

Л. А. Эпова, В. Н. Куранова

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ЖАБЫ, *BUFO BUFO* (ANURA, AMPHIBIA) КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. У земноводных уменьшение скорости роста приводит к увеличению возраста наступления половой зрелости и продолжительности жизни по мере повышения высоты над уровнем моря [1–2]. Авторами проанализированы данные характеристики в двух популяциях обыкновенной жабы, *Bufo bufo* разных высотных поясов Кузнецкого Алатау.

Материалы и методы. Исследованы выборки из популяций обыкновенной жабы низко- и среднегорного поясов Кузнецкого Алатау (2012–2016). Методом скелетохронологии определен возраст животных, оценены продолжительность жизни, темпы роста особей разного пола, проанализирована половозрастная структура в течение сезона активности.

Результаты. Установлено, что максимальная продолжительность жизни самцов и самок в популяциях *B. bufo* Кузнецкого Алатау составляет 10 лет. Большая часть особей достигает половой зрелости на год-два позднее (самцы – 4–5; самки – 6 лет), по сравнению с популяциями европейской части ареала и равнинной части юго-востока Западной Сибири (самцы – 2–4; самки – 3–4 года). В популяции *B. bufo* из низкогорья репродуктивное ядро составляют самки в возрасте 6–9 лет, самцы – 4–8 лет.

Выводы. По мере продвижения в горы сокращается длительность периода активности *B. bufo*, что определяет снижение скорости роста и более поздний возраст наступления половой зрелости самцов и самок, а также повышение продолжительности жизни особей.

Ключевые слова: обыкновенная жаба, *Bufo bufo*, горные популяции, вертикальная зональность, Кузнецкий Алатау, юго-восток Западной Сибири, половозрастной состав, скорость роста, продолжительность жизни, межпопуляционная изменчивость, возраст половой зрелости, скелетохронология.

L. A. Epova, V. N. Kuranova

SOME ASPECTS OF DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF THE COMMON TOAD POPULATIONS, *BUFO BUFO* (ANURA, AMPHIBIA), OF THE KUZNETSK ALATAU MOUNTAINS (RUSSIA) IN AN ALTITUDE GRADIENT

Abstract.

Background. In amphibians decrease in the growth rate leads to increase in the age of onset of puberty and life expectancy a pattern that is positively related with

¹ Результаты исследования получены при поддержке Программы повышения конкурентоспособности ТГУ.

© Эпова Л. А., Куранова В. Н., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

altitude [1–2]. We analyzed these characteristics in two populations of the common toad, *Bufo bufo* in different altitude zones of the Kuznetsk Alatau Mountains.

Materials and methods. During 2012–2016 we collected samples from two common toad populations located at low and middle altitude zones. We determined age, life expectancy and growth rate of individuals with the aim to analyze them during an active season.

Results. We found that the life span of males and females in the common toad populations of the Kuznetsk Alatau is 10 years. Males reach sexual maturity after 4 or 5 years, females – after 6 years. In the population of *B. bufo* from Kuznetsk Alatau breeding females aged 6–9 years, males – 4–8 years. We observed that as we move up in the mountains the duration of common toads active period decreases, determining a decrease in the growth rate and a later age of onset of puberty, as well as an increase in the life span of individuals.

Conclusions. Our study shows that at high altitude with a short active season the growth rate of *B. bufo* is decrease, which determines increase longevity of individuals and reach their sexual maturity later than populations located in the European part of the range and lowlands of the southeast of Western Siberia (males 2–4; females 3–4 years).

Keywords: common toad, *Bufo bufo*, mountain populations, altitudinal variation, Kuznetsk Alatau, Western Siberia, age, growth, longevity, age of sexual maturity, interpopulation variability, skeletochronology.

Введение

Обыкновенная жаба, *Bufo bufo* – широко распространенный в Палеарктике вид, ее ареал охватывает значительную территорию от Западной Европы до Восточной Сибири, его северная граница соответствует 63–64° с.ш., южная – проходит с запада на восток по правобережью Днепра, затем по северной границе Казахстана до озера Байкал. Диапазон занимаемых высот от 0 до 2500 м над уровнем моря [3]. Вид является удобным объектом для изучения адаптаций пойкилотермных животных к различным климатическим условиям. Наиболее полно демографические характеристики *B. bufo* исследованы в странах Европы и европейской части России. Подробные исследования возраста проведены в популяциях серой жабы в европейской [4–16] и центральной [17–18] частях ареала, а в Западной Сибири исследованиями затронуты равнинные территории таежной зоны [19–20].

Авторами предпринята попытка оценить данные характеристики в популяциях *B. bufo* низкогорья (290–350 м над уровнем моря) и среднегорья (500–800 м над уровнем моря) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири). Данная горная система уникальна своими природно-климатическими условиями: при небольших высотах присутствуют несколько поясов – от лесов до горных тундр [21]. Ледники и летующие снежники существуют на необычно низких высотах – 1200–1500 м над уровнем моря [22], подобная картина не отмечена ни в одном из внутриконтинентальных районов северного полушария аналогичных широт.

Цель исследования – оценить и проанализировать возраст, рост и продолжительность жизни особей популяций обыкновенной серой жабы в градиенте высотной зональности Кузнецкого Алатау.

Материалы и методы

Материал для исследований получен в ходе экспедиционных работ 2012–2016 гг. в двух вертикальных поясах Кузнецкого Алатау: таежно-черне-

вое низкогорье (54°27' с.ш., 87°56' в.д., 290–350 м над уровнем моря) и темнохвойно-таежное среднегорье (54°13' с.ш., 88°57' в.д., 500–800 м над уровнем моря). Отловленных животных взвешивали на электронных весах с точностью до 0,1 г, длину тела от кончика морды до анального отверстия измеряли с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Затем животных наркотизировали и умерщвляли путем декапитации. Половозрелость особей определяли по состоянию половой системы. После всех манипуляций и измерений земноводных и пресмыкающихся фиксировали в 4 % растворе формальдегида. Весь собранный материал оформлен в научную коллекцию кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета. Для оценки ключевого показателя – возраста – применяли метод скелетохронологии, который в настоящее время остается наиболее информативным и точным [23–24]. Метод основан на сезонных изменениях темпов роста животных [17, 23]. Для изготовления препаратов использовали середину диафиза третьей фаланги четвертого пальца левой задней конечности [17]. Имеются данные, что у самых старых особей земноводных с возрастом прекращается отложение ростовых слоев на фалангах пальцев [25–27]. Поэтому, чтобы оценить надежность определения возраста по фалангам, у 20 особей дополнительно брали кости голени, после изготовления препаратов и подсчета линий склеивания сравнивали полученные результаты (рис. 1). Поскольку во всех случаях количество возрастных слоев в костях фаланги и голени совпадало, дальнейший анализ проводили на фалангах пальцев. При оценке качества срезов из анализа исключены особи ($n = 6$), возраст которых был сложно определить [28]. Всего исследовано 30 самок и 71 самец низкогорной, 36 самок и 26 самцов среднегорной популяций *B. bufo* Кузнецкого Алатау.

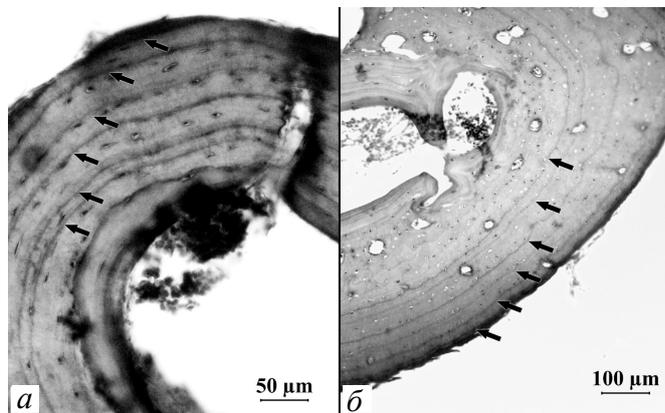


Рис. 1. Поперечные срезы середины диафизов костей самца серой жабы, *Bufo bufo* (7 лет, низкогорная популяция, Кузнецкий Алатау, май 2015 г.): *a* – фаланга пальца, *б* – голень; гематоксилин Карацци; черными стрелками обозначены сохранившиеся линии склеивания; первая линия склеивания полностью резорбирована.

Препарат и фото Л. А. Эповой

Для микроскопии и изготовления микрофотоснимков использовали микроскоп AxioLab.A₁ с камерой AxioCam ERc5s и программное обеспечение ZEN 2011 (Carl Zeiss Microscopy, Германия). При определении возраста учитывали количество видимых линий остановки роста (линий склеивания – ЛС)

и степень сохранности первых ЛС, определяли количество резорбированных первых линий склеивания.

Для оценки темпов роста кости измеряли минимальный и максимальный диаметры, ограниченные последовательными линиями склеивания, среднее значение между которыми и определяли как диаметр кости [29]. Кроме того, по результатам этих измерений выявляли случаи полной резорбции одной или двух ЛС, сравнивая диаметр первой видимой линии склеивания исследуемого экземпляра с диаметром кости впервые перезимовавших особей [30].

Для выявления достоверных межпопуляционных и межполовых различий использовали непараметрический U-тест Манна – Уитни. Статистическая обработка осуществлена с помощью программ Statistica for Windows 8.0 и MS Excel.

Результаты и обсуждение

Темпы резорбции. Одной из проблем при определении возраста является наличие резорбции со стороны костномозговой полости; при этом ее темпы могут варьировать не только у различных видов и популяций, но и в разных костях у одной особи [24, 29]. Поэтому для точного определения возраста особей необходимо каждый раз заново отрабатывать методику и оценивать степень резорбции [31]. Наиболее активный рост кости происходит до наступления половой зрелости [1]. После ее наступления темпы резорбции снижаются или прекращаются вовсе [17]. Известно, что у земноводных могут быть разрушены две первые линии склеивания [8, 17, 30]. В объединенной выборке ($n = 167$) из популяций серой жабы Кузнецкого Алатау частично или полностью первая ЛС резорбирована у 43 %, вторая – 22 % особей. Полная сохранность всех линий склеивания отмечена у 35 % особей. Для большей части самок и самцов низкогорной популяции *B. bufo* отмечено разрушение только первой ЛС (рис. 2). В среднегорной популяции первая ЛС разрушена у 54 % самцов и 64 % самок, вторая – 15 и 45 % соответственно. По сравнению с самками, у самцов обеих популяций темпы резорбции ниже ($\varphi_{эмп} = 4,785, p < 0,01$).

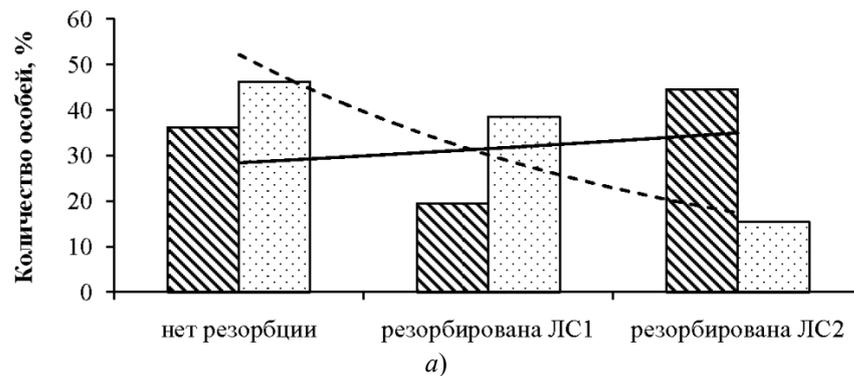


Рис. 2. Встречаемость (%) особей с резорбированными первой и второй линиями склеивания (ЛС1 и ЛС2) в костях фаланг пальцев самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.) (начало)

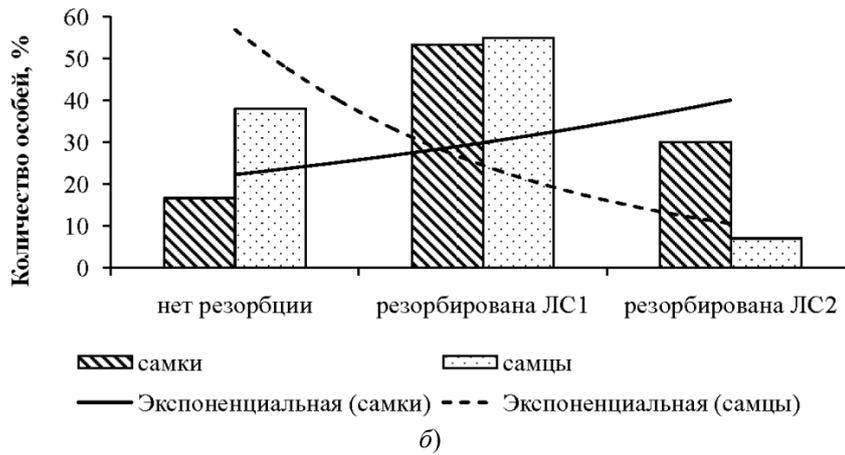


Рис. 2. Встречаемость (%) особей с резорбированными первой и второй линиями склеивания (ЛС1 и ЛС2) в костях фаланг пальцев самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.) (окончание)

Дополнительные линии склеивания. Другой проблемой при определении возраста является наличие дополнительных или двойных линий задержки роста, что нарушает стандартную картину последовательного уменьшения приростов от центра к периферии [24]. Особенно часто подобные случаи отмечены в горных популяциях земноводных [29, 32]. Дополнительные или «фальшивые» линии задержки роста заслуживают особого внимания ввиду их связи с нетипичными климатическими условиями, неблагоприятными воздействиями окружающей среды, а также с кормовыми флуктуациями в течение активного периода [16, 24, 28]. У большинства исследованных нами особей серой жабы линии склеивания (ЛС) хорошо различимы, только у 10 % из них отмечены добавочные ЛС (рис. 3).

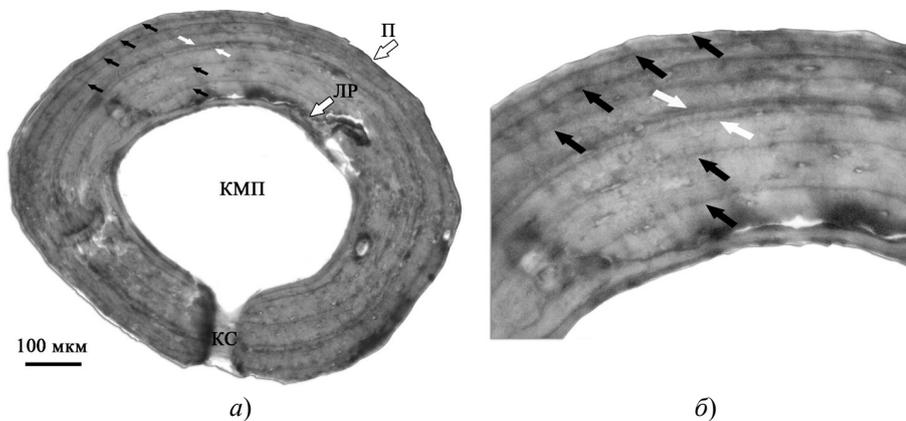


Рис. 3. Поперечный срез диафиза фаланги четвертого пальца левой задней конечности *Bufo bufo* с добавочной линией (самец, низкогорная популяция, Кузнецкий Алатау, май 2014 г.): а – общий вид среза; б – крупный план участка среза с двойной линией склеивания; черными стрелками показаны линии склеивания, белыми – двойная линия склеивания; ЛР – линия резорбции, КМП – костномозговая полость, КС – участок хода кровеносного сосуда в кости, П – внешний край кости.

Препараты и фото Л. А. Эповой

Анализ наших данных подтверждает предположение о том, что на образование добавочных линий влияют климатические условия в определенный год в прошлом [28, 33]. Так, в годы, соответствующие появлению дополнительных ЛС (2008, 2011, 2013, 2014), весенне-летний период отличался низкими дневными температурами (от -3 до $+13$ °С) и большим количеством осадков (до 25–33 мм за сут), или ранним потеплением весной с последующим возвратом холодов (до -10 °С) в начале лета (по данным метеостанций «Центральный рудник» и «Ненастная» [34]).

Таким образом, в костях фаланг исследованных особей серой жабы могут быть разрушены одна или две первые линии склеивания, причем темпы резорбции ЛС в костях самок выше, чем у самцов. Это связывают с более высокой скоростью роста и поздним наступлением половой зрелости самок [16].

Согласно литературным сведениям, в популяциях земноводных темпы резорбции в костях фаланг пальцев сильно варьируют. Так, умеренно высокая резорбция кости (первая ЛС разрушена частично или полностью) характерна для особей *B. bufo* из окрестностей Белграда (Сербия), Беларуси и западной части России [16, 18]. О резорбции первой, а в отдельных случаях и второй ЛС известно для популяций *B. bufo* из европейской части ареала [6, 8, 14, 35]. Это явление отмечено также для *Sclerophrys pentoni* [36] и *Bufo viridis* [37]. Разрушение первой, иногда и второй линий склеивания отмечают также для популяций *B. bufo* из зоны с умеренным континентальным климатом [30]. На северной границе ареала *B. bufo* в Западной Сибири А. В. Матковский [20] отмечает полное разрушение второй или третьей линий склеивания. Однако в популяциях *B. bufo* и *Epidalea calamita* из зоны с умеренным океаническим климатом первая линия склеивания хоть и затронута резорбцией, но не разрушается полностью [5, 10]. Таким образом, темпы резорбции зависят от климатических условий местности, длительности активного периода и индивидуальных изменений скорости роста [6, 30, 35].

Скорость роста. Нами были оценены темпы прироста диаметра кости в ширину у особей серой жабы разного пола и возраста (табл. 1). Коэффициент корреляции между длиной тела и внешним диаметром кости особей исследованных популяций был высок, наиболее сильно эта зависимость выражена у самок (низкогорье $r_s = 0,77$, среднегорье $r_s = 0,87$, $p < 0,01$), чем у самцов (низкогорье $r_s = 0,69$, среднегорье $r_s = 0,77$, $p < 0,01$).

Таблица 1
Средневозрастной диаметр фаланги пальца (мкм) самок и самцов *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Популяция и пол		Возраст, лет									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Низкогорная	самки	–	405	559	618	696	753	708	752	792	–
Низкогорная	самцы	388	421	496	559	626	647	625	608	523	–
Среднегорная	самки	321	440	494	518	576	639	684	659	723	698
Среднегорная	самцы	343	423	493	570	613	–	–	–	–	–

Примечание. Жирным шрифтом отмечены достоверные половые различия ($p < 0,05$).

Увеличение различий в темпах роста кости у самок и самцов серой жабы отмечено с возрастом (см. табл. 1). В первые два года жизни внешний диаметр фаланги у самок и самцов не имеет выраженных отличий. После второй зимовки в низкогорной популяции *B. bufo* у самцов по сравнению с самками диаметр кости становится больше, а в среднегорной – наоборот. У самок и самцов низкогорной популяции в возрасте 3, 4 и 6 лет, а в среднегорной – 4 лет, наблюдаются отличия средневозрастных диаметров фаланг ($p < 0,05$).

Таким образом, для самок обеих популяций наиболее интенсивный рост характерен до третьей зимовки, после чего темпы роста снижаются и становятся более равномерными (рис. 4,а,б). У самцов по сравнению с самками интенсивность приростов кости в ширину более низкая. У особей старших возрастов средний диаметр кости может быть меньше, чем у более молодых.

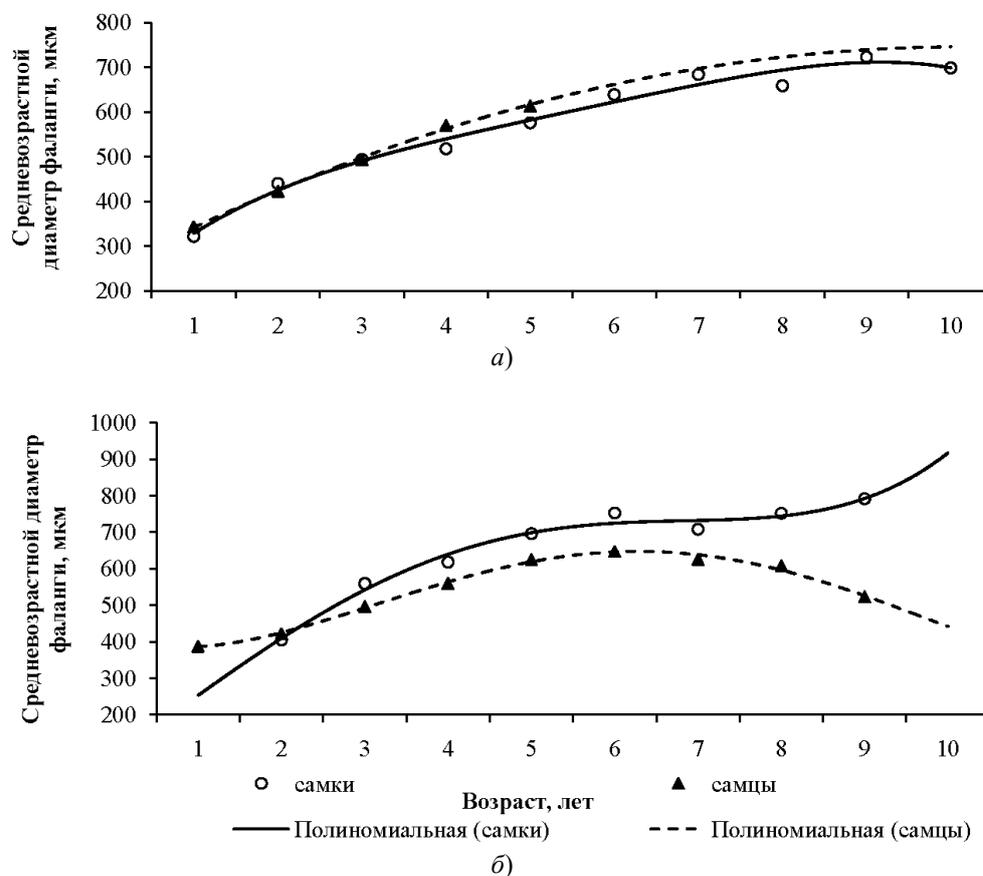


Рис. 4. Зависимость диаметра фаланги пальца от возраста (мкм) самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Считается, что с повышением абсолютных высот местности скорость роста земноводных снижается, а продолжительность жизни, наоборот, увеличивается [38]. Эта закономерность подтверждает теорию о том, что медлен-

норастущие особи живут, как правило, дольше [23]. Для горных популяций серой жабы А. Хемелаар [39] отмечает снижение скорости роста, увеличение продолжительности жизни и, как следствие, более крупные размеры тела особей. Однако результаты исследований Д. Цветкович с соавторами [38] не согласуются с данными А. Хемелаар [39]. С ростом абсолютных высот отмечена большая продолжительность жизни, но очень медленный рост особей. Таким образом, размеры тела с подъемом в горы не увеличиваются.

Возраст и длина тела. Анализ зависимости длины тела самцов и самок серой жабы от возраста показал, что длина тела недостаточно точно отражает возраст особей, и на ее основании нельзя выделять возрастные группы. В общей выборке самые старые особи оказались не самыми крупными (табл. 2, рис. 5).

Таблица 2

Длина тела (мм) самцов и самок разных возрастных групп низкогорной и среднегорной популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.)

Среднегорная популяция						
Возраст, лет	длина тела, мм (самцы)			длина тела, мм (самки)		
	<i>n</i>	<i>M ± t</i>	min–max	<i>n</i>	<i>M ± t</i>	min–max
1	–	–	–	3	35,7 ± 3,4	32,2–42,4
2	6	51,7 ± 1,8	46,5–59,7	–	–	–
3	3	68,4 ± 0,7	67,2–69,6	8	57,2 ± 1,7	51,5–66,5
4	10	73,4 ± 1,6	62,4–81,2	1	65,4	
5	4	72,4 ± 1,2	69,7–75,3	1	101,0	
6	3	78,4 ± 2,2	74,3–81,7	3	97,2 ± 1,1	95,7–99,3
7	–	–	–	7	96,9 ± 2,5	88,7–107,3
8	–	–	–	8	94,7 ± 1,1	91,9–100,5
9	–	–	–	5	100,5 ± 2,3	95,1–107,6
10	–	–	–	1	91,8	
Низкогорная популяция						
Возраст, лет	длина тела, мм (самцы)			длина тела, мм (самки)		
	<i>n</i>	<i>M ± t</i>	min–max	<i>n</i>	<i>M ± t</i>	min–max
1	4	25,7 ± 3,2	17,4–31,3	1	27,2	
2	–	–	–	–	–	–
3	1	69,0		–	–	–
4	5	70,3 ± 0,9	68,1–73,3	–	–	–
5	12	72,0 ± 1,2	65,3–78,5	–	–	–
6	27	74,5 ± 0,9	64,0–83,8	10	89,9 ± 1,6	83,9–98,5
7	11	73,4 ± 1,2	67,3–81,0	10	86,2 ± 1,7	76,2–92,5
8	7	76,9 ± 1,3	72,3–80,5	6	91,5 ± 2,2	86,9–99,6
9	3	75,6 ± 0,6	74,9–76,7	3	90,2 ± 2,7	86,1–95,2
10	1	81,1		–	–	

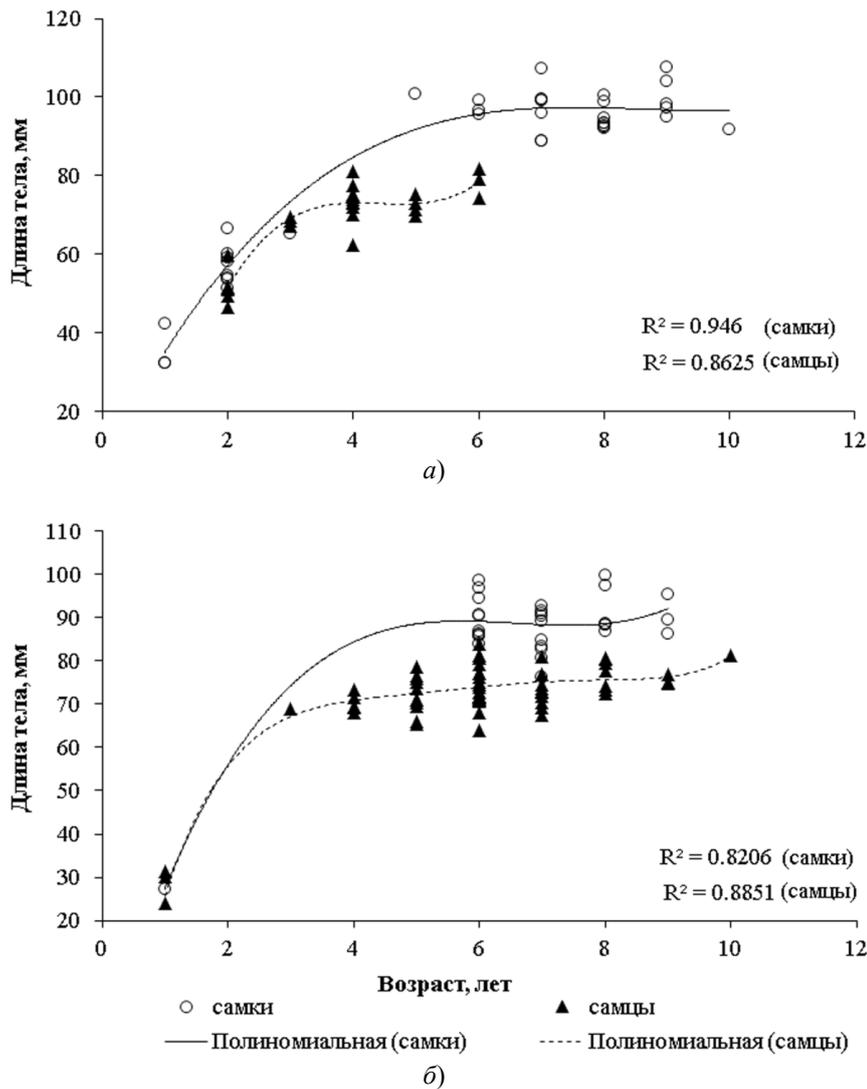


Рис. 5. Зависимость длины тела от возраста самцов ($n = 71; 26$) и самок ($n = 30; 36$) среднегорной (а) и низкогорной (б) популяций *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, 2012–2016 гг.).

На рис. 5 отмечено: самки обеих популяций крупнее самцов ($p < 0,05$); R^2 – величина достоверности аппроксимации.

Так, в низкогорной популяции наибольшая длина тела – у восьмилетней самки (99,6 мм) и шестилетнего самца (83,8 мм). В среднегорной популяции *B. bufo* наибольшие размеры тела имеют самка в возрасте 9 лет (107,6 мм), и самцы в возрасте 4 и 6 лет (81,2 и 81,7 мм соответственно). Таким образом, длина тела не может быть критерием определения возраста, что согласуется с литературными данными [2, 23].

Половозрастной состав популяций. Анализ возрастного состава популяций *B. bufo* выявил следующее. Самки в обеих популяциях старше самцов: в низкогорной популяции средний возраст самок составляет 6,9, самцов – 5,9 лет, в среднегорной – 5,7 и 3,8 лет соответственно ($p < 0,05$).

Значительные отличия соотношения встречаемости самок и самцов наблюдаются в низкогорье и среднегорье. В низкогорье встречаемость самцов значительно выше по сравнению с самками (4,3:1,0, $p < 0,05$), а в среднегорье встречаемость самцов и самок примерно одинакова (1,3:1,0). Это связано с тем, что в низкогорье учеты проводили в период размножения в нерестовых водоемах, а в среднегорье – летом, в период активного нагула массы. По литературным данным, в летний период соотношение самцов и самок в отловах может составлять от 1,1:1,0 до 1,9:1,0 соответственно [40–41].

Таким образом, в популяциях *B. bufo* низкогорья и среднегорья самки, в среднем, старше самцов. Максимальный установленный возраст самцов и самок в Кузнецком Алатау – 10 лет, что не превышает значений, известных для популяций вида в пределах ареала [2, 20, 38]. Встречаемость самцов по сравнению с самками выше в обеих популяциях.

Полученные нами данные хорошо согласуются с литературными [2, 20, 38, 42]: с подъемом в горы отмечено увеличение минимального и среднего возраста особей *B. bufo*, при этом возрастает доля старших возрастов в популяции. На примере других видов земноводных показано увеличение средней продолжительности жизни и возраста наступления половой зрелости в горных популяциях [1–2, 27, 43–46].

Возрастная структура размножающейся части популяции. В исследованной популяции низкогорья минимальный зарегистрированный возраст размножающихся самок – 6, самцов – 4 года (рис. 7). Анализ возрастного состава самцов и самок, отловленных в амплексусе ($n = 42$), показал, что самки достоверно старше самцов ($p < 0,01$). Средний возраст размножающихся самок – $6,9 \pm 0,3$, самцов – $5,9 \pm 0,2$ лет.

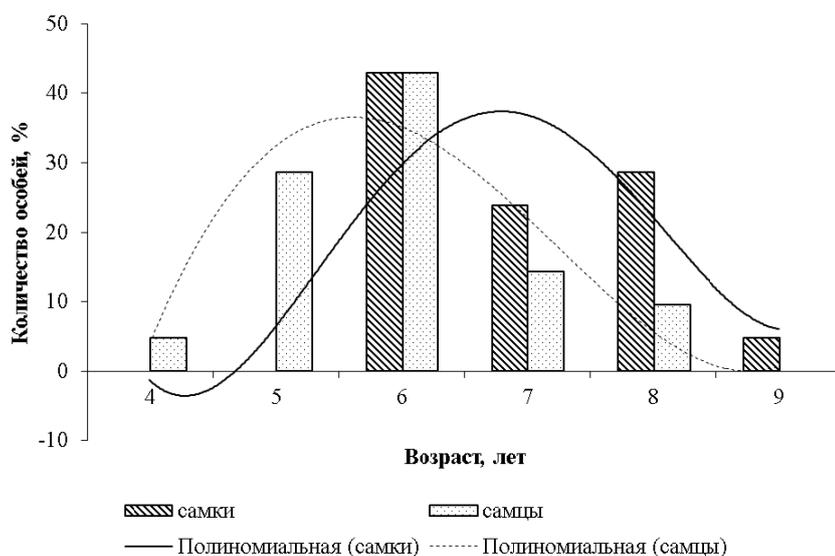


Рис. 7. Возрастной состав самцов и самок, отловленных в амплексусе (число пар 21), в низкогорной популяции *Bufo bufo* (Кузнецкий Алатау, май 2012–2016 гг.)

Таким образом, репродуктивное ядро популяции составляют самки в возрасте 6–9 лет, а самцы в возрасте 4–8 лет.

Возрастной состав репродуктивной части популяции имеет географические, межгодовые и межпопуляционные различия [43]. У большинства земноводных существует половой диморфизм по длине тела и возрасту. Самки *B. bufo* старше и крупнее самцов [2, 7, 38]. Считается, что это связано с более поздним возрастом наступления половой зрелости у самок [16]. Согласно литературным сведениям, самцы *B. bufo* могут впервые участвовать в размножении в возрасте от 2 до 6 лет [5–7, 9, 11]. В Северных Альпах самки *B. bufo* приступают к размножению в возрасте 5–6, самцы – 4–5 лет, а продолжительность их жизни достигает 15 и 11 лет соответственно [2].

Заключение

В условиях Кузнецкого Алатау с ростом высоты у особей *B. bufo* наблюдается снижение скорости роста, увеличение возраста наступления половой зрелости у самцов и самок, что приводит к росту их линейных размеров и продолжительности жизни. Наиболее интенсивный рост особей *B. bufo* происходит до 3–4-й зимовки. К моменту полового созревания и с замедлением роста у самцов и самок серой жабы полностью или частично резорбируются одна или две линии склеивания, причем темпы резорбции в костях фаланг пальцев самок выше, чем самцов. В обеих популяциях выявлен половой диморфизм по длине тела – самки крупнее самцов. Длина тела половозрелых особей разных возрастных классов перекрывается, самые старые особи не всегда самые крупные. Межпопуляционные различия по длине тела самцов и самок не выявлены. Репродуктивное ядро популяции *B. bufo* из низкогорья составляют самки 6–9 лет и самцы 4–8 лет. Максимальный возраст особей обоих полов – 10 лет, средний возраст размножающихся самок в низкогорье выше, чем у самцов.

Библиографический список

1. **Smirina, E. M.** Age determination and longevity in amphibians / E. M. Smirina // Gerontology. – 1994. – Vol. 40. – P. 133–146.
2. **Schabetsberger, R.** On age structure and longevity in two populations of *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) at high altitude breeding sites in Austria / R. Schabetsberger, H. Langer, Ch. D. Jersabek, A. Goldschmid // Herpetozoa. – 2000. – Vol. 13. – P. 187–191.
3. **Дунаев, Е. А.** Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель / Е. А. Дунаев, В. Ф. Орлова. – Москва : Фитон+, 2012. – 320 с.
4. **Davies, N. B.** Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo* / N. B. Davies, T. R. Halliday // Animal Behaviour. – 1979. – Vol. 27. – P. 1253–1267.
5. **Hemelaar, A. S. M.** Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination / A. S. M. Hemelaar, J. J. Van Gelder // Neth. J. Zool. – 1980. – Vol. 30. – P. 129–135.
6. **Hemelaar, A. S. M.** Age determination of male *Bufo bufo* (Amphibia, Anura) from the Netherlands, based on year rings in phalanges / A. S. M. Hemelaar // Amphibia-Reptilia. – 1981. – № 3/4. – С. 223–233.
7. **Hemelaar, A. S. M.** Age of *Bufo bufo* in amplexus over the spawning period / A. S. M. Hemelaar // Oikos. – Copenhagen, 1983. – Vol. 40. – P. 1–5.
8. **Hemelaar, A. S. M.** An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L.) and its Application to populations from different latitudes and altitudes / A. S. M. Hemelaar // Amphibia-Reptilia. – 1985. – Vol. 6. – P. 323–341.

9. **Gittins, S. P.** Population age structure of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges / S. P. Gittins, J. E. Steeds, R. Williams // Br. J. Herpetol. – 1982. – Vol. 6, № 7. – P. 249–252.
10. **Gibbons, M. M.** Age Determination of Frogs and Toads (*Amphibia, Anura*) from North-western Europe / M. M. Gibbons, T. K. McCarthy // Zoologica Scripta. – 1983. – Vol. 12, № 2. – P. 145–151.
11. **Reading, C. J.** Growth and age at sexual maturity in common toads (*Bufo bufo*) from two sites in Southern England / C. J. Reading // Amphibia-Reptilia. – 1988. – Vol. 9, № 3. – P. 277–287.
12. **Reading, C. J.** The relationship between body length, age and sexual maturity in the common toad, *Bufo bufo* / C. J. Reading // Ecography. – 1991. – Vol. 14, № 4. – P. 245–249.
13. **Höglund, J.** Sexual selection in common toads: correlates with age and body size / J. Höglund, L. Säterberg // Journal of Evolutionary Biology. – 1989. – Vol. 2, № 5. – P. 367–372.
14. **Fretey, T.** Etude squelettochronologique chez *Bufo bufo* en Bretagne / T. Fretey // Comptes rendus de l'Académie des sciences. Sér. 3, Sciences de la vie. – 1996. – Vol. 319, № 4. – P. 295–299.
15. **Cvetković, D. D.** Reproductive traits in common toad *Bufo bufo* from the vicinity of Belgrade / D. D. Cvetković, I. D. Aleksić, J. M. Crnobrnja-Isailović // Archives of Biological Sciences. – 2003. – Vol. 55, № 3–4. – P. 25, 26.
16. **Cvetković, D. D.** Assessment of age and intersexual size differences in *Bufo bufo* / D. D. Cvetković, I. D. Aleksić, J. M. Crnobrnja-Isailović // Archives of Biological Sciences. – 2005. – Vol. 57, № 2. – P. 157–162.
17. **Смирна, Э. М.** О слоистой структуре некоторых костей серой жабы в связи с возможностью определения возраста / Э. М. Смирна // Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Сидовича. – Саранск, 1972. – Вып. 6. – С. 93–103.
18. **Новицкий, Р. В.** Возрастная структура популяций *Bufo bufo* (*Amphibia, Anura*) в центральной части ареала / Р. В. Новицкий, О. В. Янчуревич // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2009. – № 2. – С. 63–67.
19. **Куранова, В. Н.** Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук / Куранова В. Н. – Томск : Томский гос. ун-т, 1998. – 411 с.
20. **Матковский, А. В.** Экология амфибий северной тайги Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Матковский А. В. – Омск, 2012. – 19 с.
21. **Эпова, Л. А.** Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова, С. Г. Бабина // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. – № 4 (24). – С. 77–97.
22. Заповедник «Кузнецкий Алатау» / А. А. Васильченко, П. В. Баранов, Т. Е. Буко, Э. А. Васильченко, Т. Н. Гагина, Л. А. Горшкова, Н. В. Скалон // Заповедники Сибири. – Москва : Логата, 2000. – Т. 2. – С. 110–121.
23. **Смирна, Э. М.** Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А. М. Сергеевым / Э. М. Смирна, Е. С. Ройтберг // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 11. – С. 1291–1301.
24. **Клевезаль, Г. А.** Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований / Г. А. Клевезаль, Э. М. Смирна // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95, № 8. – С. 872–896.
25. **Pytycz, B.** Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toads, *Bombina variegata*, in natural environments / B. Pytycz, J. Bigaj // Amphibia-Reptilia. – 1993. – Vol. 14. – P. 35–44.

26. **Wagner, A.** Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*) / A. Wagner, R. Schabetsberger, M. Sztaetecny, R. Kaiser // *Herpetological Journal*. – 2011. – Vol. 21. – P. 145–148.
27. **Sinsch, U.** Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians / U. Sinsch // *The Herpetological Journal*. – 2015. – Vol. 25, № 1. – P. 5–13.
28. **Смирна, Э. М.** Экспериментальное исследование формирования годового слоя в костях амфибий / Э. М. Смирна, Г. А. Клевезаль, Л. Бергер // *Зоологический журнал*. – 1986. – Т. 65, № 10. – С. 1526–1534.
29. **Castanet, J.** Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles / J. Castanet, E. M. Smirina // *Ann. Sci. Nat. Zool.* – Paris, 1990. – Vol. 11. – P. 191–196.
30. **Смирна, Э. М.** Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей / Э. М. Смирна, А. Н. Макаров // *Зоологический журнал*. – 1987. – Т. 66, № 4. – С. 599–604.
31. **Smirina, E. M.** Some results of the studies of growth in Anura / E. M. Smirina // *Stud. Herpetol. Proc. Eur. Herpetol. Meet.* – Praque, 1986. – P. 263–266.
32. **Caetano, M. H.** Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (Latreille 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) par squeletteochronologie / M. H. Caetano, J. Castanet, H. Francillon // *Amphibia-Reptilia*. – 1985. – Vol. 6, № 2. – P. 117–132.
33. **Platz, J. E.** Body size and age assessment among advertising male chorus frogs / J. E. Platz, A. Lathrop // *Journal of Herpetology*. – 1993. – Vol. 27, № 1. – P. 109–111.
34. Метеоцентр. Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра. – 2003. – URL: <http://meteocenter.net> (дата обращения: 10.10.2018).
35. **Смирна, Э. М.** Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // *Зоологический журнал*. – 1983. – Т. 63, № 3. – С. 437–445.
36. **Barbault, R.** Détermination de l'âge chez un anoure déserticole *Bufo pentoni*, Anderson 1893 / R. Barbault, J. Castanet, H. Francillon, A. de Ricqlès // *Rev. Écol. (Terre Vie)*. – 1979. – Vol. 33. – P. 129–142.
37. **Янчуревич, О. В.** Возрастная структура популяций *Bufo viridis* (Amphibia, Anura) в центральной части ареала / О. В. Янчуревич, Р. В. Новицкий // *Вопросы герпетологии : материалы V Съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. – Минск, 2012. – С. 366–369.
38. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* / D. D. Svetkovic, N. Tomasevic, G. F. Ficetola, J. M. Crnobrnja-Isailovic, C. Miaud // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2009. – Vol. 47, № 2. – P. 171–180.
39. **Hemelaar, A. S. M.** Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes / A. S. M. Hemelaar // *Journal of Herpetology*. – 1988. – P. 369–388.
40. **Куранова, В. Н.** Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири / В. Н. Куранова // *Вопросы герпетологии : материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. – Пушино ; Москва : МГУ, 2001. – С. 147–149.
41. **Колесникова, Е. Н.** Экология обыкновенной жабы (*Bufo bufo*) Среднего Приобья / Е. Н. Колесникова, В. П. Стариков // *Современное естествознание и охрана окружающей среды : тр. Междунар. молодеж. конф.* – Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2013. – С. 53–56.
42. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate / M. B. Hjernquist, F. Söderman, K. I. Jönsson, G. Herczeg, A. Laurila, J. Merilä // *Oecologia*. – 2012. – Vol. 170, № 3. – P. 641–649.

43. **Ищенко, В. Г.** Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы / В. Г. Ищенко // Вопросы герпетологии : материалы III Съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Санкт-Петербург, 2008. – С. 151–169.
44. **Guarino, F. M.** Rapid sexual maturity and short life span in the blue-legged frog and the rainbow frog from the arid Isalo Massif, southern-central Madagascar / F. M. Guarino, G. Tessa, V. Mercurio, F. Andreone // *Zoology*. – 2010. – Vol. 113. – P. 378–384.
45. **Oromi, N.** Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in natterjack toads (*Bufo calamita*) / N. Oromi, D. Sanuy, U. Sinsch // *Zoology*. – 2012. – Vol. 115, № 1. – P. 30–37.
46. Age structure, growth and longevity in the common toad, *Rhinella arenarum*, from Argentina / C. D. L. Bionda, S. Kost, N. E. Salas, R. C. Lajmanovich, U. Sinsch, A. L. Martino // *Acta Herpetologica*. – 2015. – Vol. 10, № 1. – P. 55–62.

References

1. Smirina E. M. *Gerontology*. 1994, vol. 40, pp. 133–146.
2. Schabetsberger R., Langer H., Jersabek Ch. D., Goldschmid A. *Herpetozoa* [Scientific journal “Herpetozoa” of the Austrian Herpetological Society]. 2000, vol. 13, pp. 187–191.
3. Dunaev E. A., Orlova V. F. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii. Atlas-opredelitel'* [Amphibians and reptiles of Russia. Atlas determinant]. Moscow: Fiton +, 2012, 320 p. [In Russian]
4. Davies N. B., Halliday T. R. *Animal Behaviour*. 1979, vol. 27, pp. 1253–1267.
5. Hemelaar A. S. M., Van Gelder J. J. *Neth. J. Zool.* 1980, vol. 30, pp. 129–135.
6. Hemelaar A. S. M. *Amphibia-Reptilia*. 1981, № 3/4, pp. 223–233.
7. Hemelaar A. S. M. *Oikos*. Copenhagen, 1983, vol. 40, pp. 1–5.
8. Hemelaar A. S. M. *Amphibia-Reptilia*. 1985, vol. 6, pp. 323–341.
9. Gittins S. P., Steeds J. E., Williams R. *Br. J. Herpetol.* 1982, vol. 6, no. 7, pp. 249–252.
10. Gibbons M. M., McCarthy T. K. *Zoologica Scripta*. 1983, vol. 12, no. 2, pp. 145–151.
11. Reading C. J. *Amphibia-Reptilia*. 1988, vol. 9, no. 3, pp. 277–287.
12. Reading C. J. *Ecography*. 1991, vol. 14, no. 4, pp. 245–249.
13. Höglund J., Säterberg L. *Journal of Evolutionary Biology*. 1989, vol. 2, no. 5, pp. 367–372.
14. Fretey T. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Sér. 3, Sciences de la vie* [Proceedings of the Academy of Sciences. Series 3, Life Sciences]. 1996, vol. 319, no. 4, pp. 295–299.
15. Cvetković D. D., Aleksić I. D., Crnobrnja-Isailović J. M. *Archives of Biological Sciences*. 2003, vol. 55, no. 3–4, pp. 25, 26.
16. Cvetković D. D., Aleksić I. D., Crnobrnja-Isailović J. M. *Archives of Biological Sciences*. 2005, vol. 57, no. 2, pp. 157–162.
17. Smirina E. M. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo zapovednika im. P. G. Smidovicha* [Works of Mordovia State Reserve named after P. G. Smidovich]. Saransk, 1972, iss. 6, pp. 93–103. [In Russian]
18. Novitskiy R. V., Yanchurevich O. V. *Pratsi Ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva* [The work of the Herpetological Society]. 2009, no. 2, pp. 63–67.
19. Kuranova V. N. *Fauna i ekologiya zemnovodnykh i presmykayushchikhsya yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri: dis. kand. biol. nauk* [Fauna and ecology of amphibians and reptiles of the south-east of Western Siberia: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Tomsk: Tomskiy gos. un-t, 1998, 411 p. [In Russian]
20. Matkovskiy A. V. *Ekologiya amfibiy severnoy taygi Zapadnoy Sibiri: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Ecology of amphibians of northern taiga of Western Siberia: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Omsk, 2012, 19 p. [In Russian]

21. Epova L. A., Kuranova V. N., Babina S. G. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Bulletin of Tomsk State University. Biology]. 2013, no. 4 (24), pp. 77–97. [In Russian]
22. Vasil'chenko A. A., Baranov P. V., Buko T. E., Vasil'chenko Z. A., Gagina T. N., Gorshkova L. A., Skalon N. V. *Zapovedniki Sibiri* [Siberian reserves]. Moscow: Logata, 2000, vol. 2, pp. 110–121. [In Russian]
23. Smirina E. M., Roytberg E. S. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2012, vol. 91, no. 11, pp. 1291–1301. [In Russian]
24. Klevezal' G. A., Smirina E. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2016, vol. 95, no. 8, pp. 872–896. [In Russian]
25. Pytycz B., Bigaj J. *Amphibia-Reptilia*. 1993, vol. 14, pp. 35–44.
26. Wagner A., Schabetsberger R., Sztatecsny M., Kaiser R. *Herpetological Journal*. 2011, vol. 21, pp. 145–148.
27. Sinsch U. *The Herpetological Journal*. 2015, vol. 25, no. 1, pp. 5–13.
28. Smirina E. M., Klevezal' G. A., Berger L. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1986, vol. 65, no. 10, pp. 1526–1534. [In Russian]
29. Castanet J., Smirina E. M. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 1990, vol. 11, pp. 191–196.
30. Smirina E. M., Makarov A. N. *Zoologicheskij zhurnal*. [Zoological journal] 1987, vol. 66, no. 4, pp. 599–604. [In Russian]
31. Smirina E. M. *Stud. Herpetol. Proc. Eur. Herpetol. Meet. Prague*, 1986, pp. 263–266.
32. Caetano M. H., Castanet J., Francillon H. *Amphibia-Reptilia*. 1985, vol. 6, no. 2, pp. 117–132.
33. Platz J. E., Lathrop A. *Journal of Herpetology*. 1993, vol. 27, no. 1, pp. 109–111.
34. *Meteotsentr. Pogoda v Rossii i mire, prognoz pogody ot Meteotsentra* [Meteocenter. Weather in Russia and the world, weather forecast from the Meteocentre]. 2003. Available at: <http://meteocenter.net> (accessed Oct. 10, 2018). [In Russian]
35. Smirina E. M. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1983, vol. 63, no. 3, pp. 437–445. [In Russian]
36. Barbault R., Castanet J., Francillon H., de Ricqlès A. *Rev. Écol. (Terre Vie)* [Ecological revision (Terre Vie)]. 1979, vol. 33, pp. 129–142.
37. Yanchurevich O. V., Novitskiy R. V. *Voprosy gerpetologii: materialy V S"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings V congress of Herpetological Society named A. M. Nikolskiy]. Minsk, 2012, pp. 366–369. [In Russian]
38. Cvetkovic D. D., Tomasevic N., Ficetola G. F., Crnobrnja-Isailovic J. M., Miaud C. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2009, vol. 47, no. 2, pp. 171–180.
39. Hemelaar A. S. M. *Journal of Herpetology*. 1988, pp. 369–388.
40. Kuranova V. N. *Voprosy gerpetologii: materialy I s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings V congress of Herpetological Society named A. M. Nikolskiy]. Pushchino; Moskva: MGU, 2001, pp. 147–149. [In Russian]
41. Kolesnikova E. N., Starikov V. P. *Sovremennoe estestvoznaniye i okhrana okruzhayushchey sredy: tr. Mezhdunar. molodezh. konf.* [Modern science and environmental protection: proceedings of International youth conference]. Kurgan: Izd-vo Kurganskogo gos. un-ta, 2013, pp. 53–56. [In Russian]
42. Hjernquist M. B., Söderman F., Jönsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J. *Oecologia*. 2012, vol. 170, no. 3, pp. 641–649.
43. Ishchenko V. G. *Voprosy gerpetologii: materialy III S"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo* [Herpetology issues: proceedings V congress of Herpetological Society named A. M. Nikolskiy]. Saint-Petersburg, 2008, pp. 151–169. [In Russian]
44. Guarino F. M., Tessa G., Mercurio V., Andreone F. *Zoology*. 2010, vol. 113, pp. 378–384.

45. Oromi N., Sanuy D., Sinsch U. *Zoology*. 2012, vol. 115, no. 1, pp. 30–37.
46. Bionda C. D. L., Kost S., Salas N. E., Lajmanovich R. C., Sinsch U., Martino A. L. *Acta Herpetologica*. 2015, vol. 10, no. 1, pp. 55–62.
-

Эпова Лидия Алексеевна

научный сотрудник, Заповедное
Прибайкалье (Россия, г. Иркутск,
ул. Байкальская, 291Б)

E-mail: lepova88@mail.ru

Epova Lidiya Alekseevna

Researcher, Reserve Baikal
(291B, Baikal street, Irkutsk, Russia)

Куранова Валентина Николаевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии позвоночных
и экологии, Томский национальный
исследовательский государственный
университет (Россия, г. Томск,
проспект Ленина, 36)

E-mail: kuranova49@mail.ru

Kuranova Valentina Nikolaevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of vertebrate
zoology and ecology, National Research
Tomsk State University (36 Lenin avenue,
Tomsk, Russia)

Образец цитирования:

Эпова, Л. А. Некоторые аспекты демографической структуры популяций обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) Кузнецкого Алатау в градиенте высотной зональности / Л. А. Эпова, В. Н. Куранова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 181–197. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-18.