



*for a living planet®*

# **ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ЭКОСИСТЕМЫ БАСЕЙНА РЕКИ АМУР**

Москва, 2006

# Влияние климата на отдельные аспекты жизнедеятельности земноводных и пресмыкающихся

**Маслова И. В.**

Ханкайский Государственный природный заповедник

При выполнении заповедниками герпетологических исследований (Гаранин, Панченко, 1987; Даревский, 1987) согласно программе "Летописи природы", приоритетными направлениями (не считая инвентаризации) являются фенологические наблюдения и учеты численности. Для получения достоверных данных в этой области необходимо большое внимание уделять обследованию климатических (погодных) параметров. Температура, количество осадков и другие климатические факторы влияют на географическое и экологическое распределение земноводных, сроки и интенсивность питания, размножения и миграций, а также на плотность популяций и взаимодействие ассамблея – ширина ниши (Крамп, 2003).

Температура наиболее сильно влияет на рост и развитие земноводных и часто регулирует репродуктивный цикл и поведение (особенно у видов умеренной зоны). Кроме того, изменения температуры могут модифицировать влияние хищничества, паразитизма, а также влиять на чувствительность земноводных к болезням.

Изменения температуры воды могут оказывать влияние на концентрацию кислорода и на первичную продукцию в водоеме, принципиально важную для личиночных стадий, и тем самым обуславливать рост, развитие и выживаемость.

Осадки также оказывают сильное воздействие на активность земноводных, характер их распределения и расселения, репродуктивные циклы, темпы роста и развития. Вне влажного периода многие виды держатся под землей, а если на ее поверхности, то в укрытиях. Поскольку сезонное распределение осадков – более существенный показатель, чем их среднегодовое количество, осадки следует регистрировать ежедневно.

В зависимости от целей исследования и имеющихся ресурсов желательно также регистрировать другие характеристики, такие как: относительная влажность воздуха, влажность субстрата, атмосферное давление, скорость и направление ветра, уровень воды в местах размножения (Крамп, 2003).

Колебания погоды и климата – важные факторы изменения численности земноводных. Иногда она меняется в 20–30 раз. При сильных засухах пересыхает большинство водоемов, и, как следствие, гибнут икра и головастики; сильные холода в малоснежные зимы ведут к вымерзанию взрослых особей. В результате в последующие годы их численность значительно падает. Такие колебания, например, мы наблюдаем у *Rana temporaria* и *R. arvalis*. После засухи возможно сильное снижение численности бурых лягушек, вызванное пересыханием большинства водоемов с головастиками. В последующие годы численность лягушек восстанавливается в связи с успешным развитием в водоемах, вновь заполнившихся водой. В некоторых случаях изменение гидрологического режима, а значит, и микроклимата, постепенно ведет к исчезновению популяции. Именно так произошло с тритонами и обыкновенной жабой в Волжско-Камском крае (Кузьмин,

1999). Интересно, что зеленые лягушки, не удаляющиеся в течение всего лета далеко от водоемов, от засухи страдают меньше других видов (Банников, 1948).

Засухи могут вызвать высокую концентрацию земноводных во влажных местах, повышая риск инфекционных заболеваний, межвидового хищничества и каннибализма. При высокой плотности населения личинок динамика их группировок контролируется в основном взаимодействиями, зависящими от плотности (Кузьмин, 1999).

Необычно засушливые годы могут значительно снижать численность видов, населяющих ограниченные территории в дождевых тропических лесах, иногда приводя к их полному вымиранию. Одной из причин может быть резкое уменьшение количества беспозвоночных, служащих кормом для видов, населяющих подстилку. Еще более важной причиной является сокращение времени существования небольших пересыхающих водоемов, в которых размножаются многие виды амфибий, из-за более позднего начала сезона дождей (Ляпков, 2003). Сильнейший ураган 1989 г. нанес большой урон лесам Пуэрто-Рико, из-за чего резко снизилась численность популяций некоторых наземных видов лягушек (Gardner, 2001).

Изменение местных погодных условий (вследствие глобальных изменений климата) может оказывать существенное влияние и на популяции амфибий умеренной зоны. Наиболее известный пример – прослеженное с 1846 по 1986 г. изменение сроков размножения травяной лягушки в Финляндии вследствие изменений среднегодовой температуры и сроков весеннего снеготаяния (Terhivuo, 1988). В Англии сроки выхода из зимовки и размножения камышовой жабы и зеленых лягушек стали более ранними (статистически достоверно) в связи с повышением весенней температуры воздуха в период с 1978 по 1994 г. (Beebee, 1995). На амфибий Канады неблагоприятное воздействие оказывают уменьшение количества осадков и повышение температуры воздуха летом, а также ливни в зимние месяцы (Green, 1997).

Каждый вид приспосабливается к климатическим условиям своих биотопов. Поэтому каждая популяция отличается от другой, и условий, одинаково оптимальных для всех популяций, не существует. Степень различия популяций вида пропорциональна климатическим различиям их биотопов (Динесман, 1949).

Другой довод в пользу регистрации погодных условий связан с глобальным сокращением популяций земноводных, наблюдающимся даже в труднодоступных районах и на охраняемых территориях.

Причина естественного вымирания различных видов и даже целых групп животных и растений – одна из загадок природы. Недавно была выдвинута гипотеза, что мы являемся свидетелями вымирания целого класса животных, а именно земноводных – наиболее примитивных наземных позвоночных. До сих пор не удается связать сокращение численности отдельных видов ни с особенностями их экологии, ни с эволюционным положением. Существует множество теорий, объясняющих причины вымирания амфибий (возрастание ультрафиолетовой радиации, загрязнение и разрушение мест обитания, эпидемии, массовый отлов в коммерческих целях), среди которых одной из приоритетных является теория по влиянию глобального изменения климата (в том числе повышение температуры и уменьшение числа осадков). Исчезают представители самых разных экологических групп – как примитивные, так и высокоорганизованные виды. Но так как лишь небольшое число видов земноводных можно отнести к хорошо изученным, имеется крайне мало сведений по долговременной динамике их численности. Поэтому возникает вопрос: идет вымирание, или это явление многолетних колебаний численности (Кузьмин, 1995; Beebee, 1995; Kuzmin, 1994).

По данной проблеме удобным плацдармом для исследований могли бы стать заповедники, так как на их территории проводится долговременный мониторинг природных явлений и процессов. В настоящее же время влияние климатических факторов на дальневосточных земноводных исследовано слабо, фрагментарно.

Ю. М. Коротков (1974) указывал на гибель 75,2 % *Rana dybowskii* (Gunther, 1876) на зимовках на отдельных речных участках из-за низкого уровня воды и промерзания реки до дна. В. Т. Белова (1973) наблюдала влияние ливневых дождей на изменение активности и поведения бесхвостых амфибий. Костенко и Белова (1972), вычисляя структуру зимующих популяций, вели подсчет на погибших при зимовке группировках.

Н. Н. Колобаев (2003) отмечал, что в разные годы сроки и интенсивность икрометания дальневосточной лягушки варьируют. Так, 11 мая 2001 г. в урочище "Двадцатиха" еще были слышны массовые брачные концерты. Крайне малоснежная зима 2001–2002 гг., способствовавшая глубокому промерзанию рек, и последовавшая за ней необычно затяжная и холодная весна привели к снижению численности вида и понижению интенсивности размножения.

Нами были получены данные по климатическим воздействиям на отдельные аспекты жизнедеятельности земноводных южного Приморья за 1994–2001 гг. Исследования большей частью проходили на территории трех заповедников: "Уссурийский", "Кедровая Падь", "Ханкайский".

Обследованные территории были разделены согласно классификации А. И. Куренцова (1965). Он выделял на территории Приамурья пять типов фауны: приамурскую (маньчжурскую), охотско-камчатскую, восточносибирскую, даурско-монгольскую и высокогорную. Изученные участки относятся к двум зонам (дауро-монгольской и маньчжурской) и к трем округам: Приханкайская низменность (дауро-монгольская зона, Приханкайский округ); подзона кедрово-широколиственных лесов (маньчжурская зона, Зауссурийский округ) и черно-пихтово-широколиственная подзона (маньчжурская зона, Южно-Приморский округ).

По Приханкайскому округу было отмечено шесть видов земноводных, выделены две группы по распространению. К первой группе относятся такие эвритопные виды, как сибирский углозуб, дальневосточная квакша, сибирская лягушка. Вторую группу составляют локально многочисленные виды – монгольская жаба, дальневосточная жаба, чернопятнистая лягушка. На побережье оз. Ханка наблюдается обилие монгольской жабы, а на возвышенностях в верховьях р. Сунгача – дальневосточной жабы, где в отдельных биотопах она является доминирующим видом. Таким образом, на территории с более засушливым климатом зафиксировано большее число тех видов земноводных, которые менее зависимы от уровня увлажнения среды обитания, что ранее отмечалось Л. Г. Динесман (1949) и В. Е. Соколовым (1964).

Зауссурийский округ также представлен шестью видами земноводных. Здесь преобладают лесные формы биотопов, поэтому отмечается другой набор видов амфибий: исчезают земноводные открытых пространств (монгольская жаба, сибирская лягушка, чернопятнистая лягушка) и появляются три лесных вида (уссурийский когтистый тритон, дальневосточная жерлянка, дальневосточная лягушка). По всем типам биотопов этого округа доминантом является дальневосточная лягушка, однако наблюдается обилие и дальневосточной жерлянки. Уссурийский когтистый тритон обычен в верховьях горных ключей с сильной затененностью, высокой влажностью, относительно низкими температурами, где имеются оптимальные условия для его проживания. Таким образом, в Зауссурийском округе в связи с другими физико-географическими и климатическими условиями появляются три вида земноводных, приуроченных к лесным местам обитания.

В Южно-Приморском округе обитает наибольшее число видов земноводных – семь. Вследствие большого разнообразия ландшафтов здесь присутствуют как виды, тяготеющие к лесным типам биотопов (дальневосточная жерлянка, дальневосточная лягушка), так и виды, обитающие по безлесным биотопам (сибирская лягушка, чернопятнистая лягушка). Причем имеются описанные Ю. М. Коротковым (1974) две формы дальневосточной жерлянки: лесная – *Bombina orientalis* var. *silvatica* (в северной части округа) и луговая – *Bombina orientalis* var. *praticola* (в южной части округа).

Сибирская лягушка в данном округе встречается редко, держится в его северной части, по открытым биотопам. При неоднократных дневных и ночных учетах в весенне-летний сезон 1998–1999 гг. по разнотравным и тростниковым лугам южной части Хасанского района (с. Ромашка, с. Рязановка, с. Гвоздево, пос. Хасан) сибирская лягушка не обнаружена. Возможно, что естественным ограничителем распространения вида в южном направлении является низкий температурный предел его активности, так как с продвижением на юг виды земноводных с менее высокими верхними температурными пределами активности вынуждены сокращать сроки своей суточной активности, что ограничивает их ареал с этой стороны (Банников, 1943). Сибирская лягушка относится к самым холодоустойчивым видам амфибий (Кузьмин, 1999). Возможно, что по р. Нарва проходит южная граница распространения этого земноводного в Приморье.

При сравнении фауны ритрона водотоков Южного Приморья аналогичное возрастание видового богатства по направлению к югу и к побережью отмечала И. М. Леванидова с соавторами (1997). По физико-географическим условиям Южно-Приморский округ имеет наиболее подходящие параметры для успешного обитания земноводных, такие как высокая влажность, множество разнообразных форм водоемов, длительный безморозный период, равное соотношение лесных и открытых биотопов. Хотя следует указать, что эта территория была наиболее повреждена влиянием длительного антропогенного воздействия. Уже в 50-е гг. XX в. Б. П. Колесников (1956) отмечал снижение лесистости в Хасанском районе до 50 %, а на юге района – до 10–20 % в результате давней и интенсивной преобразующей деятельности человека. В настоящее время леса занимают 48 % территории района. Тогда как Н. М. Пржевальский (1990), описывая в 1867–1869 гг. побережье Хасанского района, упоминал о богатых (строевых) лесах, произраставших по берегам Японского моря. За последние 100–150 лет произошли коренные изменения в большей части биотопов, где обитают земноводные. Возможно, что постепенное заболачивание обезлесенных земель, наступление луговой растительности, полей и пастбищ сказались на биологии и экологии местных амфибий.

Таким образом, анализ имеющихся в нашем распоряжении данных по постепенному увеличению влажности, количества осадков, среднегодовой температуры, по смене степных и луговых формаций кедрово-широколиственными лесами, а затем влаго- и теплолюбивыми чернопихтарниками с фрагментами широколиственных лесов и разнотравных лугов с севера на юг на исследуемой территории позволил сформулировать принципы смены одних группировок земноводных другими. Все эти изменения не могли не сказаться как на видовом составе земноводных, так и на их экологии и фенологии.

Ю. М. Коротков (1989) предполагал, что существует три основных фактора, влияющих на распределение и распространение земноводных и рептилий: температурный фактор, наличие убежищ и обилие пищи.

Так как земноводные Дальнего Востока являются в основном эврифагами (Кузьмин, 1999), то при отсутствии одних кормов они легко переходят на другие. Полагаем, что для амфибий Южного Приморья третьим важным фактором является не обилие пищи, а влажность окружающей среды. Это подтверждается исследо-



ваниями Крампа (2003): «...Данные о погодных условиях особенно важны для интерпретации результатов исследований земноводных, поскольку эти животные сильно зависят от влажности. Хотя у разных видов разные пределы толерантности, у всех земноводных газообмен и потеря воды происходят через кожу, и, следовательно, все они чувствительны к засушливым условиям...»

Весьма важными факторами, влияющими на фенологию и экологию земноводных, зимующих в почве, являются сроки и характер ее оттаивания. Поэтому раньше будут выходить с мест зимовок земноводные Зауссурийского округа, где оттаивание по склонам южных экспозиций начинается уже в конце февраля. Например, в этом округе весной наблюдается одновременное появление на нерестовых водоемах сибирских углозубов и дальневосточных лягушек (Maslova, 1997b). В Приханкайском округе углозубы выходят позже бурых лягушек в среднем на две недели из-за медленного оттаивания заболоченных почв. В Южно-Приморском округе в связи с разнообразием форм рельефа и типов биотопов имеются оба варианта выхода углозубов с зимовок: как с запаздыванием, так и одновременно с бурыми лягушками. Запаздывание начала икрометания на заболоченных участках наблюдалось как по заболоченным прибрежным лугам западного, восточного и южного побережий оз. Ханка (Приханкайский округ), так и по заболоченным березнякам в долине р. Кедровая (Южно-Приморский округ). Здесь вид приступал к активному размножению только в начале мая, что на месяц позже сроков размножения углозубов, обитающих на возвышенностях и склонах сопок.

Полагаем, что фактор скорости оттаивания почв играет более существенную роль для начала репродуктивного периода у этих земноводных, чем освобождение водоемов ото льда, как считает Л. Б. Година (1988).

Возможно, что начало размножения у сибирского углозуба зависит также от начала выпадения осадков в виде дождя. Нами было отмечено повышение активности икрометания этого вида после обильных дождей. Так, в крайне засушливый 1998 г. свежие кладки углозубов в лесном долинном биотопе (заповедник "Кедровая Падь", Южно-Приморский округ) появились только после прохождения ливневых дождей в середине июня. Такое репродуктивное поведение похоже на выжидательную позицию некоторых американских видов саламандр, которые присупают к размножению только после выпадения обильных осадков (Beneski et al., 1986; Jaeger, 1980).

Подобная зависимость репродуктивных процессов отмечалась нами у дальневосточной квакши. После обильных дождей у этого вида зафиксировано повышение активности икрометания. A. Salvador и L. Carrascal (1990) также отмечали влияние метеорологических факторов на репродуктивную активность четырех видов земноводных в Испании.

Сроки репродуктивного периода у всех видов земноводных на юге Приморья зависят от различных факторов. Только в отдельных случаях прослеживается более раннее начало размножения при продвижении с севера на юг. В Приханкайском округе у видов амфибий, зимующих в почве, происходит задержка икрометания до одного месяца в связи с медленным оттаиванием заболоченных почв и охлаждающим влиянием оз. Ханка. Но благодаря высоким температурам и малому количеству осадков в летний период в дальнейшем происходит ускорение развития икры и головастиков всех видов земноводных. Метаморфоз их личинных форм завершается в сходные сроки к середине августа.

В Зауссурийском округе размножение ранневесенних видов амфибий начинается достаточно рано (в конце марта – начале апреля). Идет сильный разброс сроков размножения в связи с неравномерным оттаиванием и прогреванием лесных водоемов. Это же является причиной медленного развития части икры и голо-

вастиков у большинства видов амфибий. Метаморфоз их личинных форм в отдельных случаях растягивается до первой декады сентября.

В Южно-Приморском округе при продвижении к морскому побережью у большинства видов земноводных (сибирского углозуба, дальневосточной квакши, дальневосточной жерлянки) наблюдается запаздывание репродуктивного периода на одну-две недели, что связано с охлаждающим влиянием Японского моря. Сходные сроки начала токования для островных популяций дальневосточной квакши Сахалина и Кунашира отмечал А. М. Басарукин (1982). Высокая температура воздуха и обильные дожди во второй половине лета приводят к удлинению сроков их размножения.

Икрометание у весенних видов земноводных продолжается до середины июня, а у летних – до третьей декады августа. Метаморфоз их личиночных форм растянут до третьей декады сентября (в окрестностях п. Хасан головастики дальневосточной квакши на 51–53-й стадии развития наблюдались 19 сентября 1998 г.).

В 1997–1998 гг. были проведены исследования по влиянию экстремальных погодных условий на процессы жизнедеятельности земноводных южного Приморья. Поздняя весна и лето 1997 г. были отмечены на юге Приморья сильнейшей засухой. С августа по ноябрь 1997 г. не выпало достаточного количества осадков, и к зиме, которая была также весьма малоснежной, уровень воды в водоемах остался ниже нормы (данные Приморской краевой водобалансовой станции, 1997–1998 гг.). Весной, после вскрытия льда, на ямах в реках были обнаружены массовые заморы рыб и дальневосточных лягушек. Подобные факты отмечались ранее по Приморью В. А. Костенко, В. Т. Беловой (1972) и Ю. М. Коротковым (1974), а по Сахалину Н. Л. Фляксом (1991). По факту гибели дальневосточных лягушек были обследованы отдельные реки заповедника "Уссурийский" (Зауссурийский округ) и заповедника "Кедровая Падь" (Южно-Приморский округ) (табл. 1).

**Таблица 1.**

Заморы дальневосточных лягушек после зимовки 1997/98 г. в горных реках заповедников "Уссурийский" и "Кедровая Падь"

Водоем	Длина маршрута, км	Кол-во обследованных ям	Число отмеченных погибших особей	
			Общее	На одну яму (lim)
Р. Артемовка	0,5	3	620	20–50
Р. Молоканка	0,1	1	150	150
Р. Барсуковка	2,0	4	330	20–200
Р. Комаровка	3,0	19	1800	10–500
Кл. Сухой	0,3	2	720	20–700
Кл. Русская Зима	0,3	1	более 3000	более 3000

При засушливой весне 1998 г. период размножения у дальневосточной лягушки сместился на более ранние, по сравнению с предыдущими годами, сроки. При этом отмечена заниженная активность икрометания. Пересохло большинство весенних как временных, так и постоянных нерестовых водоемов, и дальневосточная лягушка начала метать икру в тех водоемах, которых раньше избегала, как правило, в проточных, с низкой температурой воды и большой глубиной (на протоках и рукавах горных рек) (табл. 2). В предыдущие годы на данных водоемах кладок икры этого вида не отмечалось. Таким образом, наблюдается высокий уровень приспособления дальневосточной лягушки к размножению при неблагоприятных погодных условиях.

В июле 1997 г., когда максимальная температура воздуха достигала 34,5 °С и продолжительное время отсутствовали осадки, уровень воды в горных речках Уссурийского заповедника катастрофически снизился. Температура воды была выше обычной на 4–5 °С и достигала 20–21 °С. В связи с низкой влажностью воздуха отмечалась массовая миграция сеголеток дальневосточной жерлянки и дальневосточной лягушки (то есть наиболее уязвимых возрастных групп) к увлажненным участкам по речным берегам. Так, на затененном галечниковом берегу р. Барсуковка в течение трех недель мы отмечали на 1 м<sup>2</sup> от 8 до 12 особей сеголеток вышеуказанных видов. После выпадения обильных осадков в начале августа земноводные мигрировали в зону леса.

**Таблица 2.**

Икрометание дальневосточных лягушек в малопригодных для нереста водоемах при экстремальных погодных условиях по Зауссурийскому и Южно-Приморскому округам (1998 г.)

Водоем	Дата	Длина маршрута, км	Температура воды, °С	Кол-во кладок
Р. Барсуковка, Зауссурийский округ	19 апр.	0,3	7,4	10
Р. Комаровка, Зауссурийский округ	23 апр.	3,0	8,3	71
Р. Каменка, Зауссурийский округ	23 апр.	0,1	15,6	13
Р. Артемовка, Зауссурийский округ	22 апр.	0,5	8,2	2
Ключ, впадающий в низовое болото, Зауссурийский округ	22 апр.	0,1	12,0	4
Низовое болото, Зауссурийский округ	22 апр.	350 м <sup>2</sup>	7,9	127
Ключ Сухой, Южно-Приморский округ	03 апр.	0,3	6,0	14
Р. Кедровая, Южно-Приморский округ	04 апр.	2,0	8,4	27

В этот же период мы наблюдали скопления взрослых дальневосточных жерлянок и дальневосточных лягушек вдоль Сальникова ключа. Так, 20 июля 1997 г. мы насчитали (на маршруте длиной 1 км и шириной 4 м) 32 дальневосточных лягушки и 8 дальневосточных жерлянок (при обычных показателях вне периода нереста для первого вида – 2–5 особей на 1 км и для второго вида – 1–2 на 1 км).

Таким образом, очевидно, что экстремальные погодные условия 1997–1998 гг. весьма серьезно отразились на многих аспектах жизнедеятельности земноводных Южного Приморья. Мы отмечали изменения в местах размножения, сроках размножения, в объемах кладок и численности лягушек.

По дальневосточным рептилиям подобные исследования нами не проводились. Достаточно глубоко занимался этими вопросами Ю. М. Коротков. Он выделял для пресмыкающихся в качестве приоритетных для обитания следующие климатические условия: температуру поверхности почвы, продолжительность безморозного периода, суммарную солнечную радиацию и количество осадков. «...На юге Дальнего Востока из-за близости моря часты туманы и густая облачность, поэтому количество суммарной солнечной радиации в какой-то мере уравнивается, количество осадков очень большое, и они не играют такой роли, как в Сибири или Средней Азии, то есть на территориях с аридным климатом. Поэтому на Дальнем Востоке большую роль в распространении рептилий играют температура поверхности почвы и продолжительность безморозного периода...» (Коротков, 1985).

Малая протяженность безморозного периода является одной из важнейших преград для распространения теплолюбивых видов на север. Огромное значение в распространении рептилий на материковой части Даль-



него Востока имеет хребет Сихотэ-Алинь. На отрогах его восточного склона, близко подходящего к побережью Японского моря, с юга на север постепенно и четко снижается сумма температур и уменьшается продолжительность безморозного периода, что в свою очередь приводит к постепенному выклиниванию границ теплолюбивых и уменьшению численности остальных дальневосточных видов, в результате чего ослабляется их конкурентоспособность. В связи с этим появляются и постепенно увеличивают численность другие виды, более адаптированные к суровым климатическим условиям. Сихоте-Алинь, ослабляя охлаждающее влияние моря, создает более оптимальные условия для обитания рептилий в широких долинах рек и на оконечностях отрогов западного склона (Коротков, 1985). Уменьшение числа видов с юга на север здесь происходит медленнее, чем на восточном склоне, и многие теплолюбивые виды встречаются гораздо севернее (дальневосточная жерлянка, красноспинный полоз, тигровый уж и т. д.).

Мы полагаем, что уже в обозримом будущем будут получены данные по изменениям в распространении и распределении герпетофауны Дальнего Востока, что связано с глобальным потеплением. Орнитологи уже несколько лет фиксируют продвижение теплолюбивых видов птиц в несвойственные для их обитания районы. Амфибии и рептилии не столь мобильны, но их расселение также может протекать достаточно быстро. Придерживаясь определенных биотопов, открытых или лесных, некоторые виды могут преодолевать пространства с несвойственными им биотопами. Распространение и распределение таких видов зависит только от климатических условий, в частности от температурного режима.

Таким образом, влияние климатических (погодных) условий на дальневосточных земноводных и пресмыкающихся огромно. В настоящее время оно исследовано слабо, фрагментарно. По данной проблеме удобным плацдармом для исследований могли бы стать заповедники, так как на их территории проводится долговременный мониторинг природных явлений и процессов.

## Литература

1. Банников А. Г. Экологические условия активности бесхвостых амфибий как факторы, ограничивающие ареал вида // Зоол. журн., 1943. Т. 22. Вып. 6. С. 340.
2. Банников А. Г. 1948. О колебании численности бесхвостых амфибий // Докл. АН СССР. 65 (2), 1948. С. 131–134.
3. Басарукин А. М. Герпетофауна острова Кунашир // Эколого-фаунистические исследования некоторых позвоночных Сахалина и Курильских островов. – Владивосток, 1982. С. 3–19.
4. Белова В. Т. Бесхвостые амфибии кедрово-широколиственных лесов юга Приморского края (экология, биогеоценотическая роль, сукцессионные изменения): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уссурийск: Изд-во Уссур. пед. ин-та, 1973. – 23 с.
5. Боркин Л. Я., Кревер В. Г. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках РСФСР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. – М., 1987. С. 39–53.
6. Васьяковский М. Г. Гидробиологический режим озера Ханки. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 175 с.
7. Витвицкий Г. Н. Физико-географические районы // Дальний Восток. – М.: Из-во АН СССР, 1961. С. 301–411.
8. Гаранин В. И., Даревский И. С. Программа изучения амфибий и рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. – М., 1987. С. 5–8.
9. Гаранин В. И., Панченко И. М. Методы изучения рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. – М., 1987. С. 25 – 32.

10. Година Л. Б. Эколого-морфологические исследования размножения и раннего развития сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, — 1988. — 23 С.
11. Даревский И. С. Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. — М., 1987 С. 33–45.
12. Динесман Л. Г. Влияние климата на амфибий и рептилий и некоторые закономерности их географического распространения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1949. — 22 с.
13. Емельянов А. А. Амфибии и рептилии советского Дальнего Востока: Дис. ... докт. биол. наук. Алма-Ата: Казах. фил. АН СССР., 1944. — 260 с.
14. Карта растительности бассейна Амура / Под ред. В. Б. Сочавы. — М.: Гл. упр. геодезии и картографии при Совмине СССР, 1969.
15. Колесников Б. П. Природное районирование Приморского края // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток: АН СССР. СО ДВФ. Вып. 1, 1956. С. 5–16.
16. Колобаев Н. Н. Амфибии и рептилии Норского заповедника и прилегающих территорий // Сборник статей к 5-летию Норского заповедника. — Благовещенск-Февральск, 2003. С. 60–75.
17. Коротков Ю. М. Амфибии и рептилии Приморского края (систематика, распространение, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1974(а). — 23 С.
18. Коротков Ю. М. Материалы по систематике, распространению и экологии дальневосточной лягушки // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Т. 17 (120), 1974(б). С. 172–180.
19. Коротков Ю. М. 1985. Наземные пресмыкающиеся Дальнего Востока СССР. Владивосток. 135 с.
20. Коротков Ю. М. Закономерности распределения и распространения амфибий и рептилий Дальнего Востока и Сибири // Вопросы герпетологии. — Киев: Наукова думка, 1989. С. 119–120.
21. Костенко В. А., Белова В. Т. Состав зимующих популяций дальневосточной лягушки (*Rana semipalmata*) на юге Приморья // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 10, 1972. С. 1588–1590.
22. Крамп М. Л. Климат и факторы окружающей среды // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Пер. с англ. — М.: Изд-во КМК, 2003. С. 44–48.
23. Кузьмин С. Л. Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов // Успехи современной биологии. Т. 115. Вып. 2, 1995. С. 141–155.
24. Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: КМК, 1999. 298 с.
25. Куренцов А. И. Зоогеография Приамурья. — М., 1965. 112 с.
26. Леванидова И. М., Леванидов В. Я., Макаренченко Е. А. Фауна водных беспозвоночных заповедника "Кедровая Падь" // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь»: Тр. Биол.-почв. ин-та ДВО РАН. — Владивосток, 1997. С. 3–41.
27. Ляпков С. М. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. Научно-методическое руководство по изучению и охране амфибий. — Москва: Изд. КМК, 2003. 116 с.
28. Маслова И. В. Сравнительная характеристика земноводных южного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВО РАН, 2001. — 23 с.
29. Пржевальский Н. М. Путешествие в Уссурийском крае (1867–1869 гг.). — Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1990. — 333 с.
30. Соколов В. Е. Морфологические приспособления кожного покрова земноводных фауны СССР к наземному образу жизни // Зоол. журн. Т. 18. Вып. 9, 1964. С. 1410–1411.
31. Фляк Н. Л. Биология бесхвостых амфибий южного Сахалина в условиях антропогенного воздействия на естественные биоценозы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л.: 1991. — 21 с.

32. Beebee T. 1995. Amphibian breeding and climate // *Nature*. Vol. 374 P. 219–220.
33. Beneski J. T., Zalisko E. J., Larsen J. H. Demography and migratory patterns of the eastern long-toed salamander *Ambystoma macrodactylum columbianum* // *Copeia*. Vol. 2, 1986. P. 398–408.
34. Blastein A., Wake D. Declining Amphibian Populations: A Global Phenomenon? // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 5. № 7. 1990. P. 203–204.
35. Gardner T., Declining amphibian populations: a global phenomenon in conservation biology. *Animal Biodiversity and Conservation*. V. 24. № 2. 2001. P. 25–44.
36. Green D. M., 1997. Perspectives amphibian populations declines: defining the problem and searching for answers. In: *Amphibians in Decline. Canadian Studies of a Global problem*, ed. Green D.M. *Herpetological Conserv.* V. 1. P. 291–308.
37. Jaeger R. G. Microhabitats of a Terrestrial Forest Salamander // *Copeia*. № 2. 1980. P. 265–268.
38. Kuzmin S. L. [Кузьмин С. Л.]. The problem of declining amphibian populations in the Commonwealth of Independent States and adjacent territories // *Alytes*. Vol. 12. № 3. 1994. P. 123–134.
39. Kuzmin S. L., Maslova I. V. Amphibian of Russian Far East. *Sophia-Moscow*, 2003. – 464с.
40. Maslova I. V. [Маслова И. В.]. New Data of Spawning Activity of Dubowsky Frog (*Rana dybowskii*) and the Siberian Newt (*Salamandrella keyserlingii*) // *Advances in amphibian Res. in the f. Soviet Union*. Sofia Moscow Vol. 2. 1997a. P. 143–146.
41. Maslova I. V. [Маслова И. В.]. On the influene of extremal weather conditions on some amphibians of the Primorsky Territory (Far East of Russia) // *Advances in amphibian research in the former Soviet Union*. Sofia Moscow, Vol. 5. 2000b. P. 227–232.
42. Salvador A., Carrascal L. Reproductive Phenology and Temporal Patterns of Mate Access in Mediterranean Anurans // *J. of Herpetology*. Vol. 24. № 4. 1990. P. 438–441.
43. Terhivuo J., Phenology of spawning for the common frog (*Rana temporaria* L.) in Finland from 1846 to 1986. *Ann. Zool. Fennici*. V. 25. 1988. P. 165–175.