

Репродуктивная экология бесхвостых амфибий: влияние внутренних и внешних факторов

Г. А. Иванов [✉], М. В. Ермохин ¹, В. В. Табачишин ¹, В. Г. Табачишин ²

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

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

Информация о статье

Обзорная статья

УДК 597.833:591.526

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26>

EDN: XXXIUN

Поступила в редакцию 17.12.2022,
после доработки 23.01.2023,
принята 23.01.2023
опубликована 30.06.2023

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Аннотация. Показано влияние внутренних (вес тела самки, упитанность) и внешних экологических факторов на репродуктивные параметры самок, а также на экологию репродуктивного периода половозрелых особей бесхвостых амфибий. К числу наиболее существенных репродуктивных характеристик самок отнесены число яиц в кладке, доля половых продуктов от веса самки (вклад в размножение), средний вес яиц. На количественное выражение этих параметров наибольшее влияние оказывают вес тела самки, а также эколого-метеорологические условия ее активности в течение года, предшествовавшего нересту, и условия зимовки. Доля половых продуктов от веса самки у бесхвостых амфибий обычно находится в диапазоне от 13 до 30%. Потепление климата может оказывать прямое влияние на репродуктивные параметры самок, выживаемость метаморфов, а также на фенологию нерестового периода.

Ключевые слова: бесхвостые амфибии, репродуктивные параметры, вклад в размножение, трансформация климата, фенология размножения

Образец для цитирования: Иванов Г. А., Ермохин М. В., Табачишин В. В., Табачишин В. Г. 2023. Репродуктивная экология бесхвостых амфибий: влияние внутренних и внешних факторов // Современная герпетология. Т. 23, вып. 1/2. С. 3 – 26. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26>, EDN: XXXIUN

ВВЕДЕНИЕ

Особенности репродуктивной экологии бесхвостых амфибий относятся к ключевым параметрам, необходимым для понимания современного состояния и научно обоснованного прогнозирования краткосрочных и среднесрочных перспектив их популяций. Исследование данных аспектов представляется важным, поскольку бесхвостые амфибии относят к животным наиболее уязвимым к трансформации климата (Alford, 2010). Со второй половины XX в. и в начале XXI в. наблюдаются существенные отрицательные изменения состояния их популяций, в том числе у широко распространенных и массовых видов (Stuart et al., 2004; Reading, 2007; Brannely et al., 2021; Reading, Jofre, 2021; Rowland et al., 2022; Womack et al., 2022).

Репродуктивные параметры бесхвостых амфибий широко варьируют в пределах ареала и

могут определяться как размерно-весовыми особенностями самок, так и особенностями среды обитания (Reading, 2007). Поэтому изучение репродуктивной экологии (временные закономерности нерестовых миграций, условия зимовки, размерная и половая структура популяций, репродуктивные параметры самок и т.д.) бесхвостых амфибий представляется в современных условиях весьма актуальным и необходимым для разработки основополагающих принципов стратегии сохранения их популяций.

Влияние размерно-весовых параметров и упитанности особей на репродуктивные показатели самок бесхвостых амфибий

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

✉ Для корреспонденции. Кафедра морфологии и экологии животных Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Иванов Глеб Алексеевич: yermokhinmv@yandex.ru; Ермохин Михаил Валентинович: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru; Табачишин Василий Васильевич: tabachishinvg@sevin.ru; Табачишин Василий Григорьевич: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinvg@sevin.ru.

наряду с другими факторами, определять динамику численности, перспективы состояния и развития их популяций. Основными предикторами, от которых зависит этот комплекс параметров, считаются размерные и весовые характеристики особей (Kuramoto, 1978; Cummins, 1986; Gibbons, McCarthy, 1986; Reading, 1986; Jaafar et al., 1999; Gunzburger, 2006; Hartmann et al., 2010; Liedtke et al., 2014; Mitchell, Pague, 2014).

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

Вероятно, в наибольшей степени отсутствие таких связей характерно именно у видов с преобладающим в течение годового цикла наземным образом жизни. Например, в отличие от амфибиотических лягушек, у некоторых видов, обитающих на суше часто вдали от водоемов (*Rana dalmatina* и *R. temporaria*), число яиц в кладке может не иметь статистически значимой корреляции с длиной тела (*SVL*) (Weddeling et al., 2005). Репродуктивные параметры (число яиц в кладке, вес одного яйца) у таких видов подвергаются также влиянию продолжительности периода активности, варьирующего в связи с метеорологическими условиями обитания конкретных локальных популяций (Liao et al., 2016).

Некоторые виды бесхвостых амфибий в качестве репродуктивной стратегии используют способ синтеза половых продуктов, учитывающий баланс вклада вещества и энергии в рост и размножение. В локальных популяциях *R. temporaria*, размножающихся в прудах с нестабильным гидрологическим режимом с пересыханием до завершения развития головастиков при сравнении с постоянными водоемами, установлено сокращение числа яиц в кладке почти на 25% при сохранении размерных параметров яиц (Loman, 2001).

Вклад вещества и энергии в репродукцию у самок бесхвостых амфибий обычно характеризуется долей половых продуктов от сухого веса тела. У многих видов этот показатель составляет около 30% (Ермохин, Табачишин, 2011; Ляпков,

2021; Boyd, Goodyear, 1971; Ryser, 1989; Jahn, 1998; Lyapkov et al., 2002). Сходный уровень вклада в репродукцию установлен при выражении его в энергетическом эквиваленте (около 29% от объема ассимилированного вещества) у некоторых тропических видов, самки которых имеют до 9 кладок за год (Grafe et al., 1992).

Несколько меньший вклад в вещества в размножение характерен для представителей рода *Bombina* (*B. bombina* – в среднем 20.6% и *B. variegata* – 26.3%) (Rafińska, 1991). Близкие значения этого параметра обнаружены в локальных популяциях жерлянки краснобрюхой на юго-востоке европейской части России (в среднем 23.8%: Ермохин и др., 2016). Для этих видов характерно неполное выметывание самками половых продуктов при нересте, составляющее 40 – 60% от веса овариов в момент прибытия в нерестовый водоем (Cogălniceanu, Măud, 2004) и последующая резорбция неотложенных яиц. В данном случае, очевидно, также можно предполагать наличие специфической репродуктивной стратегии, учитывающей баланс трат на репродукцию и рост при широко распространенном нересте даже в относительно небольших водоемах с потенциально нестабильным гидрологическим режимом в период развития головастиков. Самки травяной лягушки (*R. temporaria*) также имеют несколько меньший вклад вещества в половые продукты относительно веса тела около 15 – 16% (Smith, 1950), как и самки лягушки озёрной (*Pelophylax ridibundus*) – 19.2% (Ермохин и др., 2016).

На примере многих видов было показано, что мелкие самки амфибий вкладывают в потомство меньше энергии, чем более крупные особи (Castellano et al., 2004; Camargo et al., 2005). Увеличение репродуктивного вклада (доли веса овариов от веса тела живых особей) при увеличении размеров тела самки от 13 до 22% отмечено, например, для *Bufo bufo* (Reading, 1986).

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

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

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

Вес яйца, наряду с трофическими факторами, во многом определяется температурой среды в период овогенеза. Так, у *Bombina orientalis* в условиях достаточного количества пищевых ресурсов, но при более высокой температуре, вес формирующихся яиц оказывается значительно меньше, чем в условиях недостатка пищи, но при более низкой температуре. Показано также, что уменьшение веса яйца этого вида амфибий может оказывать существенное негативное влияние на выживаемость личинок (Kaplan, 1987). Лабораторные исследования на примере *Hyla intermedia* показали негативное влияние числа яиц в кладке на рост и развитие головастика, но положительное влияние размера яйца на эти показатели (Caddedu, Castellano, 2012).

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

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

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

Смягчение условий зимовки, связанное с глобальным потеплением климата, двумя путями снижает приспособленность бесхвостых амфибий. С одной стороны, зимовка при более высокой температуре среды увеличивает траты на обмен веществ и снижает уровень упитанности особей, а следовательно, выживаемость в этот период. С другой – в таких условиях формируются самки с относительно меньшими размерами тела и весом, что в дальнейшем значительно уменьшает их плодовитость (Reading, 2007).

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

Количество липидов, депонированных у бесхвостых амфибий в основном в жировых телах, достаточно содержательно характеризует упитанность особей, которая оказывает значительное влияние на количественные аспекты протекания цикла гонад этих животных и, как следствие, репродуктивные параметры (Ермохин и др., 2014; Fitzpatrick, 1976; Iela et al., 1979; Pramoda, Saidapur, 1984; Kanamadi et al., 1989; Loumbourdis, Kyriakopoulou-Sklavounou, 1991;

Méndez-Терера et al., 2023). Степень упитанности самок амфибий определяет до 41% дисперсии их плодовитости, а совокупность двух параметров – веса тела и упитанности – объясняет до 85% индивидуальной вариации плодовитости.

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

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

Влияние трансформации климата на фенологию и репродуктивную экологию бесхвостых амфибий

Температура среды – ключевой экзогенный фактор, определяющий время наступления основных фаз годового цикла бесхвостых амфибий в умеренных широтах, приобретает особое значение для инициации их репродуктивного поведения (Brizzi, Corti, 2006). Температура в течение достаточно длительного периода, предшествующего началу нерестовых миграций, может оказывать существенное влияние на дату начала этого фенологического явления в годовом цикле бесхвостых амфибий. Так, ранее в условиях южной Англии Редингом и Кларком (Reading, Clarke, 1995) на примере *Bufo bufo* было показано влияние средней температуры воз-

духа в течение месяца до начала нереста на календарную дату откладки первых яиц самками данного вида. Сходные эффекты температуры воздуха были отмечены в Румынии для *Rana dalmatina* (Hartel, 2008).

Особое значение имеют пороговые значения температуры среды при ее понижении после окончания периода зимовки (в течение предрепродуктивного и репродуктивного периодов). Температура ниже 4°C, действующая в течение длительного периода времени, может оказаться летальной для многих видов бесхвостых амфибий, особенно для представителей рода *Rana*, многие из которых зимуют в водоемах (Berger, 1988). Близкие пороговые значения выживаемости личинок получены, в том числе для тропических видов *Rana* (4.9°C), обитающих в высокогорье (Lai et al., 2003). Однако, учитывая, что зимовка особей таких видов происходит, как правило, в водотоках в условиях наличия ледового покрова, температура воды крайне редко и на очень непродолжительное время достигает подобных пороговых значений. Температурный режим водоемов, обусловленный физическими свойствами среды, обеспечивает стабильные условия зимовки и выживание значительной части популяции в этот период. Экстремальные погодные события, учащающиеся в связи с глобальным потеплением климата, часто могут служить основной причиной снижения плодовитости самок и выживаемости метаморфов амфибий (Cayuela et al., 2016).

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

На дату начала нерестовых миграций некоторых видов оказывает существенное влияние высота местности, где обитает локальная популяция. Например, сроки начала этого явления у травяной лягушки откладываются на 6 сут. с

увеличением высоты над уровнем моря на каждые 100 м. Кроме того, для этого вида существенно достижение некоторой пороговой суммы положительных температур, в среднем 106 градусо-дней. Кульминация нерестового поведения происходит при достижении пороговой температуры воды 7°C, хотя отдельные особи способны откладывать яйца при 3.1°C (Beattie, 1985).

Фенология начала нерестовых миграций в конкретных популяциях определяется также действием целого ряда ландшафтно-географических факторов (широта, долгота, удаленность от берега моря – степень океанического влияния на климат) (Sparks et al., 2007). Например, дата начала нерестовых миграций камышовый жабы откладывается на 2.5 дня при перемещении с запада на восток на 1° долготы, т.е. наблюдается обратная зависимость даты от степени континентальности локального климата, степени смягчающего действия близости моря (Veebee, 1985).

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

В условиях глобального потепления климата во второй половине XX – начале XXI в. происходят существенные изменения в состоянии популяций многих позвоночных животных (Бобрецов и др., 2022; Parmesan, 2006; Lavergne et al., 2010; Cahill et al., 2012; Pacifici et al., 2015). Амфибии считаются одной из таксономических групп животных наиболее чувствительных к действию комплекса метеорологических факторов, возникающих в связи с трансформацией климата (Alford, 2010). В этих условиях установлено, что у 60% видов бесхвостых амфибий наблюдаются сдвиги в фенологии размножения на более ранние сроки, сокращение продолжительности зимовки (Gibbs, Breisch, 2001; Blaustein et al., 2004).

К числу ключевых параметров, претерпевающих наибольшие изменения при потеплении климата, относят температуру и количество осадков. Первый фактор оказывает наибольшее воздействие на фенологические аспекты биологии бесхвостых амфибий, тогда как второй фактор – на уровень выживаемости взрослых особей и, особенно, метаморфов, структуру их локальных популяций. Причем для популяций конкретных видов действие этих факторов может быть разнонаправленным и обычно требует специального исследования для выявления характера и последствий такого воздействия (Ficetola, Maiorano, 2016). Установлено также, что значительно бóльшую угрозу для выживания локальных популяций бесхвостых амфибий представляет не столько увеличение средней температуры среды, связанное с глобальным потеплением, сколько усиление контрастности температурных условий (перепадов температур, их изменения до экстремальных значений) в течение периода активности этих животных (Vasseur et al., 2014).

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

Виды бесхвостых амфибий с более ранними сроками нереста оказываются более чувствительными к изменениям климата, причем на стадии личиночного развития их ответная реакция включает как временные сдвиги начала этого периода на более ранние даты (Walpole et al., 2012), так и изменение продолжительности развития головастика (Diaz-Paniagua, 1992). В то же время у видов с более поздними сроками

начала нереста не наблюдается фенологического сдвига даты его начала (Walpole et al., 2012).

Количественные оценки параметров фенологических сдвигов, связанных с потеплением климата, выполненные многими исследователями на основании анализа протяженных временных серий наблюдений, существенно различаются в различных частях умеренного пояса по степени выраженности, по интенсивности происходящих изменений и специфичны применительно к конкретным видам бесхвостых амфибий. Например, в конце XX в. на востоке США наблюдался сдвиг даты начала вокализации большинства видов лягушек на 10 – 13 сут. по сравнению с началом этого века (Gibbs, Breisch, 2001). В течение последних 40 лет у половины видов бесхвостых амфибий южной части Канады подобные сдвиги составили от 19 до 37 сут. (Klaus, Lougheed, 2013). В тот же период времени (1978 – 2002 гг.) в Польше наблюдалось смещение даты начала нереста *Bufo bufo* на 8 – 9 сут. за 25 лет (Trzajanowski et al., 2003). В различных популяциях *Rana temporaria* в Финляндии за 150 лет (1846 – 1986 гг.) дата начала нерестовых миграций сместилась на относительно небольшой промежуток времени (наступает на 2 – 13 сут. раньше) (Terhivuo, 1988). В Англии за более короткий период времени (12 лет) в конце XX – начале XXI в. произошло более резкое смещение фенологических дат начала ключевых событий репродуктивного цикла *R. temporaria*. Наибольшие изменения произошли по дате образования нерестовых скоплений этих амфибий (более 17 сут.), менее выражены они применительно к началу нереста (около 10 сут.) и откладке яиц (7 сут.), причем отмечается удлинение периода между прибытием в нерестовый водоем и началом откладки яиц (10 сут.) (Scott et al., 2008). Для популяций *P. ridibundus* и *Pelobates vespertinus*, широко распространенных в Саратовской области (Tabachishin, Yermokhin, 2021), также установлены внутривековые смещения даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки в среднем 6 – 7 сут. (Ермохин, Табачишин, 2022a; Yermokhin, Tabachishin, 2022a). Для четырех из 10 исследованных североамериканских видов амфибий были показаны значимые скорости смещения даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки в течение 30 лет, составившие от 6 до 37 сут. за десятилетие (Todd et al., 2011).

Смещение даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки ведет к возникнове-

нию явления ложного нереста (Ермохин, Табачишин, 2021, 2022b), которое связано с асинхронностью прибытия на нерестилище самцов и самок. Основной причиной феномена так называемой ложной весны считается формирование возвратных холодов. Существенное похолодание ведет к снижению температуры воды на нерестилищах и возвращению уже пришедших самцов в наземные биотопы. В течение последних 30 лет (1990 – 2020 гг.) частота подобного хода весенних процессов в популяциях чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*) увеличилась втрое по сравнению с предыдущим столетием (Yermokhin, Tabachishin, 2022a, b). Сдвиг соотношения полов в период истинного нереста в сторону преобладания самок может оказать потенциальное влияние на эффективность репродукции бесхвостых амфибий.

Продолжительность гидропериода и водность водоёмов – один из ключевых факторов, определяющих успешность их использования для нереста некоторыми видами бесхвостых амфибий (Paton, Crouch, 2002; Jakob et al., 2003; Richter-Boix et al., 2006a; Hartel et al., 2007; Hocking et al., 2008). Для амфибий, использующих для нереста постоянные водоемы, большее значение имеет температура в период развития, тогда как для видов, размножающихся во временных водоёмах, – количество осадков в период размножения и личиночного развития (Richter-Boix et al., 2006b).

У видов бесхвостых амфибий, для которых характерно наиболее раннее прибытие на нерест весной, при аномально ранней откладке яиц повышается риск гибели кладки при замерзании водоема. Однако ранний нерест не ведет к сопоставимо более раннему метаморфозу: головастики, развивающиеся из рано отложенных яиц, имеют более продолжительный период развития и проходят метаморфоз при более крупных размерах тела. Данные особенности могут повышать приспособленность и выживаемость метаморфов по сравнению с особями, начавшими развитие позднее (Loman, 2009). Фенологический сдвиг нереста северных популяций бесхвостых амфибий на более ранние даты, обусловленный потеплением климата, кроме того, ведет к необходимости выработки специфической стратегии противодействия хищникам (повышение подвижности головастиков, сокращение продолжительности личиночного развития и более ранний метаморфоз при меньших размерах тела) (Orizaola et al., 2012). Реализация подобных стра-

тегий, очевидно, определяет увеличение приспособленности и выживаемости в течение личиночной стадии развития, но может уменьшать эти параметры в течение первого года жизни метаморфов в наземных условиях.

Одна из основных причин деградации и исчезновения популяций амфибий при изменении климата – потеря мест размножения, обусловленная как пересыханием нерестовых водоемов, так и их трансформацией, вызванной появлением инвазионных видов растений и животных (Middleton, Green, 2015). Прогрессирующее на фоне аридизации климата севера Нижнего Поволжья пересыхание пойменных озёр в поймах средних и малых рек левобережной части бассейна Дона определяет необходимость уделять более пристальное внимание половой и размерно-весовой структуре популяций бесхвостых амфибий для принятия научно обоснованных природоохранных решений, основанных на многолетнем мониторинге в данном регионе.

Влияние репродуктивных параметров самок и экологических факторов на выживаемость метаморфов бесхвостых амфибий

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

Пересыхание водоемов до завершения метаморфоза головастика амфибий может быть одним из ключевых факторов, определяющих уровень их смертности, существенно превышающим по значению влияние хищничества на их популяции в пределах водоема (Mirabile et al.,

2009). Кроме того, выживание головастика до стадии метаморфоза и размеры метаморфов отрицательно коррелируют с количеством отложенных при нересте яиц (Verven, 1990). После расселения из нерестовых водоемов к ключевым факторам смертности метаморфов бесхвостых амфибий относятся потеря организмом воды, хищничество птиц и млекопитающих, гибель от автотранспорта (Bull, 2009).

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

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

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

Второй вариант адаптивной стратегии, сопровождающейся увеличением размеров особей

при метаморфозе, реализуется у *Rana ridibunda*, обитающих в техногенно подогреваемых водоемах-охладителях, и также ведет к увеличению выживаемости более крупных метаморфов, покидающих нерестовый водоем после переживания периода зимовки на личиночной стадии (Фоминых, Ляпков, 2011). Приведенные авторами данного исследования результаты позволяют предполагать возможные в будущем изменения репродуктивной стратегии вида в условиях существенной трансформации температурного режима водоемов при потеплении климата.

Около половины энергии, затрачиваемой организмом бесхвостой амфибии в течение периода покоя (зимовки или эстивации), поступает из жировых тел (Seymour, 1973; Fitzpatrick, 1976). Упитанность метаморфов бесхвостых амфибий и количество энергии, запасаемой в жировых телах (начинают формироваться с 25-й стадии развития по Гёсснеру), зависят от продолжительности личиночного развития: у короткоциклических видов (например, род *Bufo*) эти придатки гонад практически не сформированы, тогда как у имеющих более длительное развитие головастиков лягушек из семейства Ranidae они могут иметь весьма существенный вес, достигающий до 2 – 7% от веса тела (Gramapurohit et al., 1998). В отдельных популяциях *P. vesperinus*, завершающих метаморфоз в постоянных водоемах при относительно более крупных размерах тела, относительный вес жировых тел может достигать 10% от веса тела, а у относительно мелких метаморфов в пересыхающих – только 1.9 – 2.5% (Ермохин и др., 2014). Эти данные хорошо согласуются с ранее установленными фактами влияния гидропериода водоема, опосредованно определяющего продолжительность развития головастиков, на размерно-весовые параметры и упитанность (Morey, 1998).

У половозрелых особей *R. temporaria* развитие жировых тел относительно менее выражено: от 0.68 – 1.24% (Кутенков, 1991, 2009; Smith, 1950; Koskela, Pasanen, 1975; Jørgensen, 1981). Причем установлено, что у видов лягушек, зимующих в наземных условиях, относительный вес жировых тел меньше, чем у таковых зимующих в воде, но для относительного веса печени показаны противоположные тенденции (Кутенков, 1991).

Размеры тела при метаморфозе считаются одним из наиболее устойчивых и качественных предикторов приспособленности метаморфов бесхвостых амфибий (по сравнению с продолжительностью развития головастиков), причем

качество оценки данного параметра оказывается более высоким у видов с относительно большим промежутком времени от метаморфоза до полового созревания (Earl, Whiteman, 2015).

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

Повышенная жизнеспособность крупных метаморфов обусловлена, как правило, большими возможностями перемещения в равной мере и в водной и в наземной среде, а также более высокой вероятностью поимки и потребления пищевых объектов (Cabrera-Guzmán et al., 2013). Следует так-же отметить, что в умеренных широтах наибольшая доля вариации дожития молодых особей бесхвостых амфибий до половозрелости обусловлена уровнем смертности в период личиночного развития в нерестовом водоеме, а уровень выживаемости метаморфов после прохождения метаморфоза, например, у Ranidae, сохраняется относительно постоянным в течение многих лет (Berven, 1990). В то же время имеются примеры отдаленного влияния условий развития головастиков при различной плотности населения в нерестовом водоеме на выживаемость молодых особей. Так, среди метаморфов *Bufo bufo*, развивающихся в условиях низкой плотности головастиков, смертность в течение 18 недель после начала развития составляет только 3.2%, тогда как при высокой плотности – 33.3% (Goater, 1994).

На размерно-весовые параметры метаморфов бесхвостых амфибий может оказывать су-

щественное влияние антропогенная трансформация территории водосбора вокруг нерестовых водоемов. Так, восстановление задернованности пашни вокруг таких водоемов может увеличивать их гидропериод, а также повышать размеры метаморфов различных видов Pelobatidae на 148%, что, очевидно, увеличивает вероятность их выживания и достижения половозрелости (Gray, Smith, 2005).

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

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

Закономерности формирования параметров развития метаморфов бесхвостых амфибий (продолжительность личиночной фазы развития, размеры при метаморфозе) могут определяться альтернативными механизмами в различных условиях среды. Степень генетической наследуемости и канализации продолжительности развития головастиков и размеров особей при метаморфозе наиболее велика в жестких природных условиях. Так, в тундре отбор направлен на выживание особей с наиболее коротким периодом личиночного развития и прохождение метаморфоза при мономорфно крупных размерах (Berven, Gill, 1983). В популяциях, обитающих в условиях гор, генетически плейотропно канализованы как продолжительность развития, так и

размеры метаморфов. В относительно более мягких погодных-климатических условиях равнин умеренных широт размеры метаморфов бесхвостых амфибий варьируют в наиболее широких пределах (низкий уровень наследования), но наблюдается большее значение условий среды в течение конкретного года, определяющих дифференциальную выживаемость более крупных особей (Berven, Gill, 1983).

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

Уровень упитанности (вес печени и жировых тел) и размерно-весовые параметры метаморфов многих видов бесхвостых амфибий определяются также плотностью их населения в нерестовом водоеме (Loman, 1999, 2002): при более высокой плотности формируются относительно мелкие особи с низким запасом питательных веществ (Crump, 1981; Richter-Boix et al., 2006c; Bouchard et al., 2016). Так, например, вес тела метаморфов *Bufo bufo* при одиночном содержании головастиков из прудов с низкой плотностью их популяций может быть на 11 – 35% выше, чем при высокой плотности головастиков в водоеме (Goater, 1994). Причем в отдельных случаях малые размеры могут быть компенсированы более быстрым ростом уже в наземных условиях после прохождения метаморфоза и расселения метаморфов (Bouchard et al., 2016).

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

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

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

Выживаемость метаморфов некоторых видов рода *Rana* также может находиться в обратной зависимости от их численности (Harper, Semlitsch, 2007; Berven, 2009). Высокий уровень выживаемости метаморфов лягушки лесной в наземных условиях при низкой численности, очевидно, обусловлен уже состоявшимся действием отбора на стадии личиночного развития, которое проявляется особенно сильно в субоптимальных или даже пессимальных условиях в период существования водной фазы развития этих животных. Возможно, низкий уровень выживаемости метаморфов амфибий при высоком уровне их численности определяется меньшими их размерами (Harper, Semlitsch, 2007).

Ежегодное пополнение популяций амфибий происходит в основном в результате формирования огромной численности когорты метаморфов, что характерно как для хвостатых, так и для бесхвостых амфибий (пополнение составляет 76 и 79% от численности родительской популяции (Salvidio, 2011)). Выживаемость самок молодых амфибий в течение наземной фазы их существования носит бимодальный характер: вдвое более низкий уровень этого показателя характерен для особей первого года жизни и для самок, впервые участвующих в размножении (Schmidt, Anholt, 1999). Причем увеличение смертности самок амфибий в течение первых лет участия в размножении, вероятно, следует считать особенностью, характерной для популяций многих их видов (Shirose, Brooks, 1995), особенно обитающих преимущественно в наземных условиях. Повышенный уровень смертности в нерестовых водоёмах в течение репродуктивного

периода по сравнению с наземной фазой их годового цикла отмечен для многих видов амфибий (Unglaub et al., 2015). Расселение метаморфов амфибий происходит в основном в радиусе до 1 км от нерестового водоёма, поэтому состояние наземных экосистем именно в этих биотопах может оказывать наиболее существенное влияние на статус и перспективы сохранения их локальных популяций (Semlitch, 2008).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобрецов А. В., Быховец Н. М., Кочанов С. К., Петров А. Н. 2022. Распространение и морфометрические особенности обыкновенной жабы *Bufo bufo* L. (Bufonidae, Amphibia) на Северо-Востоке европейской части России // Современная герпетология. Т. 22, вып. 1/2. С. 3 – 16. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-3-16>
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 28 – 39.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2021. Аномально раннее окончание зимовки жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina*) (Discoglossidae, Anura) в популяциях долины р. Медведица (Саратовская область) // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 89 – 96. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-89-96>
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2022а. Фенологические изменения даты окончания зимовки лягушки озерной – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) в долине р. Медведицы (Саратовская область) в условиях трансформации климата // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 474 – 482. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-474-482>
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2022б. Ложная весна в нерестовых миграциях чесночниц (*Pelobates*, Anura): распространение в европейской части России и масштаб феномена в 2020 году // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 3 – 16. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-3-16>
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014. Сравнительный анализ эффективности индексов упитанности сеголетов *Pelobates fuscus* // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 92 – 102.

- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. 2016. Зависимость репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 16, вып. 1/2. С. 3 – 13. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-3-13>
- Кутенков А. П. 1991. Динамика размеров печени, жировых тел и гонад у травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек // Экология наземных позвоночных / Ин-т биологии Карельского научного центра АН СССР. Петрозаводск. С. 14 – 24.
- Кутенков А. П. 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-Западе России. Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского государственного университета. 140 с.
- Ляпков С. М. 2021. Популяционная экология остромордой и травяной лягушек. Географическая изменчивость возрастного состава, постметаморфозного роста, размеров и репродуктивных характеристик. М. : Т-во науч. изд. КМК. 219 с.
- Фоминых А. С., Ляпков С. М. 2011. Формирование новых особенностей жизненного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема // Журнал общей биологии. Т. 72, № 6. С. 403 – 421.
- Черданцева Е. М., Черданцев В. Г., Ляпков С. М. 2007. Влияние размера яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в опыте, поставленном в нерестовом водоеме // Зоологический журнал. Т. 86, № 3. С. 329 – 339.
- Alford R. A. 2010. Declines and the global status of amphibians // *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles* / eds. D. W. Sparling, G. Linder, C. A. Bishop, S. Krest. Boca Raton: CRC Press. P. 13 – 46.
- Altwegg R. 2003. Multistage density dependence in an amphibian // *Oecologia*. Vol. 136, iss. 1. P. 46 – 50. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1248-x>
- Altwegg R., Reyer H.-U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // *Evolution*. Vol. 57, iss. 4. P. 872 – 882. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2003\)057\[0872:PONSOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2003)057[0872:PONSOS]2.0.CO;2)
- Arnfield H., Grant R., Monk C., Uller T. 2012. Factors influencing the timing of spring migration in common toads (*Bufo bufo*): Timing of spring migration in toads // *Journal of Zoology*. Vol. 288, iss. 2. P. 112 – 118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00933.x>
- Beattie R. C. 1985. The date of spawning in populations of the common frog (*Rana temporaria*) from different altitudes in northern England // *Journal of Zoology*. Vol. 205, iss. 1. P. 137 – 154. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb05618.x>
- Beck C. W., Congdon J. D. 1999. Effects of individual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo terrestris*) metamorphs // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 77, № 6. P. 944 – 951. <https://doi.org/10.1139/z99-041>
- Beebee T. J. 1985. Geographical variations in breeding activity patterns of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain // *Journal of Zoology*. Vol. 205, iss. 1. P. 1 – 8. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb05608.x>
- Bennett A. M., Murray D. L. 2014. Maternal body condition influences magnitude of anti-predator response in offspring // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 281, iss. 1794. Article number 20141806. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1806>
- Berger L. 1988. Principles of studies of European water frogs // *Acta Zoologica Cracoviensia*. Vol. 31. P. 563 – 580.
- Berven K. A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // *Ecology*. Vol. 71, iss. 4. P. 1599 – 1608. <https://doi.org/10.2307/1938295>
- Berven K. A. 2009. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: Evidence from a 21-year population study // *Copeia*. Vol. 2009, iss. 2. P. 328 – 338. <https://doi.org/10.1643/CH-08-052>
- Berven K. A., Gill D. E. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // *American Zoologist*. Vol. 23, iss. 1. P. 85 – 97. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.85>
- Blaustein A. R., Belden L. K., Olson D. H. 2002. Amphibian phenology and climate change // *Conservation Biology*. Vol. 16, iss. 6. P. 1454 – 1455. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.t01-1-02109.x>
- Blaustein A. R., Han B., Fasy B., Romansic J., Scheessele E. A., Anthony R. G., Marco A., Chivers D. P., Belden L. K., Kiesecker J. M., Garcia T., Lizana M., Kats L. B. 2004. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation and optical characteristics of natural waters protect amphibians from UV-B in the US Pacific Northwest : Comment // *Ecology*. Vol. 85, iss. 6. P. 1747 – 1754.
- Blaustein A. R., Searle C., Bancroft B. A., Lawler J. 2011. 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.
- Bouchard S. S., O'Leary C. J., Wargelin L. J., Charbonnier J. F., Warkentin K. M. 2016. Post-metamorphic carry-over effects of larval digestive plasticity // *Functional Ecology*. Vol. 30, iss. 3. P. 379 – 388. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12501>
- Boyd C. E., Goodyear C. P. 1971. Somatic and gametic dry matter and protein in gravid female of several amphibian species // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*. Vol. 40, iss. 3. P. 771 – 775. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(71\)90262-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(71)90262-3)
- Brannelly L. A., Webb R. J., Jiang Z., Berger L., Skerratt L. F., Grogan L. F. 2021. Declining amphibians might be evolving increased reproductive effort in the face of devastating disease // *Evolution*. Vol. 75, iss. 10. P. 2555 – 2567. <https://doi.org/10.1111/evo.14327>
- Brizzi R., Corti C. 2006. Reproductive cycles of the European amphibians: A brief history of studies on the role of exogenous and endogenous factors // *Herpetologia Bonnensis II : Proceedings of the 13th Congress of*

the Societas Europaea Herpetologica. Bonn : Societas Europaea Herpetologica. P. 27 – 30.

Buchholz D. R., Hayes T. B., Gatten R. E. Jr. 2002. Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae) // *Copeia*. Vol. 2002, iss. 1. P. 180 – 189.

Bull E. 2009. Dispersal of newly metamorphosed and juvenile Western toads (*Anaxyrus boreas*) in North-eastern Oregon, USA // *Herpetological Conservation and Biology*. Vol. 4, iss. 2. P. 236 – 247.

Cabrera-Guzmán E., Crossland M. R., Brown G. P., Shine R. 2013. Larger body size at metamorphosis enhances survival, growth and performance of young cane toads (*Rhinella marina*) // *PLoS ONE*. Vol. 8. Article number e70121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070121>

Cadeddu G., Castellano S. 2012. Factors affecting variation in the reproductive investment of female treefrogs, *Hyla intermedia* // *Zoology*. Vol. 115, iss. 6. P. 372 – 378. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2012.04.006>

Cahill A. E., Aiello-Lammens M. E., Fisher-Reid M. C., Hua X., Karanewsky C. J., Yeong Ryu H., Sbeglia G. C., Spagnolo F., Waldron J. B., Warsi O., Wiens J. J. 2012. How does climate change cause extinction? // *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. Vol. 280, iss. 1750. Article number 20121890. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1890>

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

Castellano S., Cucco M., Giacoma C. 2004. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*) // *Copeia*. Vol. 2004, № 3. P. 659 – 664. <https://doi.org/10.1643/CE-03-182R2>

Cayueta H., Arsovski D., Bonnaire E., Duguet R., Joly P., Besnard A. 2016. The impact of severe drought on survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian // *Ecosphere*. Vol. 7, iss. 2. P. e01246. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1246>

Chelgren N. D., Rosenberg D. K., Heppell S. S., Gitelman A. I. 2006. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration // *Ecological Applications*. Vol. 16, iss. 1. P. 250 – 261. <https://doi.org/10.1890/04-0329>

Chen W., Zhang L., Lu X. 2011. Higher prehibernation energy storage in anurans from cold environment : A case study on a temperate frog *Rana chensinensis* along broad latitudinal and altitudinal gradients // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 48, № 4. P. 214 – 220. <https://doi.org/10.5735/086.048.0402>

Cogălniceanu D., Miaud C. 2004. Variation in life history traits in *Bombina bombina* from the lower Danube floodplain // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 25, iss. 1. P. 115 – 119. <https://doi.org/10.1163/156853804322992896>

Corn P. S. 2003. Amphibian breeding and climate change : Importance of snow in the Mountans // *Conservation Biology*. Vol. 17, iss. 2. P. 622 – 625. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02111.x>

Corn P. S. 2005. Climate change and amphibians // *Animal Biodiversity and Conservation*. Vol. 28, iss. 1. P. 59 – 67. <https://doi.org/10.32800/abc.2005.28.0059>

Corn P. S., Muths E. 2002. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation // *Ecology*. Vol. 83, iss. 11. P. 2958 – 2963. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2958:VBPATE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2958:VBPATE]2.0.CO;2)

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

Crump M. L. 1981. Energy accumulation and amphibian metamorphosis // *Oecologia*. Vol. 49, iss. 2. P. 167 – 169. <https://doi.org/10.1007/BF00349184>

Cummins C. P. 1986. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 55, iss. 1. P. 303 – 316.

Cummins C. P. 2003. UV-B radiation, climate change and frogs – the importance of phenology // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 40, iss. 1. P. 61 – 67.

Diaz-Paniagua C. 1992. Variability in timing of larval season in an amphibian community in SW Spain // *Ecography*. Vol. 15, iss. 3. P. 267 – 272.

Drakulić S., Feldhaar H., Lisičić D., Mioč M., Cizelj I., Seiler M., Spatz T., Rödel M.-O. 2016. Population-specific effects of developmental temperature on body condition and jumping performance of a widespread European frog // *Ecology and Evolution*. Vol. 6, iss. 10. P. 3115 – 1128. <https://doi.org/10.1002/ece3.2113>

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

Earl J. E., Whiteman H. H. 2015. Are commonly used fitness predictors accurate? A meta-analysis of amphibian size and age at metamorphosis // *Copeia*. Vol. 103, iss. 2. P. 297 – 309. <https://doi.org/10.1643/CH-14-128>

Ficetola G. F., Bernardi de F. 2009. Offspring size and survival in the frog *Rana latastei*: From among-population to within-clutch variation // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 97, iss. 4. P. 845 – 853. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01229.x>

Ficetola G. F., Maiorano L. 2016. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance // *Oecologia*. Vol. 181, iss. 3. P. 683 – 693. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3610-9>

Fitzpatrick L. C. 1976. Life history patterns of storage and utilisation of lipids for energy in amphibians // *American Zoologist*. Vol. 16, iss. 4. P. 725 – 732. <https://doi.org/10.1093/icb/16.4.725>

Galloy V., Denoël M. 2010. Detrimental effect of temperature increase on the fitness of an amphibian (*Lisotriton helveticus*) // *Acta Oecologica*. 2010. Vol. 36,

- iss. 2. P. 179 – 183. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.12.002>
- Gibbons M. M., McCarthy T. K. 1986. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age // *Journal of Zoology*. Vol. 209, iss. 4. P. 579 – 593. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03613.x>
- Gibbs J. P., Breisch A. R. 2001. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900 – 1999 // *Conservation Biology*. Vol. 15, iss. 4. P. 1175 – 1178.
- Goater C. P. 1994. Growth and survival of post-metamorphic toads : Interactions among larval history, density, and parasitism // *Ecology*. Vol. 75, iss. 8. P. 2264 – 2274.
- Gomez-Mestre I., Tejedo M., Marangoni F. 2008. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 29, iss. 4. P. 541 – 553. <https://doi.org/10.1163/156853808786230370>
- Grafe T. U., Schmuck R., Linsenmair K. E. 1992. Reproductive energetics of the African reed frogs, *Hyperolius viridiflavus* and *Hyperolius marmoratus* // *Physiological Zoology*. Vol. 65, № 1. P. 153 – 171. <https://doi.org/10.1086/physzool.65.1.30158244>
- Gramapurohit N. P., Shanbhad B. A., Saidapur S. K. 1998. Pattern of growth and utilization of abdominal fat bodies during larval development and metamorphosis in five South Indian anurans // *Current Science*. Vol. 75, iss. 11. P. 1188 – 1192.
- Grant R. A., Chadwick E. A., Halliday T. 2009. The lunar cycle: A cue for amphibian reproductive phenology? // *Animal Behavior*. Vol. 78, iss. 2. P. 349 – 357. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.007>
- Gray M. J., Smith L. M. 2005. Influence of land use on postmetamorphic body size of playa lake amphibians // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 69, iss. 2. P. 515 – 524. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069\[0515:IOLUOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069[0515:IOLUOP]2.0.CO;2)
- Green D. M. 2015. Implications of female body-size variation for the reproductive ecology of an anuran amphibian // *Ethology, Ecology and Evolution*. Vol. 27, iss. 2. P. 173 – 184. <https://doi.org/10.1080/03949370.2014.915430>
- Green D. M., Middleton J. 2013. Body size varies with abundance, not climate, in an amphibian population // *Ecography*. Vol. 36, iss. 8. P. 947 – 955. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00063.x>
- Gunzburger M. S. 2006. Reproductive ecology of the green treefrog (*Hyla cinerea*) in Northwestern Florida // *American Midland Naturalist*. Vol. 155, iss. 2. P. 321 – 328. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)155\[321:REOTGT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)155[321:REOTGT]2.0.CO;2)
- Harper E. B., Semlitsch R. D. 2007. Density dependence in the terrestrial life history stage of two anurans // *Oecologia*. Vol. 153, iss. 4. P. 879 – 889. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0796-x>
- Hartel T. 2008. Weather conditions, breeding date and population fluctuation in *Rana dalmatina* from Central Romania // *Herpetological Journal*. Vol. 18, iss. 1. P. 40 – 44.
- Hartel T., Sas I., Pernetta A., Geltsch I. C. 2007. The reproductive dynamics of temperate amphibians : A review // *North-Western Journal of Zoology*. Vol. 3, № 2. P. 127 – 145.
- Hartmann M. T., Hartmann P. A., Haddad C. F. 2010. Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil // *Iheringia. Série Zoologia*. Vol. 100, № 3. P. 207 – 215. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000300004>
- Hocking D. J., Rittenhouse T. A. G., Rothermel B. B., Johnson J. R., Conner C. A., Harper E. B., Semlitsch R. D. 2008. Breeding and recruitment phenology of amphibians in Missouri oak-hickory forests // *The American Midland Naturalist*. Vol. 160, № 1. P. 41 – 60. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2008\)160\[41:BARPOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2008)160[41:BARPOA]2.0.CO;2)
- Iela L., Milone M., Caliendo M. F., Rastogi R. K., Chieffi G. 1979. Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta*: Annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma // *Bolletino di Zoologia*. Vol. 46, iss. 1–2. P. 11 – 16. <https://doi.org/10.1080/11250007909440272>
- Indermaur L., Schmidt B. R., Tockner K., Schaub M. 2010. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and growth rate at metamorphosis // *Oecologia*. Vol. 163, iss. 3. P. 637 – 649. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1586-4>
- Jaafar I. H., Ismail A., Kurais A.-R. 1999. Correlations of reproductive parameters of two tropical frogs from Malaysia // *Asiatic Herpetological Research*. Vol. 8, iss. 1. P. 48 – 52.
- Jahn K. 1998. Der Einfluß von Körpergröße, Körpermasse und Alter auf die Laichmasse von *Pelobates fuscus* – Weibchen // *Zeitschrift für Feldherpetologie*. Bd. 5, № 1. S. 71 – 80.
- Jakob C., Poizat G., Veith M., Seitz A., Crivelli A. J. 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology // *Hydrobiologia*. Vol. 499, № 1 – 3. P. 51 – 61. <https://doi.org/10.1023/A:1026343618150>
- Jönsson K. I., Herczeg G., O'Hara R. B., Söderman F., Schure ter A. F. H., Larsson P., Merilä J. 2009. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient // *Ecography*. Vol. 32, iss. 5. P. 831 – 839. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05352.x>
- Jørgensen C. B. 1981. Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number of size of eggs // *Journal of Zoology*. Vol. 195, iss. 4. P. 449 – 458. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb03477.x>
- Kanamadi R. D., Saidapur S. K., Bhuttewadkar N. U., Yamakanamaradi S. M. 1989. Annual changes in the fat body of the male toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) inhabiting the tropical zone of South India // *Proceedings of the Indian National Science Academy*. Vol. 55, № 4. P. 261 – 264.

- Kaplan R. H. 1987. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis* // *Oecologia*. Vol. 71, iss. 2. P. 273 – 279. <https://doi.org/10.1007/BF00377295>
- Klaus S. P., Loughheed S. C. 2013. Changes in breeding phenology of Eastern Ontario frogs over four decades // *Ecology and Evolution*. Vol. 3, iss. 4. P. 835 – 845. <https://doi.org/10.1002/ece3.501>
- Koskela P., Pasanen S. 1975. The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // *Aquilo, Series Zoologica*. Vol. 16, № 1. P. 1 – 12.
- Kuramoto M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians // *Evolution*. Vol. 32, iss. 2. P. 287 – 296. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb00644.x>
- Kusano T., Miura T., Terui S., Maruyama K. 2015. Factors affecting the breeding activity of the Japanese common toad, *Bufo japonicus formosus* (Amphibia: Bufonidae) with special reference to the lunar cycle // *Current Herpetology*. Vol. 34, № 2. P. 101 – 111. <https://doi.org/10.5358/hsj.34.101>
- Lai S.-J., Kam Y.-C., Lin Y.-S. 2003. Elevational variation in reproductive and life history traits of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger, 1909 in Taiwan // *Zoological Studies*. Vol. 42, № 1. P. 193 – 202.
- Lardner B., Loman J. 2003. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // *Oecologia*. Vol. 137, iss. 4. P. 541 – 546. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1390-5>
- Lavergne S., Mouquet N., Thuiller W., Ronce O. 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 41, iss. 1. P. 321 – 350. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>
- Leary C. J., Jessop T. S., Garcia A. M., Knapp R. 2004. Steroid hormone profiles and relative body condition of calling and satellite toads: Implications for proximate regulation of behavior in anurans // *Behavioural Ecology*. Vol. 15, iss. 2. P. 313 – 320. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh015>
- Liao W. B., Luo Y., Lou S. L., Lu D., Jehle R. 2016. Geographic variation in life-history traits: Growth season affects age structure, egg size and clutch size in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*) // *Frontiers in Zoology*. Vol. 13, iss. 6. Article number 6. <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0138-0>
- Liedtke H. C., Müller H., Hafner J., Nagel P., Loader S. P. 2014. Interspecific patterns for egg and clutch sizes of African Bufonidae (Amphibia: Anura) // *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*. Vol. 253, iss. 4. P. 309 – 315. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.02.003>
- Lips K. 2001. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog // *Oecologia*. Vol. 128, iss. 4. P. 509 – 518. <https://doi.org/10.1007/s004420100687>
- Loman J. 1999. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 20, iss. 4. P. 421 – 430.
- Loman J. 2001. Local variation in *Rana temporaria* egg and clutch size: Adaptation to pond drying? // *Alytes*. Vol. 19, № 1. P. 45 – 52.
- Loman J. 2002. Temperature, genetic and hydro-period effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field // *Journal of Zoology*. Vol. 258, iss. 1. P. 115 – 129.
- Loman J. 2009. Primary and secondary phenology. Does it pay a frog to spawn early? // *Journal of Zoology*. Vol. 279, iss. 1. P. 64 – 70. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00589.x>
- Loumbourdis N. S., Kyriakopoulou-Sklavounou P. 1991. Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in Northern Greece // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A : Physiology*. Vol. 99, iss. 4. P. 577 – 583. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(91\)90133-W](https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90133-W)
- Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Severtsov A. S. 2002. Variation structure of the reproductive characteristics in *Rana temporaria* and their relationship with size and age of the frog // *Entomological Review*. Vol. 82, Suppl. 2. P. 275 – 289.
- Méndez-Tepepa M., Morales-Cruz C., García-Nieto E., Anaya-Hernández A. 2023. A review of the reproductive system in anuran amphibians // *Zoological Letters*. Vol. 9, iss. 1. Article number 3. <https://doi.org/10.1186/s40851-023-00201-0>
- Middleton J., Green D. M. 2015. Adult age-structure variability in an amphibian in relation to population decline // *Herpetologica*. Vol. 71, iss. 3. P. 190 – 195. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00074>
- Mirabile M., Melletti M., Venchi A., Bologna M. A. 2009. The reproduction of the Apennine yellow-bellied toad (*Bombina pachypus*) in central Italy // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 30, iss. 3. P. 303 – 312. <https://doi.org/10.1163/156853809788795100>
- Mitchell J. C., Pague C. A. 2014. Filling gaps in life-history data : Clutch sizes for 21 species of north American anurans // *Herpetological Conservation and Biology*. Vol. 9, iss. 3. P. 495 – 501.
- Morey S. V. 1998. Pool duration influences age and body mass at metamorphosis in the western spadefoot toad: Implications for vernal pool conservation // *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems : Proceedings from a 1996 Conference* / eds. C. W. Witham, E. T. Bauder, D. Belk, W. R. Ferren Jr., R. Ornduff. Sacramento : California Native Plant Society. P. 86 – 91.
- Morrison C., Hero J.-M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians : A review // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 72, iss. 2. P. 270 – 279. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00696.x>
- Ogielska M., Kotusz A. 2004. Pattern and rate of ovary differentiation with reference to somatic develop-

- ment in anuran amphibians // *Journal of Morphology*. Vol. 259, iss. 1. P. 41 – 54. <https://doi.org/10.1002/jmor.10162>
- Orizaola G., Laurila A.* 2009. Intraspecific variation of temperature-induced effects on metamorphosis in the pool frog (*Rana lessonae*) // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 87, № 7. P. 581 – 588. <https://doi.org/10.1139/Z09-04>
- Orizaola G., Dahl E., Niecieza A. G., Laurila A.* 2012. Larval life history and anti-predator strategies are affected by breeding phenology in an amphibian // *Oecologia*. Vol. 171, iss. 4. P. 873 – 881. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2456-z>
- Pacifici M., Foden W. B., Visconti P., Watson J. E. M., Butchart S. H. M., Kovacs K. M., Scheffers B. R., Hole D. G., Martin T. G., Akçakaya H. R., Corlett R. T., Huntley B., Bickford D., Carr J. A., Hoffmann A. A., Midgley G. F., Pearce-Kelly P., Pearson R. G., Williams S. E., Willis S. G., Young B., Rondinini C.* 2015. Assessing species vulnerability to climate change // *Nature Climate Change*. Vol. 5, iss. 3. P. 215 – 224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>
- Parmesan C.* 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 37, iss. 1. P. 637 – 669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Paton P. W., Crouch W. B.* 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies // *Conservation Biology*. Vol. 16, № 1. P. 194 – 204.
- Ponsero A., Joly P.* 1998. Clutch size, egg survival and migration distance in the agile frog (*Rana dalmatina*) in a floodplain // *Archiv für Hydrobiologie*. Bd. 142, № 3. S. 343 – 352.
- Prado C. P. A., Haddad C. F. B.* 2005. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil // *Herpetological Journal*. Vol. 15, iss. 3. P. 181 – 189.
- Pramoda S., Saidapur S. K.* 1984. Annual changes in the somatic weight, hypophysial gonadotrophs, ovary, oviduct and abdominal fat bodies in the Indian bull frog, *Rana tigerina* // *Proceedings of the Indian National Science Academy*. Vol. 50, № 5. P. 490 – 499.
- Rafińska A.* 1991. Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura: Discoglossidae): Egg size, clutch size and larval period length differences // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991. Vol. 43, iss. 3. P. 191 – 210. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00593.x>
- Räsänen K., Laurila A., Merilä J.* 2005. Maternal investment in egg size: Environment and population-specific effects on offspring performance // *Oecologia*. Vol. 142, iss. 4. P. 546 – 553. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1762-5>
- Räsänen K., Söderman F., Laurila A., Merilä J.* 2008. Geographic variation in maternal investment: Acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* // *Ecology*. Vol. 89, iss. 9. P. 2553 – 2562. <https://doi.org/10.1890/07-0168.1>
- Reading C. J.* 1986. Egg production in the Common toad, *Bufo bufo* // *Journal of Zoology*. Vol. 208, iss. 1. P. 99 – 107. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb04712.x>
- Reading C. J.* 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship // *Oecologia*. Vol. 151, № 1. P. 125 – 131. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0558-1>
- Reading C. J., Clarke R. T.* 1995. The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo* // *Oecologia*. Vol. 102, iss. 4. P. 453 – 459. <https://doi.org/10.1007/BF00341357>
- Reading C. J., Jofre G. M.* 2021. Declining common toad body size correlated with climate warming // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 134, iss. 3. P. 577 – 586. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab101>
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A.* 2006a. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 27, iss. 4. P. 549 – 559. <https://doi.org/10.1163/156853806778877149>
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A.* 2006b. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 8, iss. 6. P. 1139 – 1154.
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A.* 2006c. Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus* // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 8, iss. 2. P. 309 – 320.
- Rowland F. E., Schyling E. S., Freidenburg L. K., Urban M. C., Richardson J. L., Arietta A. Z. A., Rodrigues S. B., Rubinstein A. D., Benard M. F., Skelly D. K.* 2022. Asynchrony, density dependence, and persistence in an amphibian // *Ecology*. Vol. 103, iss. 7. P. e3696. <https://doi.org/10.1002/ecy.3696>
- Ryan T. J., Winne C. T.* 2001. Effects of hydroperiod on metamorphosis in *Rana sphenoccephala* // *American Midland Naturalist*. Vol. 145, iss. 1. P. 46 – 53. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2001\)145\[0046:EOHOMI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2001)145[0046:EOHOMI]2.0.CO;2)
- Ryser J.* 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria* // *Oecologia*. Vol. 78, iss. 2. P. 264 – 268. <https://doi.org/10.1007/BF00377165>
- Salvidio S.* 2011. Stability and annual return rates in amphibian populations // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 32, iss. 1. P. 119 – 124. <https://doi.org/10.1163/017353710X541887>
- Schmidt B. R., Anholt B. R.* 1999. Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo* // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 20, iss. 1. P. 97 – 108. <https://doi.org/10.1163/156853899X00114>

- Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. D., Lynch T. K. 2007. Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival // *Oecologia*. Vol. 153, iss. 3. P. 521 – 532. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0755-6>
- Scott W. A., Pithart D., Adamson J. K. 2008. Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria* // *Journal of Herpetology*. Vol. 42, iss. 1. P. 89 – 96. <https://doi.org/10.1670/07-022.1>
- Semlitch R. D. 2008. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 72, iss. 1. P. 260 – 267. <https://doi.org/10.2193/2007-082>
- Seymour R. S. 1973. Energy metabolism of dormant Spadefoot toads (*Scaphiopus*) // *Copeia*. Vol. 1973, iss. 3. P. 435 – 445.
- Shirose L. J., Brooks R. J. 1995. Age structure, mortality, and longevity in syntopic populations of three species of ranid frogs in central Ontario // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 73, № 10. P. 1878 – 1886. <https://doi.org/10.1139/z95-220>
- Smith C. L. 1950. Seasonal changes in blood sugar, fat bodies, liver glycogen and gonads in the common frog, *Rana temporaria* // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 26, iss. 4. P. 412 – 429. <https://doi.org/10.1242/jeb.26.4.412>
- Smith D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis // *Ecology*. Vol. 68, iss. 2. P. 344 – 350.
- Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuzniak S. 2007. Vertebrate phenology at similar latitudes: Temperature responses differ between Poland and the United Kingdom // *Climate Research*. Vol. 34, iss. 2. P. 93 – 98. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/679>
- Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., Waller R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide // *Science*. Vol. 306, № 5702. P. 1783 – 1786. <https://doi.org/10.1126/science.1103538>
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. 2021. New data on the distribution of Pallas's spadefoot toad (*Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)) and fire-bellied toad (*Bombina bombina* L., 1761) (Anura, Amphibia) on the territory of the Saratov region and adjacent territories // *Current Studies in Herpetology*. Vol. 21, iss. 3–4, pp. 138 – 143. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2021-21-3-4-138-143>
- Terhivuo J. 1988. Phenology of spawning for the common frog (*Rana temporaria* L.) in Finland from 1846 to 1986 // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 25, № 2. P. 165 – 175.
- Todd B. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K., Gibbons J. W. 2011. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 278, iss. 1715. P. 2191 – 2197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1768>
- Tomavšević N., Cvetković D., Aleksić I., Crnobrnja-Isailović J. 2007. Effect of climatic conditions on post-hibernation body condition and reproductive traits of *Bufo bufo* females // *Archives of Biological Sciences*. Vol. 59, № 3. P. 51 – 52. <https://doi.org/10.2298/ABS070351PT>
- Tryjanowski P., Rybacki M., Sparks T. 2003. Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in Western Poland in 1978 – 2002 // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 40, № 6. P. 459 – 464.
- Unglaub B., Steinfartz S., Drechsler A., Schmidt B. R. 2015. Linking habitat suitability to demography in a pond-breeding amphibian // *Frontiers in Zoology*. Vol. 12. Article number 9. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0103-3>
- Valenzuela-Sánchez A., Cunningham A. A., Soto-Azat C. 2015. Geographic body size variation in ectotherms: Effects of seasonality on an anuran from the southern temperate forest // *Frontiers in Zoology*. Vol. 12. Article number 37. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0132-y>
- 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. 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 281, iss. 1779. Article number 20132612. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2612>
- Vignoli L., D'Amen M., Rocca F. D., Bologna M. A., Luiselli L. 2014. Contrasted influences of moon phases on the reproduction and movement patterns of four amphibian species inhabiting different habitats in Central Italy // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 35, iss. 2. P. 247 – 254.
- Vonesh J. R., Warkentin K. M. 2006. Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators // *Ecology*. Vol. 87, iss. 3. P. 556 – 562. <https://doi.org/10.1890/05-0930>
- Walpole A. A., Bowman J., Tozer D. C., Badzinski D. S. 2012. Community-level response to climate change: Shifts in anuran calling phenology // *Herpetological Conservation and Biology*. Vol. 7, iss. 2. P. 249 – 257.
- Weddeling K., Bosbach G., Hachtel M., Sander U., Schmidt P., Tarkhishvili D. 2005. Egg size versus clutch size: Variation and trade-off in reproductive output of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in a pond near Bonn (Germany) // *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica* / eds. N. Anajeva, O. Tsinenko. Saint Petersburg: Societas Europaea Herpetologica. P. 238 – 240.
- Womack M. C., Steigerwald E., Blackburn D. C., Cannatella D. C., Catenazzi A., Che J., Koo M. S., McGuire J. A., Ron S. R., Spencer C. L., Vredenburg V. T., Tarvin R. D. 2022. State of the amphibia 2020: A review of five years of amphibian research and existing resources // *Ichthyology & Herpetology*. Vol. 110, iss. 4. P. 638 – 661. <https://doi.org/10.1643/h2022005>
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. 2022 a. False spring in the spawning migrations of Spadefoot toads

(*Pelobates*, Anura): Distribution in European Russia and the phenomenon scale in 2020 // *Biology Bulletin*. Vol. 49, № 10. P. 1883 – 1889. <https://doi.org/10.1134/S1062359022100235>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. 2022 *b.* False spring in the Southeastern European Russia and anoma-

lies of the phenology of spawning migrations of the Pallas' spadefoot toad *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia) // *Russian Journal of Herpetology*. Vol. 29, № 4. P. 206 – 214. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2022-29-4-206-214>

Reproductive ecology of Anuran Amphibians: Effects of internal and external factors

G. A. Ivanov [✉], M. V. Yermokhin ¹, V. V. Tabachishin ¹, V. G. Tabachishin ²

¹ Saratov State University

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

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

24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

Article info

Review

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26>

EDN: XXXIUN

Received December 17, 2023,
revised January 23, 2023,
accepted January 23, 2023,
published June 30, 2023

Abstract. This research paper examines the influence of internal factors (female body weight, body condition) and external ecological factors on the reproductive parameters of females, as well as on the reproductive ecology of adult individuals of anuran amphibians. Among the most significant reproductive characteristics of females are the number of eggs in a clutch, the proportion of reproductive products to female body weight (contribution to reproduction), and the average weight of eggs. The body weight of the female and the ecological (meteorological) conditions of her activity during the year preceding spawning, as well as the hibernation conditions, have the greatest impact on the quantitative expression of these parameters. The proportion of reproductive products to female body weight in anuran amphibians usually ranges from 13 to 30%. Climate warming can directly affect the reproductive parameters of females, the survival of metamorphs, and the phenology of the spawning period.

Keywords: anuran amphibians, reproductive parameters, contribution to reproduction, climate change, reproductive phenology

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

For citation: Ivanov G. A., Yermokhin M. V., Tabachishin V. V., Tabachishin V. G. Reproductive ecology of Anuran Amphibians: Effects of internal and external factors. *Current Studies in Herpetology*, 2023, vol. 23, iss. 1–2, pp. 3–26 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2023-23-1-2-3-26>, EDN: XXXIUN

REFERENCES

Bobretsov A. V., Bykhovets N. M., Kochanov S. K., Petrov A. N. Distribution and morphometric features of the common toad *Bufo bufo* L. (Bufonidae, Amphibia) in the North-East of the European part of Russia. *Current Studies in Herpetology*, 2022, vol. 22, iss. 1–2, pp. 3–16 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2022-22-1-2-3-16>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Reproductive parameters of females *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) as functions of size and weight characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2011, vol. 11, iss. 1–2, pp. 28–39 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. An abnormally early hibernation ending of the Red-bellied toad (*Bombina bombina*) (Discoglossidae, Anura) in the populations of the Medveditsa river valley (Saratov region). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 89–96 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-89-96>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Phenological changes in the wintering end date of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) in the Medveditsa

river valley (Saratov region) under conditions of climate transformation. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022 a, no. 4, pp. 474–482 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-474-482>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the spawning migrations of Spadefoot toads (*Pelobates*, Anura): Distribution in the European Russia and the phenomenon scale in 2020. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022 b, no. 1, pp. 3–16 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-3-16>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Comparative analysis of body condition indexes efficiency of *Pelobates fuscus* toadlets. *Current Studies in Herpetology*, 2014, vol. 14, iss. 3–4, pp. 92–102 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A., Rybal'chenko D. A. Reproductive parameters of *Bombina bombina* and *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) females as functions of their size and weight characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2016, vol. 16, iss. 1–2, pp. 3–13 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-3-13>

Kutenkov A. P. Dynamics of size of liver, fat bodies and gonads in grass frogs (*Rana temporaria*) and moor frog (*R. arvalis*) frogs. In: *Ekologiya nazemnykh pozvonoch-*

✉ Corresponding author. Department of Animal Morphology and Ecology, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Gleb A. Ivanov: yermokhinmv@yandex.ru; Mikhail V. Yermokhin: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru; Vasily V. Tabachishin: tabachishinvg@sevin.ru; Vasily G. Tabachishin: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinvg@sevin.ru.

- nykh [Ecology of Terrestrial Vertebrates]. Petrozavodsk, Institute of Biology, Karelian Research Center, USSR Academy of Sciences Publ., 1991, pp. 14–24 (in Russian).
- Kutenkov A. P. *Ekologiya travianoj liagushki (Rana temporaria L., 1758) na Severo-Zapade Rossii* [Ecology of Grass Frog (*Rana temporaria* L., 1758) in the North-West of Russia]. Petrozavodsk, Petrozavodsk State University Publ., 2009. 140 p. (in Russian).
- Lyapkov S. M. *Population Ecology of Moor (Rana arvalis) and Common (Rana temporaria) Frogs. Geographic Variation in Age Composition, Postmetamorphic Growth, Size and Reproductive Characteristics*. Moscow, KMK Scientific Press, 2021. 219 p. (in Russian).
- Fominykh A. S., Lyapkov S. M. The formation of new characteristics in life cycle of the marsh frog (*Rana ridibunda*) in thermal pond conditions. *Zhurnal obshchej biologii*, 2011, vol. 72, no. 6, pp. 403–421 (in Russian).
- Cherdantseva E. M., Cherdantsev V. G., Lyapkov S. M. The influence of egg size on the intensity and duration of *Rana arvalis* metamorph development in an experiment performed in a spawning water body. *Zoologicheskii zhurnal*, 2007, vol. 86, no. 3, pp. 329–339 (in Russian).
- Alford R. A. Declines and the global status of amphibians. In: Sparling D. W., Linder G., Bishop C. A., Krest S., eds. *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*. Boca Raton, CRC Press, 2010, pp. 13–46.
- Altwegg R. Multistage density dependence in an amphibian. *Oecologia*, 2003, vol. 136, iss. 1, pp. 46–50. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1248-x>
- Altwegg R., Reyer H.-U. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution*, 2003, vol. 57, iss. 4, pp. 872–882. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2003\)057\[0872:PONSOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2003)057[0872:PONSOS]2.0.CO;2)
- 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. *Journal of Zoology*, 2012, vol. 288, iss. 2, pp. 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00933.x>
- Beattie R. C. The date of spawning in populations of the common frog (*Rana temporaria*) from different altitudes in northern England. *Journal of Zoology*, 1985, vol. 205, iss. 1, pp. 137–154. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb05618.x>
- Beck C. W., Congdon J. D. Effects of individual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo terrestris*) metamorphs. *Canadian Journal of Zoology*, 1999, vol. 77, no. 6, pp. 944–951. <https://doi.org/10.1139/z99-041>
- Beebee T. J. Geographical variations in breeding activity patterns of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain. *Journal of Zoology*, 1985, vol. 205, iss. 1, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb05608.x>
- Bennett A. M., Murray D. L. Maternal body condition influences magnitude of anti-predator response in offspring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, vol. 281, iss. 1794, article no. 20141806. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1806>
- Berger L. Principles of studies of European water frogs. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1988, vol. 31, pp. 563–580.
- Berven K. A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*, 1990, vol. 71, iss. 4, pp. 1599–1608. <https://doi.org/10.2307/1938295>
- Berven K. A. Density dependence in the terrestrial stage of wood frogs: Evidence from a 21-year population study. *Copeia*, 2009, vol. 2009, iss. 2, pp. 328–338. <https://doi.org/10.1643/CH-08-052>
- Berven K. A., Gill D. E. Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist*, 1983, vol. 23, iss. 1, pp. 85–97. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.85>
- Blaustein A. R., Belden L. K., Olson D. H. Amphibian phenology and climate change. *Conservation Biology*, 2002, vol. 16, iss. 6, pp. 1454–1455. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.t01-1-02109.x>
- Blaustein A. R., Han B., Fasy B., Romansic J., Scheessele E. A., Anthony R. G., Marco A., Chivers D. P., Belden L. K., Kiesecker J. M., Garcia T., Lizana M., Kats L. B. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation and optical characteristics of natural waters protect amphibians from UV-B in the US Pacific Northwest: Comment. *Ecology*, 2004, vol. 85, iss. 6, pp. 1747–1754.
- Blaustein A. R., Searle C., Bancroft B. A., Lawler J. Amphibian population declines and climate change. In: Beever E. A., Belant J. L., eds. *Ecological Consequences of Climate Change: Mechanisms, Conservation, and Management*. Boca Raton, London, New York, CRC Press, 2011, pp. 29–53.
- Bouchard S. S., O’Leary C. J., Wargelin L. J., Charbonnier J. F., Warkentin K. M. Post-metamorphic carry-over effects of larval digestive plasticity. *Functional Ecology*, 2016, vol. 30, iss. 3, pp. 379–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12501>
- Boyd C. E., Goodyear C. P. Somatic and gametic dry matter and protein in gravid female of several amphibian species. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, 1971, vol. 40, iss. 3, pp. 771–775. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(71\)90262-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(71)90262-3)
- Brannelly L. A., Webb R. J., Jiang Z., Berger L., Skerratt L. F., Grogan L. F. Declining amphibians might be evolving increased reproductive effort in the face of devastating disease. *Evolution*, 2021, vol. 75, iss. 10, pp. 2555–2567. <https://doi.org/10.1111/evo.14327>
- Brizzi R., Corti C. Reproductive cycles of the European amphibians: A brief history of studies on the role of exogenous and endogenous factors. *Herpetologia Bonnensis II: Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica*. Bonn, Societas Europaea Herpetologica, 2006, pp. 27–30.
- Buchholz D. R., Hayes T. B., Gatten R. E. Jr. Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae). *Copeia*, 2002, vol. 2002, iss. 1, pp. 180–189.

- Bull E. Dispersal of newly metamorphosed and juvenile Western toads (*Anaxyrus boreas*) in Northeastern Oregon, USA. *Herpetological Conservation and Biology*, 2009, vol. 4, iss. 2, pp. 236–247.
- Cabrera-Guzmán E., Crossland M. R., Brown G. P., Shine R. Larger body size at metamorphosis enhances survival, growth and performance of young cane toads (*Rhinella marina*). *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, article no. e70121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070121>
- Cadeddu G., Castellano S. Factors affecting variation in the reproductive investment of female treefrogs, *Hyla intermedia*. *Zoology*, 2012, vol. 115, iss. 6, pp. 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2012.04.006>
- Cahill A. E., Aiello-Lammens M. E., Fisher-Reid M. C., Hua X., Karanewsky C. J., Yeong Ryu H., Sbeglia G. C., Spagnolo F., Waldron J. B., Warsi O., Wiens J. J. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 2012, vol. 280, iss. 1750, article no. 20121890. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1890>
- Camargo A., Naya D. E., Canavero A., Rosa da I., Maneyro R. Seasonal activity and body size-fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay. *Annales Zoologici Fennici*, 2005, vol. 42, no. 5, pp. 513–521.
- Castellano S., Cucco M., Giacoma C. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). *Copeia*, 2004, vol. 2004, no. 3, pp. 659–664. <https://doi.org/10.1643/CE-03-182R2>
- Cayueta H., Arsovski D., Bonnaire E., Duguet R., Joly P., Besnard A. The impact of severe drought on survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian. *Ecosphere*, 2016, vol. 7, iss. 2, pp. e01246. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1246>
- Chelgren N. D., Rosenberg D. K., Heppell S. S., Gitelman A. I. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration. *Ecological Applications*, 2006, vol. 16, iss. 1, pp. 250–261. <https://doi.org/10.1890/04-0329>
- Chen W., Zhang L., Lu X. Higher prehibernation energy storage in anurans from cold environment: A case study on a temperate frog *Rana chensinensis* along broad latitudinal and altitudinal gradients. *Annales Zoologici Fennici*, 2011, vol. 48, no. 4, pp. 214–220. <https://doi.org/10.5735/086.048.0402>
- Cogălniceanu D., Miaud C. Variation in life history traits in *Bombina orientalis* from the lower Danube floodplain. *Amphibia-Reptilia*, 2004, vol. 25, iss. 1, pp. 115–119. <https://doi.org/10.1163/156853804322992896>
- Corn P. S. Amphibian breeding and climate change: Importance of snow in the Mountains. *Conservation Biology*, 2003, vol. 17, iss. 2, pp. 622–625. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02111.x>
- Corn P. S. Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2005, vol. 28, iss. 1, pp. 59–67. <https://doi.org/10.32800/abc.2005.28.0059>
- Corn P. S., Muths E. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation. *Ecology*, 2002, vol. 83, iss. 11, pp. 2958–2963. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2958:VBPATE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2958:VBPATE]2.0.CO;2)
- Crucitti P. A review of phenological patterns of amphibians and reptiles in Central Mediterranean ecoregion. *Phenology and Climate Change*. Rijeka, Croatia, University Campus STeP Ri Slavka Krautzeka, 2012, pp. 35–52.
- Crump M. L. Energy accumulation and amphibian metamorphosis. *Oecologia*, 1981, vol. 49, iss. 2, pp. 167–169. <https://doi.org/10.1007/BF00349184>
- Cummins C. P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria*. *Journal of Animal Ecology*, 1986, vol. 55, iss. 1, pp. 303–316.
- Cummins C. P. UV-B radiation, climate change and frogs – the importance of phenology. *Annales Zoologici Fennici*, 2003, vol. 40, iss. 1, pp. 61–67.
- Diaz-Paniagua C. Variability in timing of larval season in an amphibian community in SW Spain. *Ecography*, 1992, vol. 15, iss. 3, pp. 267–272.
- Drakulić S., Feldhaar H., Lisičić D., Mioč M., Cizelj I., Seiler M., Spatz T., Rödel M.-O. Population-specific effects of developmental temperature on body condition and jumping performance of a widespread European frog. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, iss. 10, pp. 3115–3128. <https://doi.org/10.1002/ece3.2113>
- Džukić G., Beškov V., Sidorovska V., Cogălniceanu D., Kalezić L. Historical and contemporary ranges of the spadefoot toads *Pelobates* spp. (Amphibia: Anura) in the Balkan Peninsula. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 2005, vol. 48, no. 1–2, pp. 1–9.
- Earl J. E., Whiteman H. H. Are commonly used fitness predictors accurate? A meta-analysis of amphibian size and age at metamorphosis. *Copeia*, 2015, vol. 103, iss. 2, pp. 297–309. <https://doi.org/10.1643/CH-14-128>
- Ficetola G. F., Bernardi de F. Offspring size and survival in the frog *Rana latastei*: From among-population to within-clutch variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, vol. 97, iss. 4, pp. 845–853. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01229.x>
- Ficetola G. F., Maiorano L. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, 2016, vol. 181, iss. 3, pp. 683–693. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3610-9>
- Fitzpatrick L. C. Life history patterns of storage and utilisation of lipids for energy in amphibians. *American Zoologist*, 1976, vol. 16, iss. 4, pp. 725–732. <https://doi.org/10.1093/icb/16.4.725>
- Galloy V., Denoël M. Detrimental effect of temperature increase on the fitness of an amphibian (*Lissotriton helveticus*). *Acta Oecologica*, 2010, vol. 36, iss. 2, pp. 179–183. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.12.002>
- Gibbons M. M., McCarthy T. K. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age. *Journal of Zoology*, 1986, vol. 209, iss. 4, pp. 579–593. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03613.x>

- Gibbs J. P., Breisch A. R. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. *Conservation Biology*, 2001, vol. 15, iss. 4, pp. 1175–1178. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.0150041175.x>
- Goater C. P. Growth and survival of postmetamorphic toads: Interactions among larval history, density, and parasitism. *Ecology*, 1994, vol. 75, iss. 8, pp. 2264–2274.
- Gomez-Mestre I., Tejedo M., Marangoni F. Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species. *Amphibia–Reptilia*, 2008, vol. 29, iss. 4, pp. 541–553. <https://doi.org/10.1163/156853808786230370>
- Grafe T. U., Schmuck R., Linsenmair K. E. Reproductive energetics of the African reed frogs, *Hyperolius viridiflavus* and *Hyperolius marmoratus*. *Physiological Zoology*, 1992, vol. 65, no. 1, pp. 153–171. <https://doi.org/10.1086/physzool.65.1.30158244>
- Gramapurohit N. P., Shanbhad B. A., Saidapur S. K. Pattern of growth and utilization of abdominal fat bodies during larval development and metamorphosis in five South Indian anurans. *Current Science*, 1998, vol. 75, iss. 11, pp. 1188–1192.
- Grant R. A., Chadwick E. A., Halliday T. The lunar cycle: A cue for amphibian reproductive phenology? *Animal Behavior*, 2009, vol. 78, iss. 2, pp. 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.007>
- Gray M. J., Smith L. M. Influence of land use on postmetamorphic body size of playa lake amphibians. *Journal of Wildlife Management*, 2005, vol. 69, iss. 2, pp. 515–524. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069\[0515:IOLUOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069[0515:IOLUOP]2.0.CO;2)
- Green D. M. Implications of female body-size variation for the reproductive ecology of an anuran amphibian. *Ethology, Ecology and Evolution*, 2015, vol. 27, iss. 2, pp. 173–184. <https://doi.org/10.1080/03949370.2014.915430>
- Green D. M., Middleton J. Body size varies with abundance, not climate, in an amphibian population. *Ecography*, 2013, vol. 36, iss. 8, pp. 947–955. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00063.x>
- Gunzburger M. S. Reproductive ecology of the green treefrog (*Hyla cinerea*) in Northwestern Florida. *American Midland Naturalist*, 2006, vol. 155, iss. 2, pp. 321–328. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)155\[321:REOTGT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)155[321:REOTGT]2.0.CO;2)
- Harper E. B., Semlitsch R. D. Density dependence in the terrestrial life history stage of two anurans. *Oecologia*, 2007, vol. 153, iss. 4, pp. 879–889. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0796-x>
- Hartel T. Weather conditions, breeding date and population fluctuation in *Rana dalmatina* from Central Romania. *Herpetological Journal*, 2008, vol. 18, iss. 1, pp. 40–44.
- Hartel T., Sas I., Pernetta A., Geltsch I. C. The reproductive dynamics of temperate amphibians: A review. *North-Western Journal of Zoology*, 2007, vol. 3, no. 2, pp. 127–145.
- Hartmann M. T., Hartmann P. A., Haddad C. F. Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 2010, vol. 100, no. 3, pp. 207–215. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000300004>
- Hocking D. J., Rittenhouse T. A. G., Rothermel B. B., Johnson J. R., Conner C. A., Harper E. B., Semlitsch R. D. Breeding and recruitment phenology of amphibians in Missouri oak-hickory forests. *The American Midland Naturalist*, 2008, vol. 160, no. 1, pp. 41–60. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2008\)160\[41:BARPOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2008)160[41:BARPOA]2.0.CO;2)
- Iela L., Milone M., Caliendo M. F., Rastogi R. K., Chieffi G. Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta*: Annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma. *Bolletino di zoologia*, 1979, vol. 46, iss. 1–2, pp. 11–16. <https://doi.org/10.1080/11250007909440272>
- Indermaur L., Schmidt B. R., Tockner K., Schaub M. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and growth rate at metamorphosis. *Oecologia*, 2010, vol. 163, iss. 3, pp. 637–649. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1586-4>
- Jaafar I. H., Ismail A., Kurais A.-R. Correlations of reproductive parameters of two tropical frogs from Malaysia. *Asiatic Herpetological Research*, 1999, vol. 8, iss. 1, pp. 48–52.
- Jahn K. Der Einfluß von Körpergröße, Körpermasse und Alter auf die Laichmasse von *Pelobates fuscus* – Weibchen. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 1998, Bd. 5, no. 1, S. 71–80.
- Jakob C., Poizat G., Veith M., Seitz A., Crivelli A. J. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia*, 2003, vol. 499, no. 1–3, pp. 51–61. <https://doi.org/10.1023/A:1026343618150>
- Jönsson K. I., Herczeg G., O'Hara R. B., Söderman F., Schure ter A. F. H., Larsson P., Merilä J. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient. *Ecography*, 2009, vol. 32, iss. 5, pp. 831–839. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05352.x>
- Jørgensen C. B. Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number of size of eggs. *Journal of Zoology*, 1981, vol. 195, iss. 4, pp. 449–458. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb03477.x>
- Kanamadi R. D., Saidapur S. K., Bhuttewadkar N. U., Yamakanamaradi S. M. Annual changes in the fat body of the male toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) inhabiting the tropical zone of South India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 1989, vol. 55, no. 4, pp. 261–264.
- Kaplan R. H. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis*. *Oecologia*, 1987, vol. 71, iss. 2, pp. 273–279. <https://doi.org/10.1007/BF00377295>
- Klaus S. P., Loughheed S. C. Changes in breeding phenology of Eastern Ontario frogs over four decades. *Ecology and Evolution*, 2013, vol. 3, iss. 4, pp. 835–845. <https://doi.org/10.1002/ece3.501>

- Koskela P., Pasanen S. The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. *Aquilo, Series Zoologica*, 1975, vol. 16, no. 1, pp. 1–12.
- Kuramoto M. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution*, 1978, vol. 32, iss. 2, pp. 287–296. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb00644.x>
- Kusano T., Miura T., Terui S., Maruyama K. Factors affecting the breeding activity of the Japanese common toad, *Bufo japonicus formosus* (Amphibia: Bufonidae) with special reference to the lunar cycle. *Current Herpetology*, 2015, vol. 34, no. 2, pp. 101–111. <https://doi.org/10.5358/hsj.34.101>
- Lai S.-J., Kam Y.-C., Lin Y.-S. Elevational variation in reproductive and life history traits of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger, 1909 in Taiwan. *Zoological Studies*, 2003, vol. 42, no. 1, pp. 193–202.
- Lardner B., Loman J. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria*. *Oecologia*, 2003, vol. 137, iss. 4, pp. 541–546. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1390-5>
- Lavergne S., Mouquet N., Thuiller W., Ronce O. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2010, vol. 41, iss. 1, pp. 321–350. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>
- Leary C. J., Jessop T. S., Garcia A. M., Knapp R. Steroid hormone profiles and relative body condition of calling and satellite toads: Implications for proximate regulation of behavior in anurans. *Behavioural Ecology*, 2004, vol. 15, iss. 2, pp. 313–320. <https://doi.org/10.1093/beheco/arrh015>
- Liao W. B., Luo Y., Lou S. L., Lu D., Jehle R. Geographic variation in life-history traits: Growth season affects age structure, egg size and clutch size in Andrew's toad (*Bufo andrewsi*). *Frontiers in Zoology*, 2016, vol. 13, iss. 6, article no. 6. <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0138-0>
- Liedtke H. C., Müller H., Hafner J., Nagel P., Loader S. P. Interspecific patterns for egg and clutch sizes of African Bufonidae (Amphibia: Anura). *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, 2014, vol. 253, iss. 4, pp. 309–315. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.02.003>
- Lips K. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog. *Oecologia*, 2001, vol. 128, iss. 4, pp. 509–518. <https://doi.org/10.1007/s004420100687>
- Loman J. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: An experimental demonstration. *Amphibia–Reptilia*, 1999, vol. 20, iss. 4, pp. 421–430.
- Loman J. Local variation in *Rana temporaria* egg and clutch size: Adaptation to pond drying? *Alytes*, 2001, vol. 19, no. 1, pp. 45–52.
- Loman J. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. *Journal of Zoology*, 2002, vol. 258, iss. 1, pp. 115–129.
- Loman J. Primary and secondary phenology. Does it pay a frog to spawn early? *Journal of Zoology*, 2009, vol. 279, iss. 1, pp. 64–70. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00589.x>
- Loumbourdis N. S., Kyriakopoulou-Sklavounou P. Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in Northern Greece. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, 1991, vol. 99, iss. 4, pp. 577–583. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(91\)90133-W](https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90133-W)
- Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Severtsov A. S. Variation structure of the reproductive characteristics in *Rana temporaria* and their relationship with size and age of the frog. *Entomological Review*, 2002, vol. 82, suppl. 2, pp. 275–289.
- Méndez-Tepepa M., Morales-Cruz C., García-Nieto E., Anaya-Hernández A. A review of the reproductive system in anuran amphibians. *Zoological Letters*, 2023, vol. 9, iss. 1, article no. 3. <https://doi.org/10.1186/s40851-023-00201-0>
- Middleton J., Green D. M. Adult age-structure variability in an amphibian in relation to population decline. *Herpetologica*, 2015, vol. 71, iss. 3, pp. 190–195. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00074>
- Mirabile M., Melletti M., Venchi A., Bologna M. A. The reproduction of the Apennine yellow-bellied toad (*Bombina pachypus*) in central Italy. *Amphibia–Reptilia*, 2009, vol. 30, iss. 3, pp. 303–312. <https://doi.org/10.1163/156853809788795100>
- Mitchell J. C., Pague C. A. Filling gaps in life-history data: Clutch sizes for 21 species of north American anurans. *Herpetological Conservation and Biology*, 2014, vol. 9, iss. 3, pp. 495–501.
- Morey S. V. Pool duration influences age and body mass at metamorphosis in the western spadefoot toad: Implications for vernal pool conservation. In: Witham C. W., Bauder E. T., Belk D., Ferren W. R. Jr., Ornduff R., eds. *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems: Proceedings from a 1996 Conference*. Sacramento, California Native Plant Society, 1998, pp. 86–91.
- Morrison C., Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *Journal of Animal Ecology*, 2003, vol. 72, iss. 2, pp. 270–279. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00696.x>
- Ogielska M., Kotusz A. Pattern and rate of ovary differentiation with reference to somatic development in anuran amphibians. *Journal of Morphology*, 2004, vol. 259, iss. 1, pp. 41–54. <https://doi.org/10.1002/jmor.10162>
- Orizaola G., Laurila A. Intraspecific variation of temperature-induced effects on metamorphosis in the pool frog (*Rana lessonae*). *Canadian Journal of Zoology*, 2009, vol. 87, no. 7, pp. 581–588. <https://doi.org/10.1139/Z09-04>

- Orizaola G., Dahl E., Niecieza A. G., Laurila A. Larval life history and anti-predator strategies are affected by breeding phenology in an amphibian. *Oecologia*, 2012, vol. 171, iss. 4, pp. 873–881. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2456-z>
- Pacifici M., Foden W. B., Visconti P., Watson J. E. M., Butchart S. H. M., Kovacs K. M., Scheffers B. R., Hole D. G., Martin T. G., Akçakaya H. R., Corlett R. T., Huntley B., Bickford D., Carr J. A., Hoffmann A. A., Midgley G. F., Pearce-Kelly P., Pearson R. G., Williams S. E., Willis S. G., Young B., Rondinini C. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 2015, vol. 5, iss. 3, pp. 215–224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>
- Parnesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, vol. 37, iss. 1, pp. 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Paton P. W., Crouch W. B. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies. *Conservation Biology*, 2002, vol. 16, no. 1, pp. 194–204.
- Ponsero A., Joly P. Clutch size, egg survival and migration distance in the agile frog (*Rana dalmatina*) in a floodplain. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1998, Bd. 142, no. 3, S. 343–352.
- Prado C. P. A., Haddad C. F. B. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. *Herpetological Journal*, 2005, vol. 15, iss. 3, pp. 181–189.
- Pramoda S., Saidapur S. K. Annual changes in the somatic weight, hypophysial gonadotrophs, ovary, oviduct and abdominal fat bodies in the Indian bull frog, *Rana tigerina*. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 1984, vol. 50, no. 5, pp. 490–499.
- Rafińska A. Reproductive biology of the firebellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura: Discoglossidae): Egg size, clutch size and larval period length differences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, vol. 43, iss. 3, pp. 191–210. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00593.x>
- Räsänen K., Laurila A., Merilä J. Maternal investment in egg size: Environment and population-specific effects on offspring performance. *Oecologia*, 2005, vol. 142, iss. 4, pp. 546–553. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1762-5>
- Räsänen K., Söderman F., Laurila A., Merilä J. Geographic variation in maternal investment: Acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*. *Ecology*, 2008, vol. 89, iss. 9, pp. 2553–2562. <https://doi.org/10.1890/07-0168.1>
- Reading C. J. Egg production in the Common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*, 1986, vol. 208, iss. 1, pp. 99–107. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb04712.x>
- Reading C. J. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia*, 2007, vol. 151, no. 1, pp. 125–131. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0558-1>
- Reading C. J., Clarke R. T. The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo*. *Oecologia*, 1995, vol. 102, iss. 4, pp. 453–459. <https://doi.org/10.1007/BF00341357>
- Reading C. J., Jofre G. M. Declining common toad body size correlated with climate warming. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2021, vol. 134, iss. 3, pp. 577–586. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab101>
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. *Amphibia-Reptilia*, 2006a, vol. 27, iss. 4, pp. 549–559. <https://doi.org/10.1163/156853806778877149>
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. *Evolutionary Ecology Research*, 2006b, vol. 8, iss. 6, pp. 1139–1154.
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A. Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*. *Evolutionary Ecology Research*, 2006c, vol. 8, iss. 2, pp. 309–320.
- Rowland F. E., Schyling E. S., Freidenburg L. K., Urban M. C., Richardson J. L., Arietta A. Z. A., Rodrigues S. B., Rubinstein A. D., Benard M. F., Skelly D. K. Asynchrony, density dependence, and persistence in an amphibian. *Ecology*, 2022, vol. 103, iss. 7, pp. e3696. <https://doi.org/10.1002/ecy.3696>
- Ryan T. J., Winne C. T. Effects of hydroperiod on metamorphosis in *Rana sphenocephala*. *American Midland Naturalist*, 2001, vol. 145, iss. 1, pp. 46–53. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2001\)145\[0046:EOHOMI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2001)145[0046:EOHOMI]2.0.CO;2)
- Ryser J. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria*. *Oecologia*, 1989, vol. 78, iss. 2, pp. 264–268. <https://doi.org/10.1007/BF00377165>
- Salvidio S. Stability and annual return rates in amphibian populations. *Amphibia-Reptilia*, 2011, vol. 32, iss. 1, pp. 119–124. <https://doi.org/10.1163/017353710X541887>
- Schmidt B. R., Anholt B. R. Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia*, 1999, vol. 20, iss. 1, pp. 97–108. <https://doi.org/10.1163/156853899X00114>
- Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. D., Lynch T. K. Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival. *Oecologia*, 2007, vol. 153, iss. 3, pp. 521–532. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0755-6>
- Scott W. A., Pithart D., Adamson J. K. Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria*. *Journal of Herpetology*, 2008, vol. 42, iss. 1, pp. 89–96. <https://doi.org/10.1670/07-022.1>
- Semlitch R. D. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *Journal*

- of *Wildlife Management*, 2008, vol. 72, iss. 1, pp. 260–267. <https://doi.org/10.2193/2007-082>
- Seymour R. S. Energy metabolism of dormant Spadefoot toads (*Scaphiopus*). *Copeia*, 1973, vol. 1973, iss. 3, pp. 435–445.
- Shirose L. J., Brooks R. J. Age structure, mortality, and longevity in syntopic populations of three species of ranid frogs in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 1995, vol. 73, no. 10, pp. 1878–1886. <https://doi.org/10.1139/z95-220>
- Smith C. L. Seasonal changes in blood sugar, fat bodies, liver glycogen and gonads in the common frog, *Rana temporaria*. *Journal of Experimental Biology*, 1950, vol. 26, iss. 4, pp. 412–429. <https://doi.org/10.1242/jeb.26.4.412>
- Smith D. C. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*, 1987, vol. 68, iss. 2, pp. 344–350.
- 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, iss. 2, pp. 93–98. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/679>
- Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., Waller R. W. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 2004, vol. 306, no. 5702, pp. 1783–1786. <https://doi.org/10.1126/science.1103538>
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. New data on the distribution of Pallas's spadefoot toad (*Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)) and fire-bellied toad (*Bombina bombina* L., 1761) (Anura, Amphibia) on the territory of the Saratov region and adjacent territories. *Current Studies in Herpetology*, 2021, vol. 21, iss. 3–4, pp. 138–143. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2021-21-3-4-138-143>
- Terhivuo J. Phenology of spawning for the common frog (*Rana temporaria* L.) in Finland from 1846 to 1986. *Annales Zoologici Fennici*, 1988, vol. 25, no. 2, pp. 165–175.
- 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, iss. 1715, pp. 2191–2197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1768>
- Tomavsević N., Cvetković D., Aleksić I., Crnobrnja-Isailović J. Effect of climatic conditions on post-hibernation body condition and reproductive traits of *Bufo bufo* females. *Archives of Biological Sciences*, 2007, vol. 59, no. 3, pp. 51–52. <https://doi.org/10.2298/ABS070351PT>
- 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, no. 6, pp. 459–464.
- Unglaub B., Steinfartz S., Drechsler A., Schmidt B. R. Linking habitat suitability to demography in a pond-breeding amphibian. *Frontiers in Zoology*, 2015, vol. 12, article no. 9. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0103-3>
- Valenzuela-Sánchez A., Cunningham A. A., Soto-Azat C. Geographic body size variation in ectotherms: Effects of seasonality on an anuran from the southern temperate forest. *Frontiers in Zoology*, 2015, vol. 12, article number 37. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0132-y>
- 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, iss. 1779, article no. 20132612. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2612>
- Vignoli L., D'Amen M., Rocca F. D., Bologna M. A., Luiselli L. Contrasted influences of moon phases on the reproduction and movement patterns of four amphibian species inhabiting different habitats in Central Italy. *Amphibia-Reptilia*, 2014, vol. 35, iss. 2, pp. 247–254.
- Vonesh J. R., Warkentin K. M. Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators. *Ecology*, 2006, vol. 87, iss. 3, pp. 556–562. <https://doi.org/10.1890/05-0930>
- 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, iss. 2, pp. 249–257.
- Weddeling K., Bosbach G., Hachtel M., Sander U., Schmidt P., Tarkhishvili D. Egg size versus clutch size: Variation and trade-off in reproductive output of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in a pond near Bonn (Germany). Anajeva N., Tsinenko O., eds. *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Saint Petersburg, Societas Europaea Herpetologica, 2005, pp. 238–240.
- Womack M. C., Steigerwald E., Blackburn D. C., Cannatella D. C., Catenazzi A., Che J., Koo M. S., McGuire J. A., Ron S. R., Spencer C. L., Vredenburg V. T., Tarvin R. D. State of the amphibia 2020: A review of five years of amphibian research and existing resources. *Ichthyology & Herpetology*, 2022, vol. 110, iss. 4, pp. 638–661. <https://doi.org/10.1643/h2022005>
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the spawning migrations of Spadefoot toads (*Pelobates*, Anura): Distribution in European Russia and the phenomenon scale in 2020. *Biology Bulletin*, 2022 a, vol. 49, no. 10, pp. 1883–1889. <https://doi.org/10.1134/S1062359022100235>
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the Southeastern European Russia and anomalies of the phenology of spawning migrations of the Pallas' spadefoot toad *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia). *Russian Journal of Herpetology*, 2022 b, vol. 29, no. 4, pp. 206–214. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2022-29-4-206-214>