ЭКОЛОГИЯ, 2011, № 5, с. 361–368

УДК 591.525:597.851+574.24

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA RIDIBUNDA* PALL.), ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ВОДОЕМЫ СРЕДНЕГО УРАЛА

© 2011 г. Н. Л. Иванова, О. А. Жигальский

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E- mail: ivanova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 09. 03. 2011 г.

Изучены особенности демографических характеристик озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), случайно интродуцированной в водоемы-охладители тепловых станций Среднего Урала, которые не различаются по гидрохимическим характеристикам, но имеют разный температурный режим. Животные этих популяций отличаются как от исходных, так и между собой по ряду характеристик: размерно-возрастному составу размножающихся особей, типу нереста, плодовитости. Полученные результаты позволяют утверждать, что обнаруженные различия имеют адаптивный характер.

Ключевые слова: озерная лягушка, популяция, адаптация, интродукция, репродуктивный потенциал.

Проблема адаптации интродуцированных видов животных в последнее время является одной из актуальных. Переселение животных производится по разным причинам: в целях реинтродукции, для восстановления численности исчезающих видов, а в иных случаях животные попадают в природную среду случайно. Как правило, в новые регионы попадают группы особей и возникают изолированные популяции, которые могут существенно отличаться как по морфофизиологическим показателям, так и генетическим характеристикам (Муркина, 1976; Moyle, 1973). С другой стороны, виды-вселенцы могут стать основной причиной исчезновения аборигенных видов, уничтожая виды-жертвы, загрязняя генофонд, привнося возбудителей болезней и паразитов (Arano, 1995). В результате могут разрушаться старые и возникать новые экосистемные взаимоотношения, которые в свою очередь могут повлиять и на микроэволюционные процессы, протекающие в экосистемах (Большаков, Кубанцев, 1991). В связи с этим особый интерес представляет изучение новых видов, появившихся в фауне регионов, в частности амфибий.

Озерная лягушка толерантна к высоким концентрациям растворенных в воде солей, устойчива к высоким температурам (Мисюра, 1989) и относится к комплексу европейских зеленых лягушек, которые ведут полуводный образ жизни. Этот вид распространен по всей Европе, проникая в Азию, доходит до оз. Балхаш, а его северная граница почти совпадает с южной границей таежной зоны. Однако в период интенсивного развития рыбных хозяйств ареал этих лягушек значительно расширился, возникли новые постоянные популяции в водоемах-охладителях Якутии, на Алтае (Белимов, Седалищев, 1980; Яковлев, 1987). С середины 1970-х годов отмечается формирование популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) за пределами естественного ареала на восточном склоне Среднего Урала (Топоркова, 1977).

Цель настоящей работы – изучить особенности биологии вида (сроки и тип нереста, плодовитость), а также некоторые демографические характеристики интродуцированного вида бесхвостых амфибий.

Исследования проводили на озерной лягушке, случайно интродуцированной в Рефтинское и Верхнетагильское водохранилища, которые используются в качестве водоемов-охладителей тепловых электростанций и являются рыбохозяйственными водоемами. Водоемы-охладители расположены на расстоянии 100 км друг от друга в восточной части Среднего Урала в зоне таежных лесов. Условия существования в новых водоемах оказались благоприятными, обе популяции в настоящее время занимают значительную территорию, расселившись от места первоначального выпуска (территория рыбного хозяйства) на десятки километров. Они заселяют прибрежные участки с отвесным берегом и обильной околоводной и водной растительностью постоянных прудов, в спектре их питания неизменно присутствуют корма, которых, как правило, избегают аборигенные виды земноводных, поэтому они для них не представляют реальной угрозы (Вершинин, Иванова, 2006; Иванова, 2006).

Верхне-Тагильское водохранилище образовано в 1960 г. в месте слияния рек Тагил и Вогулка, площадь водного зеркала – 3.5 га, средняя глубина – 3.8 м, максимальная – 5 м, водоем проточный. По площади акватории водоем относится к малым водохранилищам, по средней глубине – мелководным. По характеру теплового баланса водохранилище относят к категории водоемов с сильным перегревом, так как температура воды постоянно превышает температуру воды в естественных водоемах более чем на 6°С. Соответственно характер и сроки наступления ледовых явлений на водохранилище резко отличаются от таковых на водоемах с естественным температурным режимом. Температура воды в середине вегетационного периода колеблется в пределах 30°С, в наиболее холодное время не опускается ниже 8°С. Концентрация водородных ионов колеблется от 7.2 до 8.2. Кислородный режим в среднем по водоему характеризуется как благоприятный для обитания гидробионтов в течение всего года (Васильчикова и др., 1989). Озерная лягушка в этом водоеме впервые обнаружена в 1970 г., завезенная из Краснодарского края (Топоркова и др., 1979).

Рефтинское водохранилище создано на р. Рефт в 1968 г., левобережном притоке р. Пышмы Обь-Иртышского бассейна (Васильчикова и др., 1989). Площадь зеркала водоема-охладителя Рефтинской теплоэлектростанции – 2530 га, средняя глубина – 5.4 м, максимальная – 22 м, дно водохранилища в основном илистое, местами каменистый песок или каменистое, водоем проточный. В зоне сбросных теплых каналов и прилегающей к ней акватории температура воды в период роста и развития личинок (июль–август) колеблется от 24 до 28°С, зимой температура воды в основной акватории составляет 4–5°С. Вследствие высоких летних температур и активного перемешивания воды она обогащена не только кислородом, но и питательными веществами, а это создает благоприятную среду для роста зоо- и фитопланктона, которые являются основой цепи питания водных животных. Озерная лягушка была завезена сюда в 1980 г. из Одесской области (Иванова, 1995).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводили на участках наиболее массовых токов озерных лягушек, так как места откладки икры остаются постоянными на протяжении многих лет. Взрослых лягушек измеряли, взвешивали, определяли возраст, ежегодно фиксировали даты начала и окончания икрометания. Плодовитость определяли путем подсчета количества икринок в яичниках самок (Рефтинское водохранилище – 79 экз., Верхнетагильское – 62) в местах размножения. При определении календарного возраста взрослых животных пользовались скелетохронологическим методом. Для приготовления гистологических препаратов у лягушек, отловленных в период икрометания в местах нереста, использовали вторую фалангу 4-го пальца правой задней конечности. На окрашенных поперечных срезах трубчатых костей проводили определение возраста, подсчитывая количество линий склеивания, соответствующее зимовкам, и измеряли величину ежегодного относительного прироста. Для предотвращения возможных ошибок, которые могли возникнуть вследствие резорбции костной ткани по мере роста особи, были обследованы сеголетки и однолетние особи (Клейненберг, Смирина, 1969).

Достоверность различий между независимыми выборками оценивали с помощью свободного от распределения непараметрического критерия Колмогорова–Смирнова (Kolmogorov–Smirnov Test). Различия считались достоверными на уровне значимости 5% ($p = 0.05$). Статистический анализ проведен с помощью пакета прикладных программ “Statistica”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры тела – одна из главных морфофизиологических характеристик, которая определяет степень адаптивности вида и популяции (Шварц и др., 1969). По результатам наших наблюдений, длина тела размножающихся самок озерных лягушек в Верхне-Тагильском водохранилище колеблется от 52.0 до 116.0 мм, в среднем 92.8 ± 13.2 мм, основу популяции (51%) составляют особи с длиной тела от 80 до 100 мм (рис. 1а). Размеры тела исследуемых нами животных практически не отличаются от размеров размножающихся особей *Rana ridibunda*, обитающих в водоемах Краснодарского края, длина тела которых колеблется от 50.1 до 115.0 мм (Кубанцев и др., 1979).

Анализ материала из Рефтинского водохранилища показал, что средняя длина тела половозрелых самок составляет 112.9 ± 10.0 мм (57.6–132.0 мм), основная размерная группа (72%) – это особи с длиной тела от 110 мм (см. рис. 1а). В условиях естественного ареала, в Одесской области, обитают лягушки бóльших размеров – средняя длина тела у них колеблется в пределах 130.0–139.0 мм, максимальная составляет 170 мм (Писанец, 2007).

Таким образом, размеры тела озерных лягушек в исследованных нами популяциях существенно различаются: особи из верхнетагильской популяции значительно мельче, чем рефтинской, при этом различия статистически достоверны ($p = 0.001$). Кроме того, изменчивость длины тела лягушек из верхнетагильской популяции выше, чем в рефтинской (см. рис. 1а).

Анализ возрастного состава позволил установить следующее: средний возраст размножающихся весной самок, обитающих в верхнетагиль-

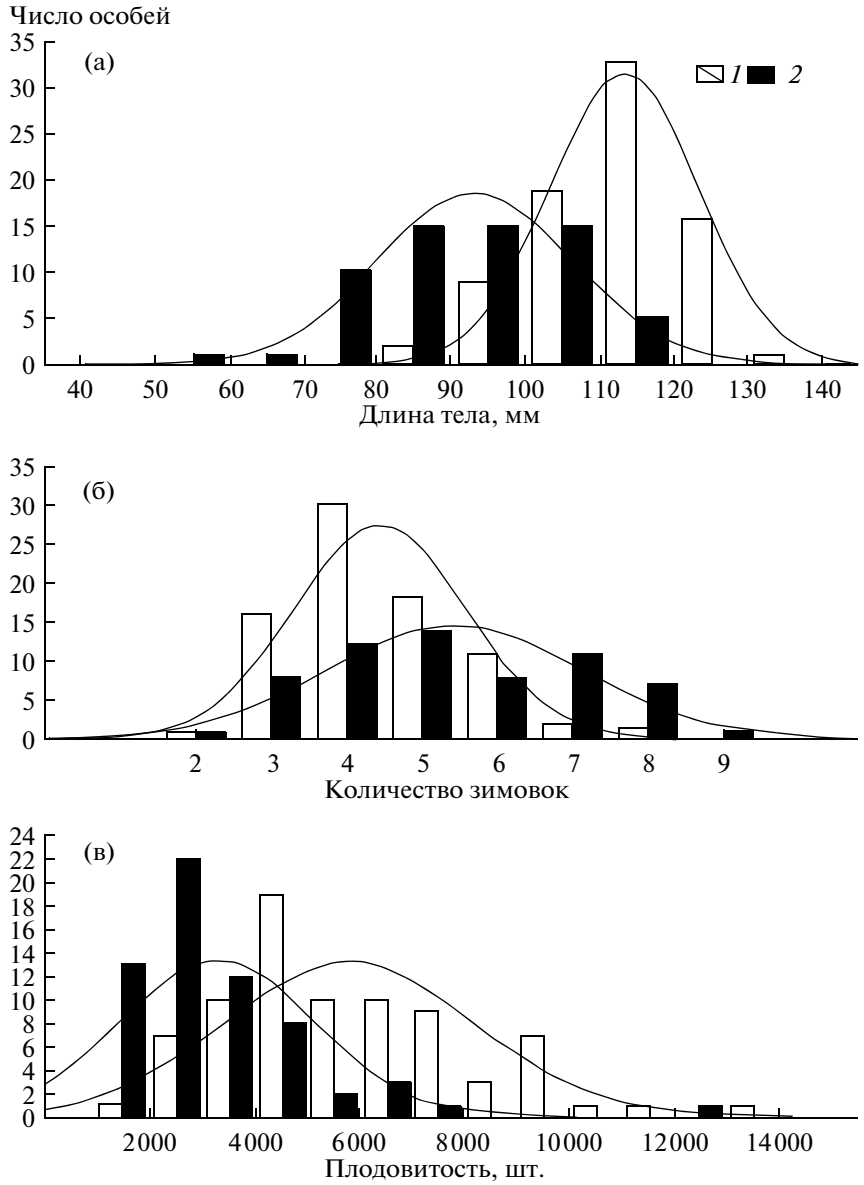

Рис. 1. Распределение животных по частотам встречаемости в Рефтинском (*1*) и Верхне-Тагильском (*2*) водоемах-охладителях.

ской популяции, равен 5.4 ± 1.6 зимовки (2–9), 66.1% составляют особи, пережившие 5 зимовок, 12.9% – трехлетки (рис. 1б). По данным Т.И. Жуковой (2005), в Краснодарском крае весной в прудах самую многочисленную возрастную группу (38%) составляют особи, пережившие три зимовки, а самая старшая возрастная группа – это особи, пережившие четыре зимовки (23%). Таким образом, несмотря на практически равные размеры тела лягушек из краснодарской и верхнетагильской популяций, возрастной состав особей существенно различается: в верхнетагильской популяции преобладают особи более старшего возраста, следовательно, животные в этой популяции характеризуются большей продолжительностью жизни (см. рис. 1б). Как показали исследования В.Г. Ищенко (1999), проведенные на разных видах земноводных, важнейшим результатом различий в продолжительности жизни являются отличия в количестве репродуктивных периодов на особь в разных популяциях. Увеличение количества репродуктивных периодов на протяжении жизни особи создает базу для большей устойчивости популяций в случае даже повторяющегося неблагоприятного воздействия внешних факторов.

Средний возраст размножающихся самок в рефтинской популяции оказался равным 4.4 ± 1.1 зимовки (2–8), 36.7% – самки, пережившие четыре зимовки, 22.0% – пережившие 5 зимовок (см.

рис. 1б). Достоверно значимые различия в исследуемых популяциях по этому признаку ($p = 0.001$) могут свидетельствовать о том, что данная популяция характеризуется меньшей средней продолжительностью жизни по сравнению с верхнетагильской. Размах изменчивости возрастной структуры в верхнетагильской популяции выше, чем в рефтинской (рис. 1б).

Озерные лягушки выходят с мест зимовок чаще всего в марте–апреле, иногда в теплые зимы в южных регионах они могут быть активны круглый год (Банников, 1957; Жукова, Широкова, 1979). Период икрометания в различных частях ареала продолжается более 3 мес., особенно у южных популяций (Банников, 1957; Горовая, Джандаров, 1986; Писанец, 2007). Некоторые авторы отмечают повторное размножение у части особей (Жукова, Широкова, 1979; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990).

Наблюдения за размножением озерной лягушки, проведенные в Краснодарском крае (Жукова, Широкова, 1979), показали, что животные выходят с мест зимовок чаще всего в марте–апреле, когда средняя температура воды достигает 15.6–18.6°С. Чаще нерест отмечается на хорошо прогреваемых участках с богатой водной растительностью. Пик размножения приходится на март, часть особей размножается до мая, хотя интенсивность этого процесса ослабевает. В июле наблюдается менее значительный и более сжатый во времени, чем весной, повторный период размножения. Но иногда, в холодные годы, икра озерных лягушек может появляться в водоемах значительно позднее обычного – в конце апреля.

На территории Верхнетагильского рыбного хозяйства активных лягушек наблюдали в феврале при температуре воды в это время 10°С. Первые кладки в Верхне-Тагильском водохранилище появляются в 20-х числах апреля при температуре воды в водоеме 17–20°С, пик размножения наблюдается в середине мая, затем интенсивность этого процесса явно ослабевает – последние кладки зафиксированы во второй половине июля. Продолжительность нереста в данной популяции составляет около 3 мес. Гистологический анализ срезов гонад у самок этой популяции, взятых в период размножения, показал, что в яичниках имеется широкий размерный ряд ооцитов, находящихся на разной стадии зрелости, что указывает на возможности порционного нереста, как и в условиях естественного ареала (Иванова, 2002). Наблюдения за скоростью роста и развития головастиков, отловленных в природных водоемах в течение всего вегетационного периода, подтверждают это положение.

Растянутый период размножения и повторное икрометание у амфибий – достаточно частое и характерное для многих видов явление, что может определяться откладкой икры порциями или неодновременным созреванием ее у разных особей. Многие авторы (Perril, 1983; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis,1990) рассматривают это как пример высокой адаптивной пластичности воспроизводительной системы, позволяющей ей функционировать в широком диапазоне колебаний условий существования.

Сведения об особенностях биологии озерной лягушки в Одесской области содержатся в работах А.А. Браунера (1923), Б. Волянского (1928), Е.М. Писанца (2007). Икрометание у них начинается в конце марта, и сезон нереста продолжается почти до конца июня–начала июля. В Рефтинском водохранилище лягушки приступают к размножению в середине мая, когда температура воды достигает 15–18°С, репродуктивный период очень короток и занимает в среднем около трех недель.

Абсолютная плодовитость самок, обитающих в Верхне-Тагильском водохранилище и размножающихся весной, в среднем составляет 3272.9 ± 233.3 икринки, что значительно ниже, чем в условиях естественного ареала. Минимальная плодовитость – 1121 икринка, отмечена у самки, пережившей 7 зимовок, длина тела которой составила 84.8 мм, а максимальная 12 016 икринок – у самки с длиной тела 111.5 мм, пережившей 8 зимовок (рис. 1в). В конце сезона размножения (29 июня) нами были добыты три самки, пережившие 5, 7 и 8 зимовок, длина тела которых оказалась равной 98.0, 102.0 и 106.0 мм. Лягушки были готовы к икрометанию, в полости тела и яйцеводах у них была обнаружена икра поздней стадии зрелости – соответственно 1540, 2380 и 2666 икринок, а в водоеме в это время находилась свежеотложенная икра. В условиях Северного Кавказа плодовитость озерной лягушки меняется от 1.1 до 16.4 тыс. икринок, в среднем 4.2 ± 1.0 тыс. (Жукова, Широкова, 1979). Если учесть большую продолжительность жизни лягушек из верхнетагильской популяции, то репродуктивный потенциал в среднем на одну самку составит 17 280 икринок, что значительно выше, чем в популяциях лягушек, обитающих в Краснодарском крае (14700 икринок).

По количеству отложенных яиц лягушки рефтинской популяции не отличаются от лягушек, обитающих в естественных популяциях в Одесской области, средняя абсолютная плодовитость которых составляет около 5400 (850–12400) икринок (Писанец, 2007). Абсолютная плодовитость самок, обитающих в Рефтинском водохранилище, достоверно выше, чем в Верхне-Тагильском ($p < 0.001$), и равна 5778.7 ± 267.5 икринок, минимальная составила 1199 икринок при длине тела самки 57.6 мм, пережившей 2 зимовки, максимальная – 13252 икринки у самки, которая пережила 4 зимовки и имела длину тела 124.0 мм (см. рис. 1в). Репродуктивный потенциал в этой популяции в среднем на одну самку составляет 25 432 икринки.

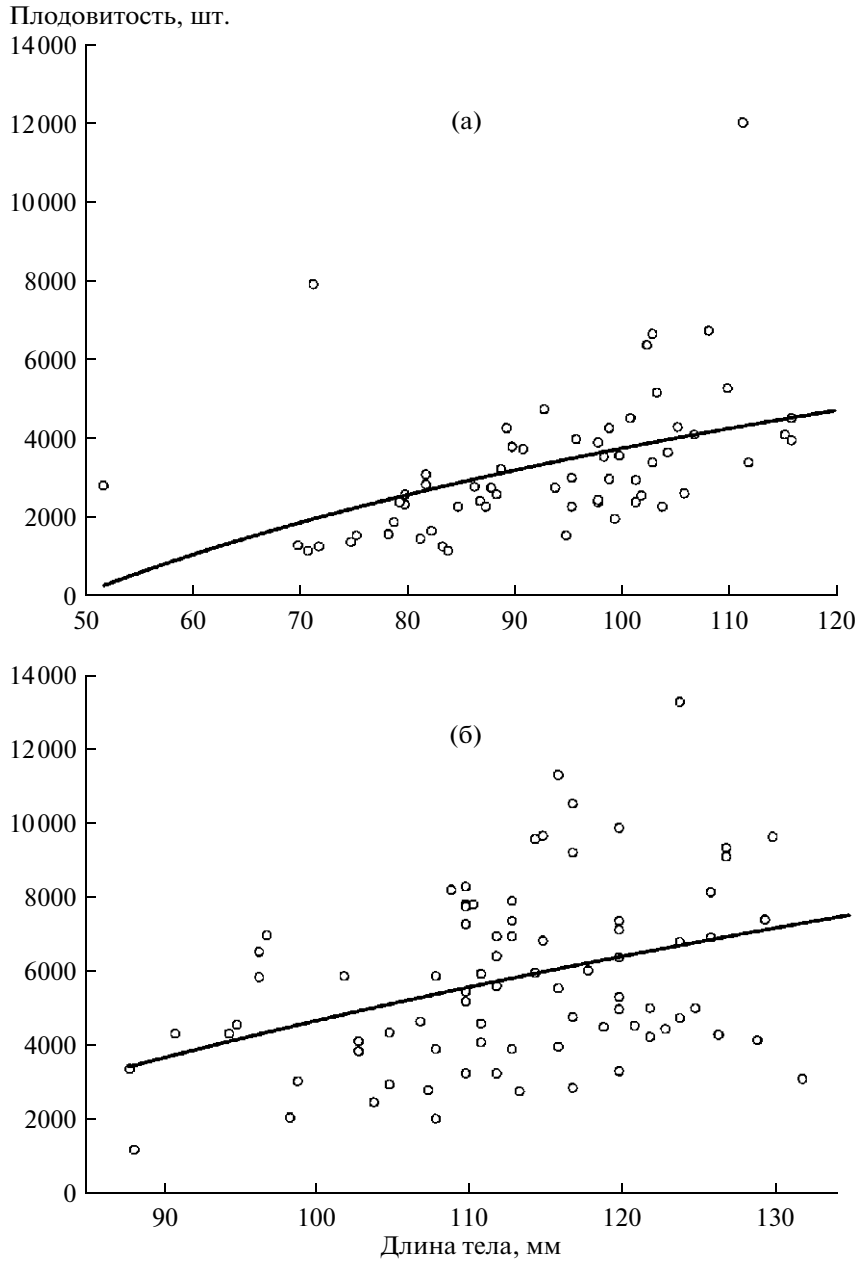

Рис. 2. Зависимость плодовитости от длины тела животного в верхнетагильской (а) и рефтинской (б) популяциях.

Если учитывать повторное икрометание у части особей из верхнетагильской популяции и большую среднюю продолжительность их жизни, то можно предположить, что репродуктивный потенциал у лягушек обеих популяций не различается. Из распределения кладок по количеству икринок в исследуемых популяциях (см. рис. 1в) видно, что размах изменчивости в количестве отложенных икринок в верхнетагильской популяции значительно выше.

Плодовитость является одной из характеристик, позволяющих оценить приспособленность популяций к разным условиям существования. Известно, что для амфибий характерна положительная зависимость между длиной тела и количеством откладываемых икринок (Банников, 1957). У многих видов земноводных отмечается значительная изменчивость величины кладки между особями, находящимися в разных климатических условиях (Moore, 1949). Сроки размножения также существенно влияют на размер кладки, который уменьшается в конце сезона размножения (Williamson, 1994). У некоторых видов земноводных плодовитость варьирует в зависимости от длины тела, мелкие самки инвестируют меньше энергии в потомство, чем крупные, которые, возможно, вкладыва-

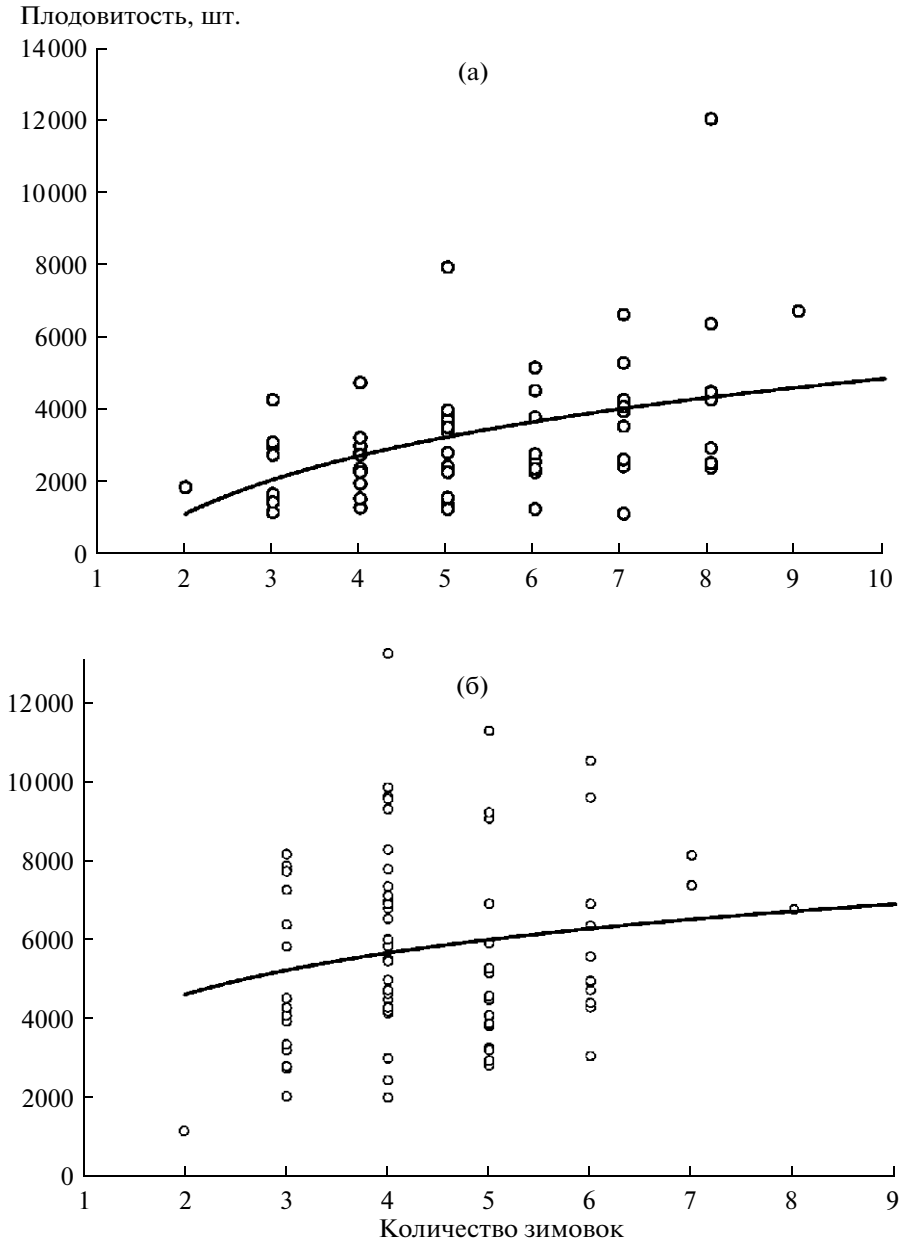

Рис. 3. Зависимость плодовитости от возраста животного в верхнетагильской (а) и рефтинской (б) популяциях.

ют ее больше в непрерывный рост тела (Camargo et al., 2005). Различия в числе отложенных яиц наблюдаются и среди одноразмерных самок, находящихся в одном календарном возрасте внутри популяции. Например, плодовитость самок, отловленных в рефтинской популяции после третьей зимовки, при одной длине тела, равной 110.0 мм, составила 3238 и 7266 икринок (Иванова, 2002).

Зависимость между длиной тела и возрастом самок и их плодовитостью мы описывали тремя видами уравнений: линейное, экспоненциальное, логарифмическое. Статистически значимой разницы в качестве аппроксимации обнаружено не было. Поэтому в дальнейшем для описания была использована линейная аппроксимация.

В исследуемых популяциях обнаружена достоверная связь между длиной тела самок и плодовитостью (рис. 2а, б). Для верхнетагильской популяции ($r = 0.47$, $p = 0.001$) она описывается уравнением $y = -2772.53 + 65.13*x$, где y – плодовитость, x – длина тела; для рефтинской $r = 0.36$, $p = 0.001$, $y = -3915.58 + 85.75*x$. Более высокие значения коэффициента корреляции для верхнетагильской популяции, на наш взгляд, могут быть связаны с большей изменчивостью плодовитости самок в

рефтинском водохранилище при одной и той же длине тела (см. рис. 2а, б).

Связь между возрастом и плодовитостью самок (рис. 3а, б) статистически достоверна в верхнетагильской популяции ($r = 0.45$, $p = 0.0002$) и описывается уравнением $y = 636.87 + 489.33*x$, где y – плодовитость, x – возраст. В рефтинской такая связь не обнаружена ($r = 0.15$, $p = 0.20$), вероятно, потому, что для этой популяции характерна высокая изменчивость плодовитости в пределах одной возрастной группы. Например, у самок после четвертой зимовки разница между максимальным и минимальным значениями плодовитости в рефтинской популяции составила 11212 икринок, а в верхнетагильской – 3441.

Приведенные в настоящей работе результаты исследований свидетельствуют о том, что на территории Среднего Урала в водоемах-охладителях Верхне-Тагильской и Рефтинской теплоэлектростанций, которые имеют близкий гидрохимический состав воды, но различный температурный режим, сформировались постоянные популяции озерной лягушки. Животные, обитающие в этих популяциях, отличаются по ряду характеристик как от исходных, так и между собой по размерно-возрастному составу размножающихся особей, типу нереста, плодовитости. Полученные данные позволяют утверждать, что обнаруженные различия имеют адаптивный характер.

Авторы выражают искреннюю благодарность м.н.с. М.В. Пастуховой за помощь в сборе и обработке материала.

Работа выполнена при поддержке программы РАН “Биологическое разнообразие” в рамках проекта 09-П-4 1029 “Анализ разнообразия и изменчивости наземных и водных животных Урала и Приуралья”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Г. Об особенностях и сроках размножения бесхвостых земноводных различных биологических групп // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. 1957. Т. 65. № 3. С. 103–107.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Антропические факторы в микроэволюции животных // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии. М.: Наука, 1991. С. 41–47.

Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. Озерная лягушка *Rana ridibunda* Pall. в водоемах Якутска // Вестн. зоологии. 1980. № 3. С. 74–75.

Браунер А.А. Сельскохозяйственная зоология. Харьков: Гос. изд-во Украины, 1923. 435 с.

Васильчикова А.П., Попов А.Н., Бердышева Г.В. Фитопланктон как показатель качества воды водохранилищ-охладителей на Урале // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1989. С. 13–22.

Вершинин В.Л., Иванова Н.Л. Специфика трофических связей вида-вселенца – *Rana ridibunda* Pall. в зависимости от условий местообитаний // Поволж. экол. журн. 2006. № 3. С. 119–128.

Волянский Б. Земноводяні та плазуні околиць міста Одеси // Зап. природ.-матем. Секції Одеськ. наук. при УАН товариства. 1928. № 2. С. 75–109.

Горовая В.И., Джандаров И.И. Распределение и биология озерной лягушки в Ставропольском крае // Проблемы региональной зоологии. Ставрополь: Ставроп. гос. пед. ин-т. 1986. С. 25–29.

Жукова Т.И. Структура популяции озерной лягушки в степных водоемах Западного Предкавказья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти, 2005. № 8. С. 31–37.

Жукова Т.И., Широкова В.Б. Анализ репродуктивного цикла озерной лягушки на Северном Кавказе по степени зрелости гонад // Герпетология. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1979. С. 13–18.

Иванова Н.Л. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. 1995. № 6. С. 473–476.

Иванова Н.Л. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall) в водоемах-охладителях на Среднем Урале // Экология. 2002. № 2. С. 137–141.

Иванова Н.Л. Экологический мониторинг процесса расселения озерной лягушки на Урале // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий: Мат-лы 2-й межрегион. науч.-практ конф. Челябинск, 2006. С. 112–116.

Ищенко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук. С-Пб., 1999. 65 с.

Клейненберг С.Е., Смирина Э.М. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. 1969. Т. 48. Вып 7. С. 1090–1094.

Кубанцев Б.С., Жукова Т.И., Никифорова Т.Н. Биология размножения озерной лягушки и зеленой жабы на Северном Кавказе // Герпетология. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1979. С. 19–36.

Мисюра А.Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Муркина Н.В. Чернопятнистая лягушка Каракумов // Науч. тр. Моск. ветеринар. акад. 1976. Т. 84. С. 120–133.

Писанец Е.М. Земноводні України. Київ: Изд-во Раевського, 2007. 192 с.

Топоркова Л.Я. Влияние деятельности человека на распространение амфибий // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 204–205.

Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Т. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1979. С 108–115.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 383 с.

Яковлев В.А. Расселение озерной лягушки на Алтае // Исчезающие и слабо изученные растения и животные

Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул, 1987. С. 100–101.

Arano B., Llorente K., Garsia P., Herrero P. Species translocation menacts iverian waterfrogs // Conserv. Biol. 1995. № 1. P. 196 – 198.

Camargo A., Naya D., Canavero A. et al. Seasonal activity and the body size-fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay // Ann. zool. fenn. 2005. V. 42. № 5. P. 513–521.

Kyriakopoulou-Sklavounou P., Loumbourdis N. Annual Ovarian Cycle in the Frog, *Rana ridibunda* in Northern Greece // J. Herpetology. 1990. V. 24. № 2. P. 185–191.

Moore I. Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber // Evolution. 1949. № 3. P. 24.

Moyle P.B. Effects of introduced Bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of Sun Joaquin Valley. California // Copeia. 1973. № 1. P. 18–22.

Perril S.A., Daniel R.E. Multiple egg clutches in *Hyla regilla*, *H. cinerea* and *H. gratiosa* // Copeia. 1983. № 2. P. 513–515.

Williamson J. Seasonal changes in the clutch parameters of the frog *Ranidella signifera* // Second World Corgr. of Herpetol. Adelaide, South Australia: Abst. Adelaide, 1994. P. 285–286.