех озёрах в пойме р. Медведица (Саратовская область, Лысогорский район, окр. с. Урицкое: оз. Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), оз. Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.) и оз. Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.)). 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 в ловчие цилиндры последних половозрелых особей исследуемых видов. 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 данных учётов для каждого вида бесхвостых амфи-

бий определяли дату наступления трех фаз нерестовых миграций: начало миграции (приход первых особей в нерестовый водоём), ее кульминации (пик прихода амфибий) и окончания (прибытие последних особей).

Температуру воздуха измеряли с точностью до 0.1°C с помощью логгеров DT-172, установленных в тени на уровне почвы вблизи озёр на расстоянии 50 – 80 м. Регистрация параметров проводилась в течение всего периода исследований круглосуточно с интервалом 3 ч. 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. Регистрация температуры воды производилась круглосуточно в течение всего периода наблюдений с интервалом 3 ч. 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 каждого из исследуемых параметров (дата наступления фенологической фазы нерестовых миграций, продолжительность периода нерестовых миграций 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 Манн – Уитни. Для сравнения температурных параметров (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

ФЕНОЛОГИЯ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Даннета (при незначимом тесте Левена, $P > 0.05$). Различия по статистическим критериям признавали значимыми при $P < 0.05$. Статистическую обработку материала проводили с использованием пакетов программ MS Excel (модуль AtteStat 12.5), PAST 2.04 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

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 данный показатель в различные годы варьировал от 31 марта до 9 апреля (табл. 1). 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. 2). Только в отдельные годы с затяжной прохладной весной в популяции оз. Кругленькое эта фенологическая фаза наступила несколько позднее, чем на озёрах Садок и Лебяжье.

Кульминация нерестовых миграций в различных локальных популяциях *P. fuscus* наступает в среднем 17 – 19 апреля, варьируя в пределах 12 – 26 апреля (см. табл. 1). Различия по дате наступления этой фенологической фазы составляли от 2 до 6 сут. (статистические различия по среднемуголетней дате не значимы) (см. табл. 2). Прибытие в нерестовый водоём последних осо-

бей 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. 1). 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*. Средне-многолетние даты прибытия первых особей этого вида в пойменные озёра – 17 – 20 апреля (различия между популяциями статистически не значимы) (см. табл. 2). В исследованных локальных популяциях эта дата варьирует в диапазоне от 16 до 23 апреля (см. табл. 1).

Кульминация нерестовых миграций *B. bombina* наступает в среднем 24 – 27 апреля (варьирует в пределах от 22 до 29 апреля). Последние особи приходят на нерест в среднем 7 – 10 мая. В различные годы эта фенологическая фаза наступает в период со 2 по 13 мая (см. табл. 1). Различия между датами наступления этих фенологических фаз статистически не значимы (см. табл. 2). Продолжительность периода нерестовых миграций *B. bombina* оказалась почти вдвое меньше, чем у *P. fuscus*, и составила в среднем 18 – 20 сут. (13 – 24 дня). Значительно меньшие

Таблица 1

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	<u>9.04±5</u> 2.04–15.04	<u>19.04±4</u> 14.04–26.04	<u>8.05±6</u> 2.05–16.05	<u>7.04±5</u> 31.03–11.04	<u>18.04±5</u> 12.04–23.04	<u>13.05±4</u> 7.05–16.05	<u>11.04±3</u> 9.04–14.04	<u>17.04±4</u> 12.04–20.04	<u>9.05±2</u> 7.05–11.05
Продолжительность, сут.	<u>30±2</u> 28–31			<u>36±8</u> 28–47			<u>28±2</u> 27–31		
<i>Rana ridibunda</i>									
Даты	<u>20.04±6</u> 14.04–25.04	<u>2.05±2</u> 29.04–5.05	<u>11.05±3</u> 7.05–13.05	<u>30.04±1</u> 28.04–1.05	<u>5.05±2</u> 2.05–7.05	<u>11.05±2</u> 9.05–13.05	<u>1.05±2</u> 29.04–4.05	<u>7.05±5</u> 2.05–12.05	<u>10.05±5</u> 6.05–12.05
Продолжительность, сут.	<u>21±3</u> 18–23			<u>12±2</u> 10–14			<u>10±3</u> 6–12		
<i>Bombina bombina</i>									
Даты	<u>19.04±3</u> 16.04–23.04	<u>26.04±2</u> 23.04–29.04	<u>7.05±5</u> 2.05–13.05	<u>20.04±2</u> 18.04–22.04	<u>27.04±3</u> 23.04–29.04	<u>10.05±3</u> 7.05–13.05	<u>17.04±1</u> 16.04–18.04	<u>24.04±2</u> 22.04–26.04	<u>7.05±5</u> 3.05–12.05
Продолжительность, сут.	<u>18±4</u> 13–22			<u>20±3</u> 17–23			<u>20±4</u> 17–24		

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

значения этого показателя, вероятно, обусловлены относительно близким расположением мест зимовок половозрелых особей жерлянок и меньшей дистанцией их миграции из нерестового водоёма.

Таблица 2

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

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

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

R. ridibunda 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. 2). В целом для *R. ridibunda* характерен наименее продолжительный период прибытия особей на нерестилища. Он составляет в среднем от 10 сут. до 21 дня (6 – 23 сут.) (см. табл. 1).

Сравнение среднесуточных дат наступления фенологических фаз нерестовых миграций исследованных видов бесхвостых амфибий в трёх озёрах показало (критерий Краскела – Уоллиса) значимые различия по срокам начала ($P < 0.03$) и кульминации ($P < 0.03$) этого явления (табл. 3). 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 (табл. 4). В отдельные годы в течение этой фазы миграций *B. bombina* и *R. ridibunda* наблюдались ночные понижения температуры до -3.8 и -2.0°C соответственно, тогда как начало миграции у *P. fuscus* всегда происходило 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 *R. ridibunda* была значительно более высокой, чем у *P. fuscus* и *B. bombina* (17.0°C против 12.4 и 12.0°C 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 *R. ridibunda* – ниже 11.2°C (минимум – 7.9°C).

Таблица 3

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

Фенологическая фаза явления	Популяция	H/P
Начало	Садок	0.74/0.03
	Лебяжье	9.85/0.007
	Кругленькое	7.20/0.03
Кульминация	Садок	8.78/0.01
	Лебяжье	9.55/0.008
	Кругленькое	7.20/0.03
Окончание	Садок	1.34/0.51
	Лебяжье	0.96/0.62
	Кругленькое	1.80/0.41

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

Первые особи *P. fuscus* во всех исследованных популяциях прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 3.7 – 4.5°C (табл. 5). При этом сходная температура характерна для горизонтов почвенного профиля и зимовальных камер, в которых происходит зимовка этих амфибий (Ермохин и др., 2013).

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 (Blab, 1986). По-

этому, 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.

Таблица 4

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}	9.4 ± 1.2 8.3–11.5	12.4 ± 2.6 8.9–14.9	16.9 ± 2.3 13.5–19.3
	T_{min}	5.6 ± 1.8 4.0–7.6	5.82 ± 1.3 4.5–7.4	12.5 ± 1.6 10.9–14.2
	T_{max}	13.8 ± 3.1 9.3–17.1	17.4 ± 3.9 12.9–21.3	21.9 ± 3.3 17.0–25.5
<i>B. bombina</i>	T_{cp}	8.9 ± 5.4 3.8–16.3	12.0 ± 3.1 8.8–16.2	14.9 ± 3.0 11.3–18.2
	T_{min}	2.3 ± 6.0 -3.8–12.2	5.2 ± 3.5 0.3–9.9	7.2 ± 2.8 4.2–10.9
	T_{max}	14.4 ± 9.0 1.2–22.9	18.9 ± 4.8 12.9–24.3	20.9 ± 3.8 16.4–25.8
<i>R. ridibunda</i>	T_{cp}	8.6 ± 3.5 4.6–11.4	17.0 ± 3.6 14.0–21.1	15.4 ± 3.3 13.1–19.2
	T_{min}	1.3 ± 3.2 -2.0–4.4	11.2 ± 4.4 7.9–16.2	8.1 ± 4.9 4.1–13.7
	T_{max}	14.7 ± 4.6 9.4–17.6	22.1 ± 4.1 19.2–26.8	22.5 ± 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. 6). Максимальная температура воды в течение суток в оз. Садок на 5°C ниже (см. табл. 5), 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 па- водковых вод из р. Медведица.

B. bombina приходила в нерестовые водоёмы при достижении порогового значения среднесуточной температуры воды 8.0 – 10.7°C (см. табл. 5). 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. 6) обусловлены более низкими значениями минимальной температуры воды в течение суток в оз. Садок (см. табл. 5) 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 *R. ridibunda* 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 *R. ridibunda* 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. 6): 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.

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. 7). На оз. Садок подобные различия менее выражены из-за раннего прибытия *R. ridibunda*. На этом водоёме обнаружены только различия по минимальной температуре воды при наступлении кульминации

Таблица 5

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

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

($P < 0.001$) и окончания ($P = 0.003$) нерестовых миграций.

Межвидовые различия обусловлены в основном термобιологическими особенностями *P. fuscus* по сравнению с *R. ridibunda* и *B. bombina*, хорошо выраженными в течение всего пе-

риода нерестовых миграций на озёрах Лебяжье и Кругленькое (табл. 8). 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 *R. ridibunda* на нерест. Эти различия зна-

Таблица 6

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>R. ridibunda</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.

чимы в основном в период начала и кульминации нерестовых миграций исследованных видов.

Отличия между *R. ridibunda* и *B. bombina* оказались несущественными, не носят устойчивого характера, выражены только в отдельных озёрах и по одному из температурных параметров. 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. 7; post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 5.23, P = 0.01$; $T = 6.03, P = 0.004$ соответственно), чем у *R. ridibunda* (см. табл. 5).

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 *R. ridibunda*, большинство особей которой прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 14.9 – 18.2°C (в течение суток не ниже 8.3°C).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

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 котловин 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 *R. ridibunda* в конкретные нерестовые озёра оказывает значительное влияние расстояние от мест зимовки в русле

Таблица 7

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	
		<i>W, P</i>	$\frac{F}{P}$	<i>W, P</i>	$\frac{F}{P}$	<i>W, P</i>	$\frac{F}{P}$
Начало	Среднесуточная	0.008	$\frac{3.52}{0.12}$	0.02	$\frac{45.82}{<0.001}$	0.18	$\frac{59.41}{<0.001}$
	min	0.21	$\frac{0.84}{0.46}$	0.01	$\frac{41.57}{0.001}$	0.98	$\frac{49.58}{<0.001}$
	max	0.04	$\frac{0.60}{0.58}$	0.04	$\frac{38.24}{<0.001}$	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	0.02	$\frac{0.16}{0.86}$	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. Условные обозначения см. табл. 6.

Таблица 8

Межвидовые различия *P. fuscus* от *R. ridibunda* 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>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. ridibunda</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
	min	—	—	<u>9.73</u> <0.001	<u>7.21</u> 0.002	<u>7.34</u> 0.005	<u>10.02</u> 0.001
	max	—	—	<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
	min	<u>4.74</u> 0.02	—	<u>5.43</u> 0.01	—	<u>7.34</u> 0.005	<u>5.53</u> 0.02
	max	—	—	<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	—	—	—	—	—	—
	min	—	<u>4.96</u> 0.02	—	—	—	—
	max	—	—	—	—	—	—

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 *R. ridibunda* 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, *R. ridibunda*, 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 *R. ridibunda* в районе исследований мигрирует не

сплошным фронтом, а по достаточно узким, пространственно ограниченными 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).

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 (Juszczuk, 1974) указывают на 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).

Только по популяциям *R. ridibunda* данные, полученные в долине р. Медведица, оказались близки к имеющимся сведениям о температурных параметрах начала нерестовых миграций 8.8 – 16.3°C (см. табл. 3) 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. 1), 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).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ фенологии нерестовых миграций *B. bombina*, *P. fuscus*, *R. ridibunda* 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* → *R. ridibunda*. 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 параметры, характеризующие нерестовые миграции массовых видов бесхвостых амфибий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 176 с.
- Дунаев Е. А. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М. : МосгорСЮН. 84 с.
- Ермохин М. В. 2000. Экологическая структура маргинальных участков речных биоценозов в переходной зоне вода – суша : дис. ... канд. биол. наук. Самара. 192 с.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Совр. герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. 2013. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Совр. герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.
- Жукова Т. И., Широкова В. Б. 1979. Анализ репродуктивного цикла озерной лягушки на Северном Кавказе по степени зрелости гонад // Герпетология. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 13 – 18.
- Иванова Н. Л., Жигальский О. А. 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоёмы Среднего Урала // Экология. № 5. С. 361 – 368.
- Коломыц Э. Г. 2003. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М. : Наука. 371 с.
- Корн П. С. 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологическо-

го разнообразия : стандартные методы для земноводных. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 117 – 127.

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

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

Левицкая Н. Г., Шаталова О. В., Иванова Г. Ф. 2009. Обзор средних и экстремальных характеристик климата Саратовской области во второй половине XX – начале XXI века // Аграрный вестник Юго-Востока. № 1. С. 30 – 33.

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

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

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

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

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

Blab J. 1986. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien // Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. Bonn : Kilda Verlag. H. 18. 150 s.

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

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

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

Gelder van J. J., Hoedemaekers H. C. M. 1971. Sound activity and migration during the breeding period of *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *Rana esculenta* L. // J. of Animal Ecol. Vol. 40, № 3. P. 559 – 568.

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

Kowalewski L. 1974. Observations on the phae-nology and ecology of Amphibia in the region of Częstochowa // Acta zool. Crac. Vol. 19. P. 391 – 460.

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

Regester K. J., Lips K. R., Whiles M. R. 2005. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois // Oecologia. Vol. 147, № 2. P. 303 – 314.

SPAWNING MIGRATION PHENOLOGY OF ANURAN AMPHIBIANS
IN THE MEDVEDITSA RIVER VALLEY (SARATOV REGION)

M. V. Yermokhin ¹, G. A. Ivanov ¹, and V. G. Tabachishin ²

¹ *Saratov State University named after N. G. Chernyshevsky*

33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia

E-mail: ecoton@rambler.ru

² *Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*

24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia

E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

On the basis of our long-term field investigations on three floodplain lakes in the Medveditsa River valley (Saratov region) carried out in 2009 – 2013, phenology features of the spawning migrations of *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, and *Rana ridibunda* were revealed. The defined dates of main phases of this phenomenon (the beginning, culmination, and termination) and the critical values of water temperature in the spawning waterbodies at those times were established. The specific temperature parameters characterizing the three surveying anuran amphibian species at start of each spawning migration phase is shown. The inter-population differences of the species are insignificant and caused by local features of a certain spawning waterbody (its location in a river's valley, high water effects, weather conditions of a certain year, and the remoteness from the hibernation place). Generalization of the interspecific differences has allowed establishing an exact temporary sequence of the arrival of anuran amphibian species to their spawning waterbodies, steadily reproduced in all the studied spawning lakes during a number of years: *P. fuscus* → *B. bombina* → *R. ridibunda*.

Key words: Amphibia, Anura, *Pelobates fuscus*, *Bombina bombina*, *Rana ridibunda*, phenology, migration.