

УДК 597.833(470.44)

**ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ  
ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ – *PELOBATES FUSCUS*  
(PELOBATIDAE, AMPHIBIA)  
В УСЛОВИЯХ ТРАНСФОРМАЦИИ КЛИМАТА  
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

**М. В. Ермохин<sup>1</sup>, В. Г. Табачишин<sup>1,2</sup>, Г. А. Иванов<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Саратовский национальный исследовательский государственный университет  
имени Н. Г. Чернышевского*

*Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

*E-mail: ecoton@rambler.ru*

<sup>2</sup> *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 18.08.15 г.

**Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья.** – Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. – Рассматриваются закономерности изменения календарных дат начала, окончания и продолжительности зимовки чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в долине р. Медведица (Лысогорский район, Саратовская область) в период с 1892 до 2014 г. Показано сокращение продолжительности зимовки в среднем на 7 сут. за последние 120 лет, обусловленное сдвигом даты начала зимовки на более поздние сроки и даты окончания зимовки на более ранние сроки. Изменения даты окончания зимовки начали формироваться в основном с 1950-х гг., а начала зимовки – в 1980-х гг. и значительно ускорились в 2002 – 2014 гг. Периодичность изменения даты начала и окончания зимовки обусловлена в основном циклами суровости зим (8–9 лет) и водности – засушливости (циклы Брикнера: 36 – 38 лет). В результате анализа температурного режима в почвенном профиле показано, что сокращение продолжительности зимовки обусловлено в основном за счет более раннего начала нерестовых миграций половозрелых особей данного вида в весенний период. Глубина залегания особей данного вида в почвенном профиле устойчиво сокращается с начала 1980-х гг. до 2014 г. Разработаны прогностические модели, позволяющие предполагать прекращение перемещения особей данного вида в почвенном профиле из горизонтов, в которых они находятся в период активности, к 2050 г., а также значительное сокращение продолжительности зимовки или даже возможное ее полное исчезновение как фазы годового цикла в течение 315 лет при сохранении современного климатического тренда.

*Ключевые слова:* *Pelobates fuscus*, фенология, зимовка, трансформация климата, Саратовская область.

**Phenological changes of the wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions of the northern Lower-Volga region.** – Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A. – Regularities of the changes of calendar dates of the start, end and duration of *Pelobates fuscus* wintering in the Medveditsa river valley (Lysogorsky district, Saratov region) within the period from 1892 until 2014 are considered. A reduction of the wintering duration by 7 days (on the average) over the last 120 years is shown, due to a shift of the start wintering date to a later date and that of the end wintering date to an earlier date. Such changes of the end and start wintering dates mainly began to emerge since the 1950s and 1980s, respectively,

and significantly accelerated in 2002 – 2014. The periodicity of changes of the start and end wintering dates is mainly due to the winter severity cycles (8–9 years) and the humidify – aridity ones (the Brückner cycle of 36 – 38 years). Our analysis of the temperature regime over the soil profile shows that the shortening of wintering is mainly caused by the earlier start of the spawning migration of mature individuals of this species in the spring. The depth of location of *P. fuscus* individuals in the soil profile has been decreased steadily from the early 1980s until 2014. Predictive models have been developed to allow one to suppose the termination of movement of *P. fuscus* individuals in the soil profile from the horizons where they are in the period of activity by 2050, as well as a significant reduction in the wintering duration or even its complete disappearance as a phase of the annual cycle during 315 years provided that the modern climatic trend will remain.

*Key words:* *Pelobates fuscus*, phenology, wintering, climate transformation, Saratov region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-167-185

## ВВЕДЕНИЕ

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

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

Наиболее существенные фенологические изменения характерны для событий годового цикла организмов, происходящих весной и осенью, причем весенние события характеризуются более значительными темпами изменения по сравнению с осенними (Ibanez et al., 2010). Фенологические сдвиги в годовом цикле организмов могут служить одним из наиболее очевидных последствий глобального потепления климата и могут быть использованы в качестве индикаторных событий для оценки степени климатических изменений (Møller, 2015).

Выявление закономерностей изменения репродуктивной фенологии амфибий в условиях трансформации климата необходимо для научно обоснованной организации природоохранных мероприятий на нерестовых водоёмах и маршрутах их

миграций (Paton, Crouch, 2002). Причем, температурные адаптации локальных популяций конкретных видов, особенно у холоднокровных животных, могут быть существенны для оценки масштабов временного сдвига фенологических фаз репродуктивного цикла (Sparks et al., 2007). Исследование многолетней динамики фенологии периода зимовки позволит оценить влияние трансформации климата в течение продолжительного периода времени, а также провести анализ последствий этих изменений для современного экологического состояния и перспектив локальных популяций конкретных видов бесхвостых амфибий.

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

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

Цель данной работы – оценка трансформации основных параметров зимовки *P. fuscus* (даты начала и окончания, продолжительность зимовки в целом и фазы предзимовочной эстивации, глубина размещения в почвенном профиле) в условиях изменения климата на севере Нижнего Поволжья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При исследовании фенологии зимовки *P. fuscus* анализировали следующие основные показатели: даты прекращения наземной активности вида, наступления состояния оцепенения в зимовальных камерах (дата начала зимовки –  $H_1$ ) и начала нерестовых миграций (прекращение зимовки –  $H_2$ ), а также продолжительность

зимовки ( $H$ , сут.), фазы предзимовочной эстивации ( $E$ , сут.) и глубину залегания зимующих особей в почвенном профиле ( $S$ , см).

Пороговая температура среды (почвы, воды, воздуха), при которой возможна активность *P. fuscus* вне почвенного профиля, была установлена ранее и составляет в среднем  $4.5^{\circ}\text{C}$  (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Данная температура в горизонте почвенного профиля, в котором находятся особи чесночниц, ограничивает период времени между двумя фенологическими датами: начало и окончание зимовки. Продолжительностью зимовки считали промежуток времени между датой наступления оцепенения особей *P. fuscus* в зимовальных камерах (при  $4.5^{\circ}\text{C}$ ) в почвенном профиле при температуре почвы  $3.5^{\circ}\text{C}$  и датой начала нерестовых миграций (при переходе температуры почвы в горизонте зимовки через  $4.5^{\circ}\text{C}$  в положительную сторону).

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

Дату начала нерестовых миграций определяли по появлению первых особей *P. fuscus*, перемещающихся от мест зимовки в нерестовый водоём, проводя учёты в 2009 – 2014 гг. Учёты выполняли методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Корн, 2003; Сопн, Вугу, 1990), установленными вокруг исследуемых водоёмов в период схода снежного покрова за 3 – 5 сут. до начала нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). В данном исследовании использовали метод частичного огораживания нерестовых водоёмов: вокруг каждого из озёр было установлено не менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый (Ермохин, Табачишин, 2011; Ермохин и др., 2012; Беляченко и др., 2014). Ловчие цилиндры осматривали ежедневно один раз в сутки в утренние часы.

Для определения возможности наземной активности особей в конкретные дни и даты ее прекращения использованы оригинальные данные о состоянии погоды (минимальная температура и минимальная относительная влажность воздуха), полученные на исследуемых участках, а также ретроспективные данные, установленные на ближайшей к месту исследования действующей метеостанции «Октябрьский городок» (WMO 34163). Ретроспективные данные получены для периода с 1892 по 2005 г. из архива погоды (Среднегодовая средняя..., 2005), с 2006 по 2008 г. – из архива погоды (Архив погоды..., 2014), с 2009 по 2014 г. использованы оригинальные данные, собранные авторами на песчаных гривах вблизи нерестовых озёр при помощи логгеров DT-172.

Логгеры были установлены на затененных участках северо-восточной экспозиции на уровне почвы на расстоянии не более 50 – 80 м от нерестового водоёма

исследуемой локальной популяции *P. fuscus*. Температуру воздуха измеряли с точностью до 0.1°C, относительную влажность воздуха – с точностью до 0.1%. Измерения параметров проводились в автоматическом режиме круглосуточно с периодичностью 3 ч (8 раз в сутки) с последней декады марта по последнюю декаду ноября, синхронно со снятием данных по временной схеме, принятой метеостанциях сети Росгидромета.

Температуру почвы регистрировали с точностью до 0.5°C с использованием термохронов iButton DS1921-F5, установленных на глубине 1.5, 2 и 2.5 м от поверхности почвы в горизонтах почвенного профиля, наиболее характерных для расположения зимовальных камер *P. fuscus* (Ермохин и др., 2013 б). Температуру определяли с ноября по май 2013 – 2015 гг. круглосуточно синхронно со временем регистрации данных на метеостанциях сети Росгидромета. Глубина залегания особей в почвенном профиле ( $S$ , см) была определена как наибольшая глубина в течение периода зимовки *P. fuscus*, на которой температура почвы составляла 3.5°C. В 2013–2014 гг. она была установлена по данным сезонной динамики температуры в период с ноября по май на глубине 1.5, 2.0 и 2.5 м. В период с 1963 по 2012 г. для определения этого показателя были использованы ретроспективные посуточные данные о динамике температуры в почвенном профиле (на глубине 2, 5, 10, 15, 20, 40, 60, 80, 120, 160, 240 и 320 см), полученные по результатам измерений на метеостанции «Октябрьский городок» (WMO 34163) (Температура почвы..., 2014).

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

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

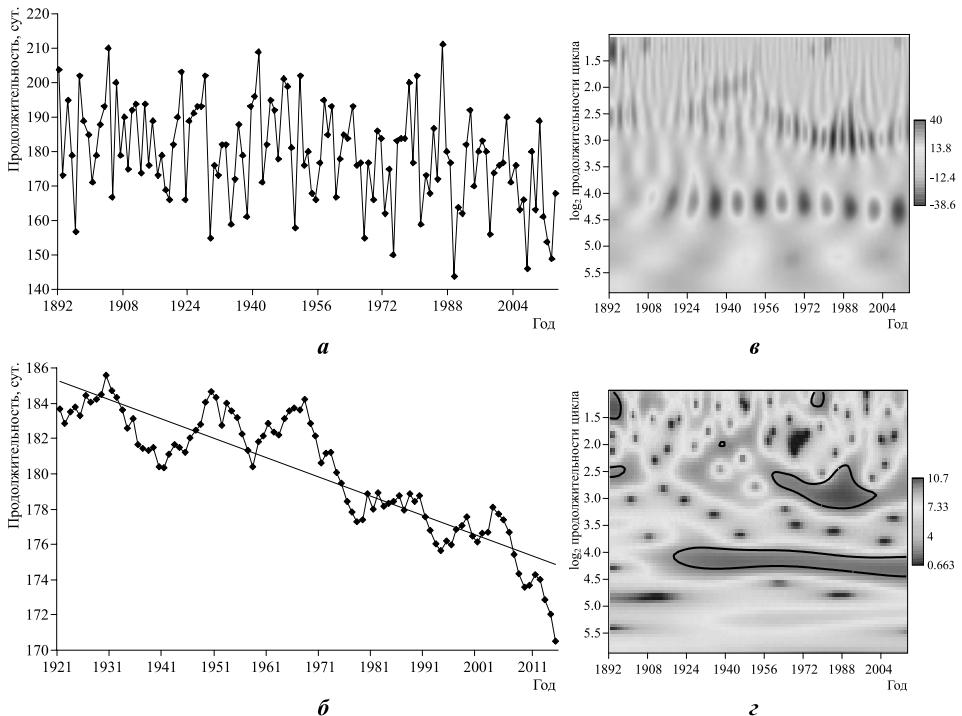
Тренды изменения показателей анализировали с использованием метода линейной регрессии. Значимость зависимостей определяли по  $F$ -критерию Фишера, а значимость коэффициентов регрессионных моделей оценивали по  $t$ -критерию Стьюдента. Долю объясняемой дисперсии фактических данных устанавливали по коэффициенту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

Периодичность изменения исследованных параметров зимовки во временных рядах данных устанавливали методом вейвлет-анализа (непрерывное вейвлет преобразование, функция Морле). Величину периода значимых циклов определяли графически по участкам локальной мощности вейвлет-спектров (Астафьева, 1996; Torgence, Compo, 1998). Конкретные проявления цикличности признавали значимыми при  $P < 0.05$  ( $\chi^2$ -тест по методике К. Торренса и Г. П. Компо (Torgence, Compo, 1998)).

Статистическую обработку материала выполняли с использованием пакетов программ Excel, PAST 2.17c (Hammer et al., 2001), Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Продолжительность зимовки *P. fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г. варьирует в широких пределах от 144 до 211 сут. в среднем (в среднем  $179 \pm 14$  сут. без учета предзимовочной эстивации). Причем следует отметить, что оба экстремальных значения были установлены в период с 1892 по 2014 г. Сравнительный анализ продолжительности зимовки в различные интервалы времени в течение этого периода показал, что с середины XX в. этот параметр стал постепенно снижаться (рис. 1, а). В конце XIX – первой половине XX в. продолжительность зимовки в среднем составляла 184–185 сут. (табл. 1), а в 1951 – 2014 гг. она была значимо меньше – в среднем 173 – 178 сут. (критерий Краскела – Уоллиса:  $H = 13.99$ ,  $P = 0.003$ ; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни с учетом



**Рис. 1.** Динамика и цикличность изменения продолжительности зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: а – динамика параметра; б – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); в – вейвлет-спектр преобразования Морле; з – скейлграмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при  $P = 0.05$ ; критерий  $\chi^2$ )

поправки Бонферрони: 1952 – 1981 гг. и 1982 – 2014 гг. –  $P = 0.01$ ). Обнаруженные различия во многом обусловлены заметным сокращением продолжительности зимовки в период с 2002 по 2014 г. по сравнению с периодом 1982 – 2001 гг. (в сред-

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

нем 166 и 176 сут. соответственно; критерий Манна – Уитни:  $U = 94.5$ ,  $P = 0.14$ ). Кроме того, следует отметить значительное увеличение размаха варьирования этого показателя (на 15 сут.) в течение исследуемого периода: с 53 сут. в течение 30 лет в период с 1892 по 1981 г. (от 52 до 54 сут.) до 67 сут. с 1982 по 2014 г.

Таблица 1

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

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

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

Анализ линейного тренда, значимого для данных, полученных методом скользящей средней за 30 лет, предшествовавших данному году (рис. 1, б), показал, что темпы сокращения периода зимовки соответствуют 11 сут. за 100 лет (табл. 2). Поскольку в течение последнего десятилетия (2002 – 2014 г.) наблюдаются существенные отклонения от вековых тенденций трансформации продолжительности зимовки, этот период был проанализирован отдельно. Анализ линейного тренда за этот период времени показал, что темпы изменения данного параметра существенно увеличились и достигают 57 сут. за 100 лет (см. табл. 2). С учетом трансформации скорости продолжительность зимовки в среднем сократилась на 18 сут. по сравнению с последним десятилетием XIX в. (см. табл. 1).

Для динамики продолжительности зимовки *P. fuscus* характерна цикличность, обусловленная наличием колебаний данного параметра с периодом 8 и 18 лет (рис. 1, в, г). Причем первый тип цикла относительно неустойчив во времени и значимо действовал только в конце XIX и во второй половине XX в. (в период с середины 1950-х до начала 1990-х гг.), а второй, более продолжительный, стабильно воспроизводится с 1915 г. до настоящего времени. Он соответствует по продолжительности одному из вариантов лунного цикла с периодом 18.6 лет (Астафьева, 1996), обуславливающему планетарные нутационные процессы и климатические колебания.

**Таблица 2**

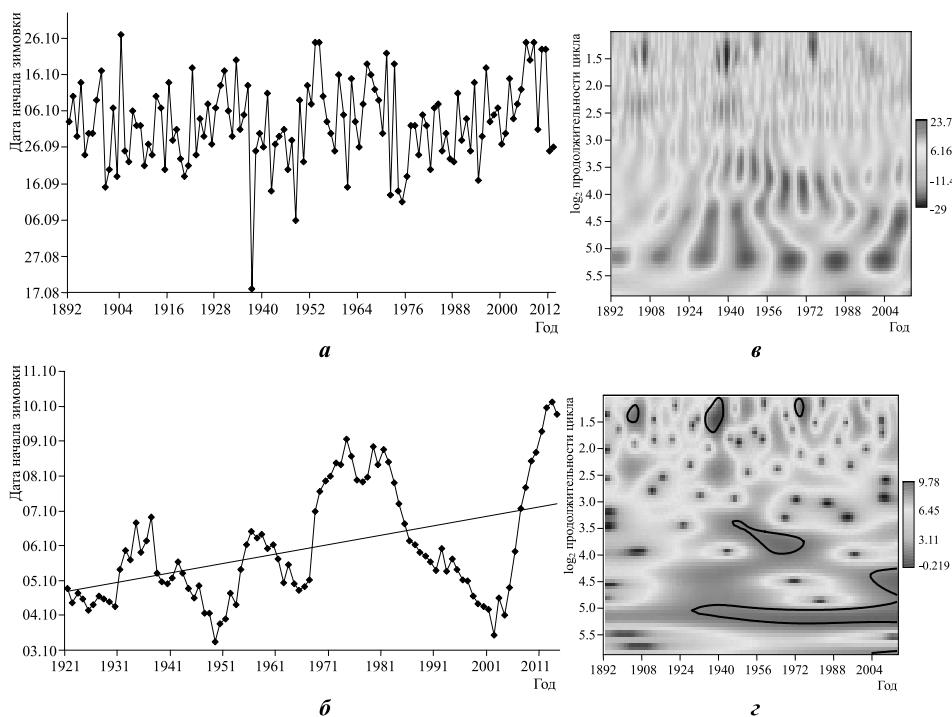
Коэффициенты регрессионных уравнений и оценка качества моделей, описывающих тенденции изменения параметров зимовки в период с 1892 по 2014 г. и с даты возникновения последнего устойчивого тренда (линейное сглаживание за период 30 лет)

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

Продолжительность предзимовочной эстивации может существенно сокращать период активности *P. fuscus* в течение теплого времени года. В этот период, как правило, наблюдается относительная влажность воздуха ниже 50%. При таких метеорологических условиях эти амфибии, с одной стороны, не появляются на поверхности грунта и не имеют возможности питаться, а с другой – не впадают в состояние зимнего оцепенения и расходуют запас питательных веществ, накопленный к данному моменту времени. Поэтому данный период фактически не включается в период зимовки. Продолжительность предзимовочной эстивации составляла в среднем 13 сут. (медиана), варьирует от 3 до 86 сут. (рис. 2, а, б; см. табл. 1). Наибольшие значения этого показателя характерны для аномально засушливых лет, в течение которых чесночницы прекращают наземную активность через 3 – 5 сут. после последнего дождя (иногда в первой половине июля) и возобновляют её только следующей весной после периода зимовки. Подобные периоды встречаются относительно редко и обычно соответствуют минимумам увлажнения, повторяющимся в регионах с континентальным климатом, для которых характерны циклы Брикнера, возникающие с периодичностью 35 – 38 лет (рис. 2, в, г) (Шнитников, 1950). На территории северной части Нижнего Поволжья подоб-

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

ные аномальные засухи в течение последних 120 лет возникали трижды: в середине 30-х, в середине 70-х гг. XX в. и в 2009 – 2011 гг.).

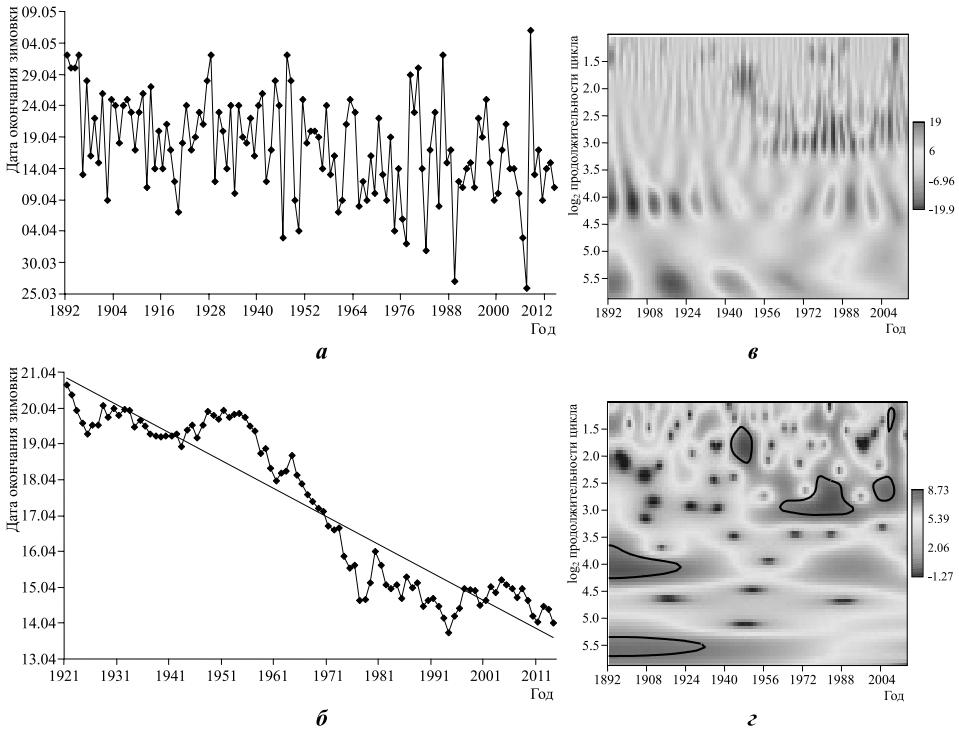


**Рис. 2.** Динамика и цикличность изменения даты начала зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра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

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

*Дата начала зимовки.* Зимовка *P. fuscus* в течение анализируемого периода наступала в среднем 2 октября (варьировала от 18 августа – в 1938 г. до 27 октября в 1905 г.). В целом за последние 120 лет отмечено относительно небольшое смещение этой даты на более ранние сроки (около 5–6 сут.) (см. табл. 1). Сравнение

средних значений за относительно большие (30-летние) промежутки времени в течение исследуемого периода не показало существенных различий (критерий Краскела – Уоллиса:  $H = 4.59$ ,  $P = 0.20$ ). Однако в 2002 – 2014 гг. смещение даты начала зимовки на более поздние сроки относительно последнего десятилетия XIX – начала XX в. составило в среднем 12 сут. (рис. 3, *a*, *б*). Сравнительный анализ векового тренда и трансформации данного показателя в течение последнего десятилетия показал резкое увеличение скорости его изменения более чем в 20 раз (с 3 сут. до 61 дня/100 лет: см. коэффициенты соответствующих регрессионных уравнений в табл. 2).

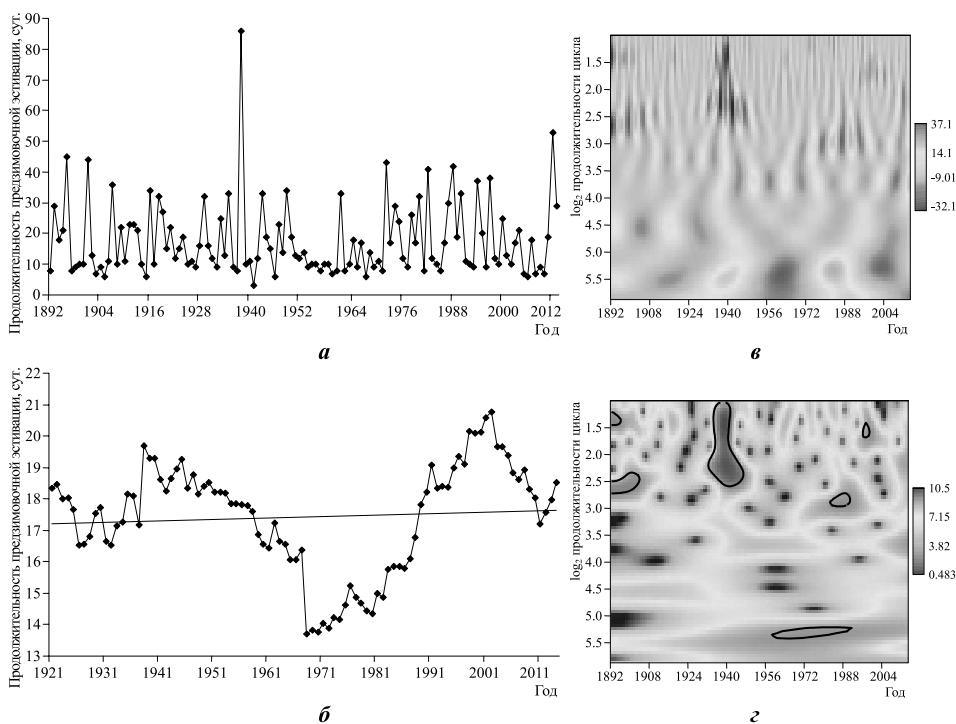


**Рис. 3.** Динамика и цикличность изменения даты окончания зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при  $P = 0.05$ ; критерий  $\chi^2$ )

Цикличность изменения даты начала зимовки обусловлена колебаниями данного показателя с периодом 16 и 36 лет (см. рис. 3, *в*, *г*). Причем первый вариант цикла неустойчив и действовал только в 40 – 70-х гг. XX в., а второй, соответствующий по продолжительности циклу Брикнера (около 36 лет), существовал в те-

чение всего исследуемого временного периода, но приобрел статистическую значимость (анализ распределения мощности после вейвлет преобразования, функция Морле:  $P < 0.05$ ) со второй половины 20-х гг. XX в. и действует до настоящего времени.

*Дата окончания зимовки.* Зимовка *P. fuscus* в период с 1892 по 2014 г. завершилась (начиналась миграция половозрелых особей в нерестовые водоёмы) в среднем 17 апреля (наиболее раннее окончание предполагается 29 марта 2007 г., наиболее позднее – 9 мая 2008 г.). Следует отметить, что оба экстремальных значения данного показателя обнаружены в течение двух лет последнего десятилетия исследуемого промежутка времени (рис. 4, а). Размах варьирования даты окончания зимовки существенно увеличился в период с 1982 по 2014 г. и составил 41 сут., тогда как за предыдущее столетие (1892 – 1981 г.) он варьировал в различные периоды времени в ограниченных пределах 25 – 29 сут.



**Рис. 4.** Динамика и цикличность изменения продолжительности предзимовочной эстивации *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: а – динамика параметра; б – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); в – вейвлет-спектр преобразования Морле; з – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при  $P = 0.05$ ; критерий  $\chi^2$ )

Для этого показателя характерен наиболее существенный фенологический сдвиг (по сравнению с датой начала зимовки), который составил в среднем 7 сут. (рис. 4, б; см. табл. 1). Средняя дата окончания зимовки в период с 1982 по 2014 г. значимо более ранняя по сравнению с таковой в конце XIX – первой половине XX в. (критерий Краскела – Уоллиса:  $H = 16.57$ ,  $P = 0.0009$ ; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни с учетом поправки Бонферрони для уровня значимости: при сравнении с периодом 1892 – 1921 гг.  $P = 0.008$ , с периодом 1922 – 1951 гг.  $P = 0.01$ ). Анализ векового тренда даты окончания зимовки показал, что скорость её изменения соответствует 8 сут./100 лет, причем она относительно слабо изменяется в течение последнего десятилетия и достигает 9 сут./100 лет.

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

*Глубина залегания в почвенном профиле.* Зимовка *P. fuscus* обычно регистрируется в горизонте почвенного профиля с температурой около 3.5°C. Такая температура в течение периода с 1963 по 2014 г. в среднем достигается на глубине около 200 см. Минимальная глубина залегания особей данного вида в период зимовки была возможна в 2002 г. (80 см), максимальная – в 1971, 1972 и 1981 гг. (более 300 см). За исследуемый период произошло существенное уменьшение глубины зимовки чесночниц в почвенном профиле с 238 см (в среднем в 1963 – 1981 гг.) до 150 см (в среднем в 2002 – 2014 гг.) (рис. 5, а, б; см. табл. 1).

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

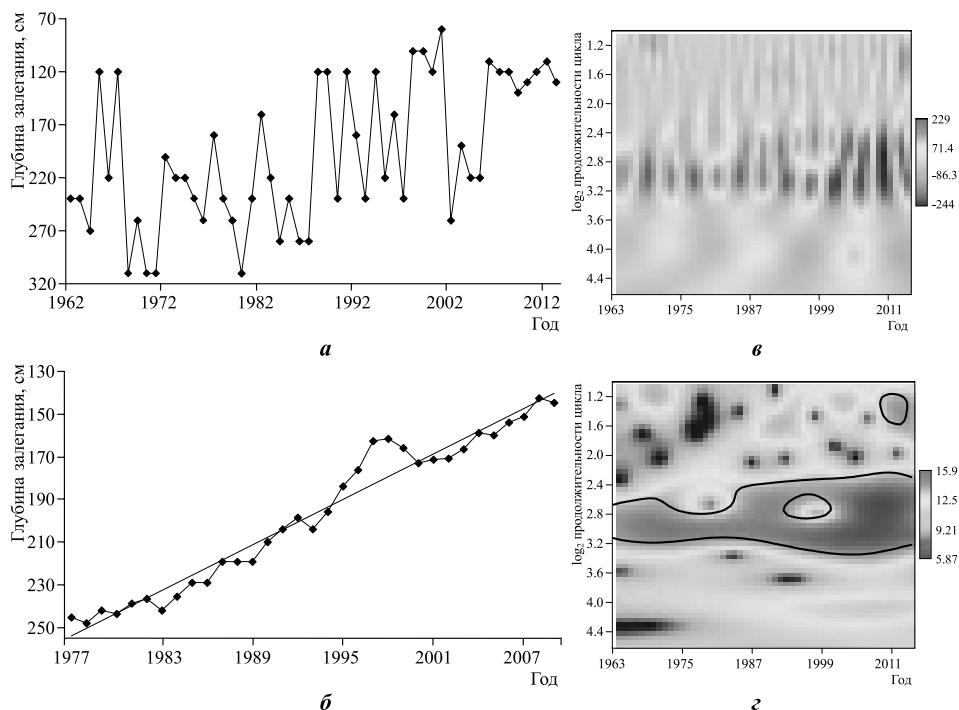
Анализ линейного тренда этого показателя в течение исследуемого периода показал, что скорость сокращения глубины залегания особей чесночниц в период зимовки во второй половине XX – в начале XXI в. составляет около 35 см за 10 лет (см. табл. 1). Наблюдаются некоторые циклические закономерности изменения глубины залегания в почвенном профиле особей чесночницы обыкновенной в период зимовки с периодом около 8–9 лет, сохраняющиеся в течение последних 50 лет (рис. 5, в, г).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенный анализ фенологических особенностей зимовки *P. fuscus* показал, что отдельные параметры этой фазы годового цикла в различной степени чувствительны к трансформации климата на территории севера Нижнего Поволжья. Наибольшим изменениям оказалась подвержена продолжительность зимовки, ко-

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

торая за последние 120 лет сократилась в среднем на 22 дня, причем около 50% величины сокращения этого параметра произошло за последние 10–12 лет.



**Рис. 5.** Динамика и цикличность изменения глубины залегания в почвенном профиле *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1963 по 2014 г.: *а* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживание по данным за 15 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при  $P = 0.05$ ; критерий  $\chi^2$ )

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

Очевидно, что согласованно с сокращением продолжительности зимовки увеличивается период «активной» фазы годового цикла этого вида амфибий. Под «ак-

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

Существенное смещение даты начала метеорологической весны на более ранние сроки отмечено на территории практически всего северного полушария (Sparks, Smithers, 2002; Schwartz et al., 2006). Как следствие, для многих видов амфибий установлено значительное смещение даты начала весенних нерестовых миграций на более ранние сроки (Tryjanowski et al., 2003; Todd, Winne, 2006; Todd et al., 2011; Arnfield et al., 2012). Установлено также, что дата начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий хорошо коррелирует со средней температурой за период, предшествующий нересту (Terhivuo, 1988). Поэтому выход бесхвостых амфибий из состояния зимнего оцепенения и начало нерестовых миграций, очевидно, определяются погодными условиями достаточно длительного периода, предшествующего нересту. В условиях северной части Нижнего Поволжья продолжительность такого периода составляет около 10 сут. Анализ оригинальных и архивных данных по температурному режиму в почвенном профиле на глубине зимовки *P. fuscus* соответствует средней температуре воздуха за предшествующий период именно такой продолжительности. Сходный методический подход, учитывающий среднюю температуру за существенный предшествующий период (40 сут.), был применен для прогнозирования даты начала нерестовых миграций *Bufo bufo* в Англии (Reading, 1998).

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

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

В условиях долин рек на севере Нижнего Поволжья в течение последнего десятилетия наблюдается существенное сокращение водности нерестовых озер. Многие из таких водоёмов сокращают продолжительность гидропериода до величины значительно меньшей продолжительности развития головастика *P. fuscus* (около 90 сут.). Смещение даты начала нереста на более ранние сроки, очевидно, может существенно повысить вероятность завершения личиночного развития данного вида в водоёмах и их выживаемость на этой стадии развития. Однако подобные последствия имеют достаточное обоснование не для всех видов бесхвостых амфибий (Ермохин и др., 2016). У некоторых видов, например у *Rana temporaria*, смещение начала нерестовых миграций на более ранние даты не сопровождается существенным изменением даты появления кладок в нерестовом водоёме (Scott et al., 2008).

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

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

Кроме существенного смещения календарных дат наступления отдельных событий зимовки как фазы годового цикла и её продолжительности у *P. fuscus* заметные изменения оказалась подвержена глубина размещения особей данного вида в почвенном профиле. В условиях северной части Нижнего Поволжья характерно размещение особей *P. fuscus* в период зимовки на глубине 2 м и более (Ермохин и др., 2013 б), что, очевидно, связано с величиной промерзания легких песчаных грунтов в зимний период (Температура почвы..., 2014). Сходные особенности размещения *P. fuscus* в почвенном профиле на глубине до 2 м обнаружены также в западной части ареала (Savage, 1942). Анализ параметров регрессионной модели, описывающей темпы изменения этого параметра во второй половине

XX – начале XXI в., показал, что при сохранении современного климатического тренда *P. fuscus* прекратят перемещение в почвенном профиле с глубины около 30 см, характерной для их размещения в течение мая – сентября (в период наземной активности), уже к середине XXI в.

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

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архив погоды в Октябрьском городке // Расписание погоды [Электронный ресурс]. 2014. URL: [http://tr5.ru/Архив\\_погоды\\_в\\_Октябрьском\\_городке](http://tr5.ru/Архив_погоды_в_Октябрьском_городке) (дата обращения : 25.05.2014).
- Астафьева Н. М. Вейвлет-анализ : основы теории примеры применения // Успехи физических наук. 1996. Т. 166, № 11. С. 1145 – 1170.
- Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филиппов А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Емельянов А. В. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2014. 148 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов К. М., Халтурин М. Д. Критическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae) : цитометрические биохимические доказательства // Докл. РАН. 2001. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.
- Бялко А. В., Гамбургцев А. Г. Статистика погоды // Природа. 2000. № 12. С. 6 – 10.
- Ердаков Л. Н., Телепнев В. Г. Цикличность в динамике численности рябчика (*Bonasa bonasia* L., 1758) из Новосибирской области // Естественные и математические науки в современном мире : материалы XXVI междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск : Изд-во «СибАК», 2015. С. 88 – 94.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) В пойме р. Медведицы // Современная герпетология. 2010. Т. 10, вып. 3/4. С. 101 – 108.

## ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Сходимость результатов учета 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, вып. 3/4. С. 121 – 131.

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

Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. 2013 а. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Современная герпетология. 2013 б. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.

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

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. Зависимость репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. 2016. Т. 16, вып. 1/2. С. 3 – 13.

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

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

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

Среднегодовая средняя, минимальная и максимальная температура воздуха, количества осадков по годам в пункте Октябрьский Городок // Термограф : архивные данные температуры воздуха и количества осадков [Электронный ресурс]. 2005. URL: [http://thermograph.ru/mon/st\\_34163.htm](http://thermograph.ru/mon/st_34163.htm) (дата обращения : 24.05.2014).

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

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

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

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

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

- Blaustein A. R., Belden L. K., Olson D. H., Green D. M., Root T. L., Kiesecker J. M.* Amphibian Breeding and Climate Change // *Conservation Biology*. 2001. Vol. 15, № 6. P. 1804 – 1809.
- 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 ; London ; New York : CRC Press, 2011. P. 29 – 53.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D.* Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) : evidence from DNA flow cytometry // *Amphibia – Reptilia*. 2001. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.
- Corn P. S., Bury R. B.* Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland. General Technical Report PNW-GTR-275, 1990. 34 p.
- Corn P. S., Muths E.* Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation // *Ecology*. 2002. Vol. 83, № 11. P. 2958–2963.
- Corn P. S.* Climate change and amphibians // *Animal Biodiversity and Conservation*. 2005. Vol. 28, № 1. P. 59 – 67.
- Cummins C. P.* UV-B radiation, climate change and frogs – the importance of phenology // *Annales Zoologici Fennici*. 2003. Vol. 40, № 1. P. 61 – 67.
- Gelder van J. J., Hoedemaekers H. C. M.* 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 Ecology*. 1971. Vol. 40, № 3. P. 559 – 568.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D.* PAST : Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.
- Hartel T., Sas I., Pernetta A., Geltsch I. C.* The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review // *North Western J. of Zoology*. 2007. Vol. 3, № 2. P. 127 – 145.
- Ibanez I., Primack R. B., Miller-Rushing A. J., Ellwood E., Higuchi H., Lee S. D., Kobori H., Silander J. A.* Forecasting phenology under global warming // *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*. 2010. Vol. 365, № 1555. P. 3247 – 3260.
- Kowalewski L.* Observations on the phenology and ecology of Amphibia in the region of Częstochowa // *Acta Biologica Cracoviensia. Ser. Zoologia*. 1974. Vol. 19, № 3. P. 391 – 460.
- Loman J.* Primary and secondary phenology. Does it pay a frog to spawn early? // *J. of Zoology*. 2009. Vol. 279, № 1. P. 64 – 70.
- Møller A. P.* Environmental indicators of climate change : phenological aspects // *Environmental Indicators* / eds. R. H. Armon, O. Hänninen. Dordrecht : Springer Netherlands, 2015. P. 39 – 49.
- Paton P. W., Crouch W. B.* Using the Phenology of Pond-Breeding Amphibians to Develop Conservation Strategies // *Conservation Biology*. 2002. Vol. 16, № 1. P. 194 – 204.
- Reading C. J.* The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo* // *Oecologia*. 1998. Vol. 117, № 4. P. 469 – 475.
- Savage R. M.* The burrowing and emergence of the spadefoot toad, *Pelobates fuscus fuscus* Wagler // *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1942. Vol. 112, № 1–2. P. 21 – 35.
- Schwartz M. D., Ahas R., Aasa A.* Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12, № 2. P. 343 – 351.
- Scott W. A., Pithart D., Adamson J. K.* Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria* // *J. of Herpetology*. 2008. Vol. 42, № 1. P. 89 – 96.
- Seimon T.* Global warming from a frog's perspective : a call for immediate action // *Acta Zoologica Lilloana*. 2010. Vol. 54, № 1–2. P. 3 – 10.
- Sparks T. H., Smithers R. J.* Is spring getting earlier? // *Weather*. 2002. Vol. 57, № 5. P. 157 – 166.

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

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

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

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

*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. Vol. 278, № 1715. P. 2191 – 2197.

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

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

*Vasseur D. A., DeLong J. P., Gilbert B., Greig H. S., Harley C. D. G., McCann K. S., Savage V., Tunney T. D., O'Connor M. I.* Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming // *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 2014. Vol. 281, № 1779. P. 2612 – 2612.

*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. Vol. 7, № 2. P. 249 – 257.

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

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