

ИЗУЧЕНИЕ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЕМОВ И ИХ РОЛИ В СОХРАНЕНИИ РЕДКИХ ВИДОВ АМФИБИЙ ПРЕДГОРИЙ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН (РОССИЯ)

А. Д. Аскендеров^{1,2}, Л. Ф. Мазанаева², Р. А. Михайлов³, А. И. Файзулин³

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН, Россия
e-mail askenderov@mail.ru

²Дагестанский государственный университет, Россия
e-mail mazanaev@mail.ru

³Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия
e-mail roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию: 18.06.2018

Экологические условия в нерестовых водоемах определяются разнообразными абиотическими и биотическими факторами. Они являются наиболее значимыми и по сути лимитирующими при выборе мест размножения и нерестилищ для амфибий. Для сохранения различных популяций амфибий необходимо установление экологического оптимума конкретных видов при определенных факторах среды. Исследование проведено в широком диапазоне экологических условий, характерных для горных районов Кавказа. Исследовано 358 водоемов предгорного Дагестана (Россия), являющихся нерестилищами восьми видов амфибий. Наименее требовательными к абиотическим и биотическим условиям нерестового водоема являются бесхвостые земноводные – *Bufo variabilis* и *Rana macrocnemis*, наиболее требовательными – тритоны *Lissotriton lantzi* и *Triturus karelinii*, чесночницы *Pelobates fuscus* и *P. syriacus*. *Lissotriton lantzi* в качестве нерестилищ предпочитает непроточные водоемы, расположенные в сомкнутой части леса, глубиной 50–100 см с хорошо развитой водной растительностью. *Triturus karelinii* чаще встречается в водоемах со схожими условиями, но с проточной водой. *Pelobates fuscus* предпочитает незатененные проточные водоемы глубиной 50–100 см с хорошо развитой водной растительностью. *Pelobates syriacus* чаще нерестится в наиболее глубоких незатененных проточных водоемах. Квакша *Hyla orientalis* предпочитает затененные проточные водоемы различной глубины с хорошо развитой водной растительностью. *Bufo variabilis* эвритопна и может нереститься в незатененных проточных и непроточных водоемах различной глубины, независимо от степени их зарастания водной растительностью. *Rana macrocnemis* предпочитает проточные и непроточные водоемы различной глубины и затененности с хорошо развитой водной растительностью. *Pelophylax ridibundus* чаще нерестится в водоемах глубиной более 20 см, с разной степенью затененности и с хорошо развитой водной растительностью. На основе метода многомерной статистики установлены основные экологические факторы, значимо ($p = 0.001$) влияющие на выбор нерестилищ различными видами амфибий: затененность, глубина, проточность и зарастание. Выявлено, что количество нерестилищ, имеющих большое значение для сохранения редких видов амфибий в предгорном Дагестане, ограничено, это связано с аридными природно-климатическими условиями региона. Предложены рекомендации по охране редких видов амфибий в регионе и развитию ООПТ в предгорных районах Республики Дагестан.

Ключевые слова: Amphibia, абиотические и биотические факторы, Кавказ, Красная книга, нерестилища

Введение

Анализ влияния экологических факторов является одним из важнейших аспектов изучения биологии амфибий. Подобные исследования, как правило, носят экспериментальный характер (Konstantinov et al., 2000; Ручин, 2000; Кузнецов, Ручин, 2001; Ruchin, 2003; Ручин, 2004; Ручин, Лобачев, 2005; Fominykh, 2008). В природных популяциях большинство подобных исследований выполнено с акцентом на антропогенные трансформации местообитаний в условиях промышленного воздействия, урбанизации и хозяйственного освоения (Вее-вее, 1981, 1983; Semenov et al., 2000; Marsh &

Trenham, 2001; Smith & Green, 2005; Griffiths et al., 2010; Файзулин, 2010; Смирнов, 2013), и в меньшей степени затрагивают естественные местообитания (Николаев, 2007).

Несмотря на широкий спектр работ, анализ факторов среды для амфибий Кавказского региона, в основном, проводился для популяций, обитающих в условиях различных высот (Туниев, Береговая, 1986; Tarkhnishvili, 1996; Tarkhnishvili & Gokhelasvili, 1999; Аскендеров, 2014). До настоящего времени, комплексных работ, посвященных анализу влияния экологических факторов на амфибий в природных нерестовых водоемах Республики Дагестан, не проводилось.

Экологические условия в нерестовых участках определяются рядом абиотических и биотических факторов, являющихся наиболее значимыми и, по сути, лимитирующими при выборе мест нереста для амфибий. Для сохранения популяций различных видов амфибий необходимо установление оптимальных условий для нереста, эмбрионального и личиночного развития. Это особенно актуально при возрастании антропогенного воздействия (Vershinin, 1995; Кузьмин, 2012). В целом, нерестилища амфибий являются центрами популяций, от состояния которых зависит само существование видов. Все выше сказанное свидетельствует об актуальности данного исследования, особенно в условиях широкого спектра экологических условий, характерных для горных районов Кавказа.

Дагестан характеризуется небогатой фауной амфибий, насчитывающей восемь из двенадцати северокавказских видов (около 53%), относящихся к пяти семействам и двум отрядам: тритон Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914); тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870); обыкновенная чесночница, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768); сирийская чесночница, *P. syriacus* Boettger, 1889; восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890; изменчивая жаба, *Bufo variabilis* (Pallas, 1769); малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885; озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Мазанаева, 2000; Мазанаева, Туниев, 2011; Ермаков и др., 2016; Аскендеров, 2017).

Бедность фауны амфибий связана, в первую очередь, с аридными природно-климатическими особенностями Дагестана (Агаханянц, 1981). Однако, эта фауна представляет большой интерес, так как характеризуется значительной гетерогенностью: дагестанские амфибии относятся к разным зоогеографическим группам (средиземноморской, кавказской, европейской, колхидской), ареалы видов имеют различный генезис (Мазанаева & Askenderov, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009; Литвинчук, 2011; Мазанаева, Туниев, 2011; Боркин, Литвинчук, 2014; Ермаков и др., 2016). Половина видов – тритоны Ланца и Карелина, чесночницы сирийская и обыкновенная – малочисленны, имеют ограниченное распространение и занесены в Красную книгу Республики Дагестан (2009), первые три вида – Красную книгу Российской Федерации (2001).

Различные физико-географические районы Дагестана характеризуются различным видовым составом амфибий. Наиболее высокое их

биоразнообразие характерно для предгорий, где представлены все восемь видов, семь из которых встречаются на послелесных лугах по нижнему краю широколиственных буково-грабовых лесов. В аридных условиях региона одним из факторов, определяющих распространение и локальную численность амфибий, выступает наличие нерестовых водоемов.

Наличие или отсутствие пригодного для нереста водоема с подходящими экологическими условиями, в большинстве случаев являются лимитирующим фактором для обитания амфибий, в том числе, видов, включенных в Красные книги различного ранга. Данная работа посвящена характеристике их нерестилищ в предгорном Дагестане и выделению основных абиотических и биотических факторов, влияющих на их размножение и личиночное развитие.

Материал и методы

Материал для работы был собран в различных водоемах в ходе маршрутных и стационарных исследований в предгорном Дагестане с 2001 по 2016 гг. (рис. 1). Было исследовано 358 водоемов общей площадью 1324034 м² из 72 географических точек (табл. 1), включающих основные типы биотопов в естественных (сухие разнотравно-злаковые и луговые степи, лесостепи, дубовые и буково-грабовые леса, послелесные и остепененные субальпийские луга) и антропогенно-трансформированных ландшафтах (поля овощных посадок, сады и огороды, участки городской и сельской застройки). Под понятием географическая точка нами принята территория с максимальной протяженностью 5 км в любом направлении. Определение различных типов биотопов и ландшафтов проводили по Чиликиной, Шифферс (1962) и Гурлеву (1972). Пункты сбора полевого материала охватывали территорию всех действующих к настоящему времени ООПТ предгорий Дагестана (Джамирзоев и др., 2017).

Сбор и камеральную обработку материала проводили общепринятыми методами прижизненного изучения амфибий (Кузьмин, 1999, 2012). Видовую принадлежность устанавливали на живых особях по внешним морфологическим признакам (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999, 2012). Личинок и головастиков определяли после их фиксации в 4%-ном растворе формалина с последующим рассмотрением внешних морфологических признаков при малом увеличении под стереоскопическим микроскопом (Альтами СМ0745).

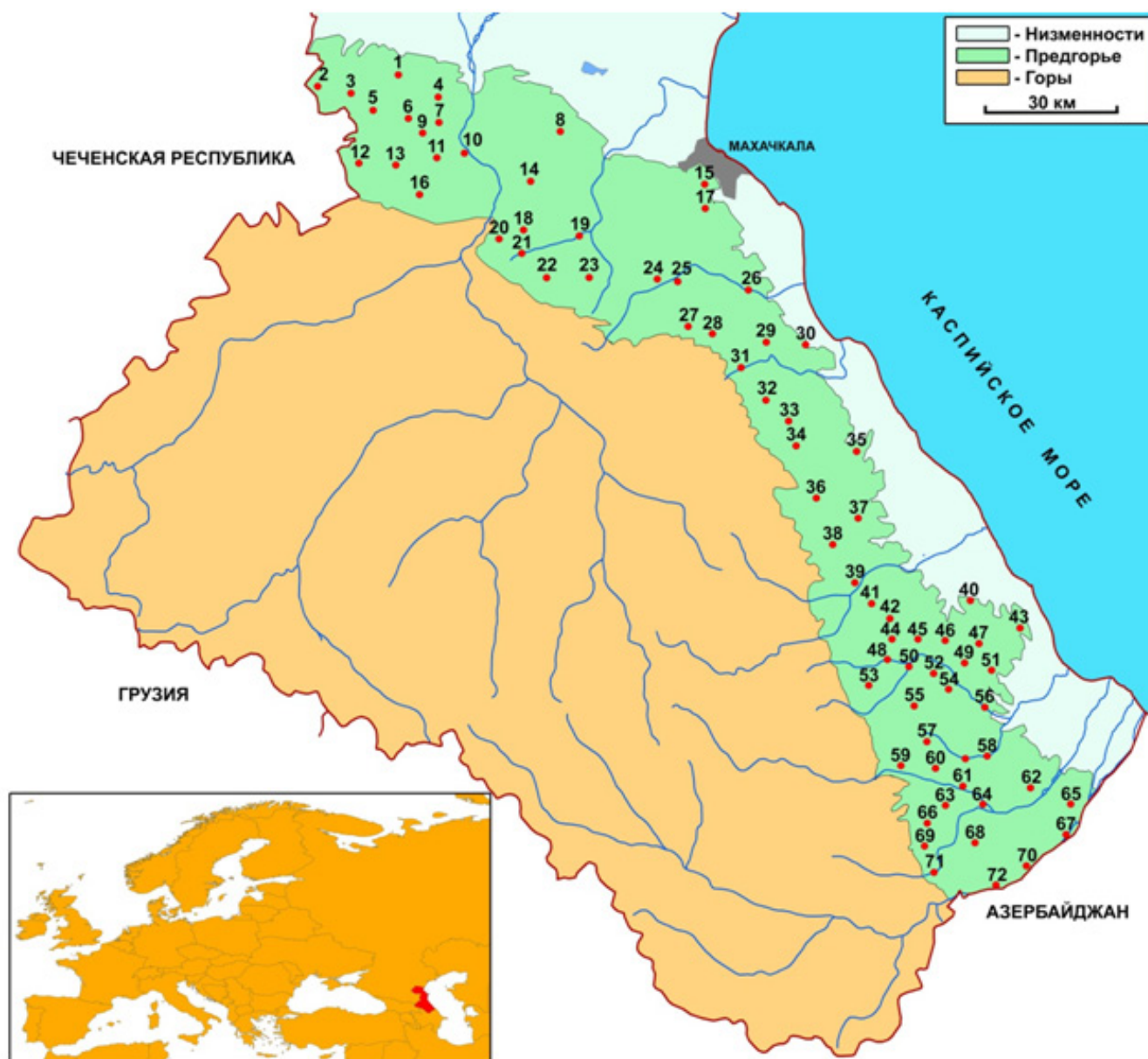


Рис. 1. Пункты сбора полевого материала в предгорьях Дагестана. Список названий локалитетов и их координаты приведены в табл. 1.

Fig. 1. The study area of Dagestan foothills with sampling points. Names of localities and their co-ordinates are listed in Table 1.

Описание нерестилищ проводили общепринятыми методиками (Гаранин, Щербак, 1989; Хейер и др., 2003). При этом обращали внимание на высоту над уровнем моря (измерялась с помощью GPS навигатора Etrex с точностью до 10–20 м), характер происхождения нерестовых водоемов (естественный, или антропогенный), тип (постоянный или временный), площадь, глубина, характер дна, состав береговой и водной растительности.

Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами (Лакин, 1990) с помощью пакетов программ STATISTICA 10 и Microsoft Office Excel 2007. Математическую обработку массива данных для изучения связи абиотических, биотических факторов среды и

нерестилищ амфибий выполняли с применением средств экологического моделирования с помощью канонического анализа соответствий (CCA) (Braak & Smilauer, 2002), с применением программ Microsoft Excel 2010, Canoco 4.5.

Краткая физико-географическая характеристика предгорного Дагестана. Предгорья в Дагестане расположены западнее и юго-западнее Прикаспийской низменности, простираясь дугообразно с северо-запада на юго-восток по периферии горных районов. Постепенно повышаясь в сторону гор, предгорья переходят во внешние склоны довольно высокой непрерывной цепи передовых хребтов (от 1200–1500 м н.у.м. на юго-востоке до 2000–3000 м н.у.м. на северо-западе). На высотах от 150–200 м н.у.м.

до 500–600 м н.у.м. распространены аридные ландшафты (сухие полынные, разнотравно-злаковые и луговые степи, щибляки, сосново-дубовые и дубовые редколесья, лесостепи). На высотах 600–1200 м н.у.м. произрастают предгорные леса (буково-грабовые, местами дубовые) и послелесные луга. Выше 1200 м н.у.м. по верхнему краю широколиственных лесов (буково-грабовых, местами березовых) и послелесных лугов распространены субальпийские луга (с высоты примерно 1800 м н.у.м.). Климат умеренно-континентальный, более прохладный и влажный на северо-западе, более теплый и менее влажный на юго-востоке, с выраженной вертикальной зональностью в распределении его элементов. Среднегодовая температура воздуха в зависимости от высоты над уровнем моря составляет на северо-западе +9.6–10.9°C и на юго-востоке +9.9–11.3°C. Зима, продолжительностью от трех до шести месяцев, в зависимости от высоты, в северо-западной части более холодная и влажная, а в центральной и юго-восточной частях – несколько мягкая и аридная. Средние значения температуры воздуха холодного периода года составляют +0.4–2.4°C. Средняя температура воздуха января варьирует от -10.0°C (гребни передовых хребтов) до -1.9°C (нижние предгорья). Средние значения температуры воздуха теплого и холодного периодов года соответственно составляют +16.1–18.0°C и +0.4–2.4°C. Весна прохладная, с часто повторяющимися заморозками. Продолжительность безморозного периода в зависимости от высоты над уровнем моря составляет 174–214 дней (min 130–176, max 221–270). Безморозный период на юго-востоке в среднем на 2–3 недели больше, чем на северо-западе. Средние температуры воздуха самого теплого месяца достигают +17.6–23.8°C, а абсолютные максимумы +41.0–42.0°C. Осень характеризуется постепенным снижением температуры воздуха, особенно на крайнем юго-востоке. Годовое количество осадков на значительной территории района составляет 400–600 мм, достигая 700–800 мм на северо-западе. Около 50–75% осадков выпадает в теплое время года, постепенно увеличиваясь по мере поднятия в горы и удаления от моря (Чиликина, Шифферс, 1962; Гурлев, 1972; Агаханянц, 1981; Эльдаров, 1984; Атаев, 2014).

Результаты и обсуждение

Изучение распространения и биотопического распределения амфибий в предгорьях

Дагестана показало, что четыре вида являются широко распространенными и многочисленными – восточная квакша, изменчивая жаба, малоазиатская и озерная лягушки. Восточная квакша обитает в лесных массивах и на лесостепных участках вблизи нерестовых водоемов (350–1350 м н.у.м.); образует скопления на осветленных участках буково-грабовых лесов по склонам северной экспозиции (600–1000 м н.у.м.). Изменчивая жаба встречается повсеместно, избегая сплошных лесных массивов. Она многочисленна в степях нижних предгорий (100–400 м н.у.м.). Малоазиатская лягушка обитает в лесных массивах и на субальпийских лугах по верхнему краю лесного пояса. В аридных условиях нижних предгорий ее местообитания приурочены к речным долинам. Наибольшие скопления она образует на послелесных лугах по нижнему краю буково-грабовых лесов (550–850 м н.у.м.). Озерная лягушка населяет берега различных водоемов, проникая местами по речным долинам в субальпийский пояс. Ее скопления наблюдаются по заросшим берегам прудов и озер в пределах степных и лесостепных ландшафтов (100–700 м н.у.м.). К редким и малочисленным видам относятся тритоны Ланца и Карелина, обыкновенная и сирийская чесночницы. Тритон Ланца обитает вблизи пригодных для нереста водоемов, расположенных в широколиственных буковых и буково-грабовых лесах, а также на послелесных лугах (550–1200 м н.у.м.) в северо-западной части предгорий. Тритон Карелина распространен в центральных и юго-восточных предгорьях, населяя лесные и лесостепные ландшафты (400–1300 м н.у.м.) с наличием пригодных для нереста водоемов. Обыкновенная чесночница в пределах предгорий найдена северо-западнее и юго-восточнее г. Махачкала, где обитает в сухих разнотравно-злаковых степях с выходами песчаника на высотах 100–500 м н.у.м. Сирийская чесночница населяет степные, лесостепные и лесные ландшафты (100–1100 м н.у.м.) в центральных и юго-восточных предгорьях. В лесном поясе она обитает, как правило, на послелесных лугах.

Как видно из вышесказанного, наиболее полночленные сообщества амфибий встречаются на послелесных лугах, расположенных по нижнему краю буково-грабовых лесов. Здесь представлено семь видов амфибий из восьми обитающих в предгорьях.

Таблица 1. Распределение амфибий и исследованных нерестилищ в пунктах сбора полевого материала в предгорном Дагестане

Table 1. Distribution of amphibians and investigated spawning water bodies at the collection points of field material in Dagestan foothill

№	Локалитет (населенный пункт)	Высота н.у.м. (м)	Координаты		Виды амфибий в пунктах сбора полевого материала	Количество обследованных водоемов площадью (м ²)			
			N	E		до 50	50–500	500–5000	более 5000
1	Эндирей	300–640	43°09'	46°39'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	1	–	–
2	Шушия	309	43°08'	46°25'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	4	–	–	–
3	Новолакское	450	43°07'	46°28'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
4	Инчха	320–365	43°06'	46°46'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	1	5	2
5	Ленинаул	449	43°05'	46°35'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
	Калининаул	525–680	43°02'	46°33'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	1	–
6	Дылым	728	43°03'	46°42'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	14	5	–	1
	Гостала	510	43°04'	46°41'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	4	1	–	–
7	Хубар	703	43°03'	46°47'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	2	–	–
8	Экибулак	275	43°02'	47°04'	<i>Bv, Pr</i>	–	1	1	–
9	Гуни	892	43°03'	46°41'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	3	2	1	–
10	Ст. Зубутль	298	43°00'	46°49'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
11	Гертма	1190	42°59'	46°46'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	4	–	–
12	Алмак	1156	42°57'	46°31'	<i>Ll, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	6	1	–	–
13	Буртунай	910	42°59'	46°39'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	–	–	–
14	Чиркей	370	42°57'	46°59'	<i>Bv, Pr</i>	–	–	3	1
15	Агачаул	295	42°56'	47°26'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	1
16	Ахсу	1530	42°55'	46°41'	<i>Bv, Rm</i>	–	1	–	–
17	Талги	212	42°52'	47°28'	<i>Bv, Pr</i>	–	–	–	1
18	Ниж. Ишкарты	804	42°50'	46°58'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	2	–	1	–
19	Буйнакск	455	42°49'	47°07'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	3	–	–	–
20	Верх. Каранай	1238	42°49'	46°54'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	–	1	2	2
21	Эрпели	602	42°48'	47°01'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	1	–	–
22	Манасаул	740–1230	42°45'	47°02'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	17	–	–	–
23	Верх. Казанище	854	42°44'	47°08'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	2	–	–
	Ниж. Казанище	504	42°46'	47°10'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
24	Параул	529	42°44'	47°17'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	6	–	–	3
25	Гели	473	42°43'	47°24'	<i>Pf, Ps, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	2	1
26	Карабудахкент	172	42°42'	47°34'	<i>Pf, Ps, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	1	2	2
27	Какакшура	628	42°40'	47°25'	<i>Ps, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	2	2
28	Какамахи	844	42°37'	47°26'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	1	–
29	Гурбуки	413	42°37'	47°48'	<i>Pf, Ps, Ho, Bv, Pr</i>	6	1	6	–
30	Уллубийаул	205	42°34'	47°48'	<i>Ps, Ho, Bv, Pr</i>	2	–	3	1
31	Губден	742	42°33'	47°33'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	–	–	–
32	Кадиркент	631	42°30'	47°37'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	1	–	–
33	Сергокала	544	42°27'	47°39'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	7	–	–	–
34	Мюрого	554	42°24'	47°43'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	13	1	–	1
35	Усемикент	245	42°22'	47°51'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
36	Балтамахи	706	42°17'	47°43'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	–	–	–
37	Башлыкент	319	42°16'	47°51'	<i>Ho, Bv, Pr</i>	2	–	–	1
38	Чумли	537	42°12'	47°45'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	6	–	–	–
39	Маджалис	401	42°07'	47°50'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	6	–	–	–
40	Бильгади	202	42°05'	48°07'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
41	Карацан	510	42°00'	47°52'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	–	–	–
42	Джибахни	468	42°03'	47°54'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	3	1	–	–
	Джавгат	415	42°02'	47°56'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
43	Джалган	657	42°02'	48°15'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
44	Гурхун	621	42°01'	47°55'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	1	–	2
	Хустиль	661	42°00'	47°56'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	6	–	–	–

№	Локалитет (населенный пункт)	Высота н.у.м. (м)	Координаты		Виды амфибий в пунктах сбора полевого материала	Количество обследованных водоемов площадью (м ²)			
			N	E		до 50	50–500	500–5000	более 5000
45	Дюбек	197	42°04'	48°00'	<i>Tk, Ps, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	1	1	1
	Ерси	600–700	41°58'	48°00'	<i>Tk, Ps, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	11	20	1	1
	Татиль	690	42°00'	47°59'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	2	–	–
46	Дарваг	262	42°01'	48°03'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	–	–	1
47	Мугарты	413	41°59'	48°09'	<i>Ho, Bv, Pr</i>	2	–	–	–
48	Хурик	750–880	41°59'	47°54'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	1	–	–
	Гурик	741	41°57'	47°55'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
49	Марага	450	41°58'	48°07'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	5	–	–	–
50	Н. Лидже	450–500	41°58'	48°00'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	–	–	–
	Арак	732	41°57'	47°59'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	2	1	–	–
	Хучни	663	41°57'	47°56'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	6	–	–	–
51	Гелинботан	269	41°57'	48°10'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	1	2	–
52	Цанак	558	41°56'	48°02'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
53	Кувлиг	1166	41°55'	47°51'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	–	–	1	–
	Гуми	1070	41°53'	47°52'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	–	1	–	–
	Халаг	986	41°54'	47°52'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	–	1	–	–
54	Тинит	523	41°54'	48°02'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	1	–
	Фиргиль	617	41°55'	48°01'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
55	Куркак	1178	41°54'	47°58'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	–	1	–	–
56	Чулат	222	41°53'	48°09'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
	Гюхряг	188	41°51'	48°10'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	3	–	–	–
57	Межгюль	952	41°48'	48°00'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
58	Корчаг	355	41°46'	48°08'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
59	Хив	950	41°45'	47°56'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
60	Конциль	895	41°45'	48°01'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
61	Алкадар	647	41°43'	48°04'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
62	Герейханово	396	41°42'	48°16'	<i>Ho, Bv, Pr</i>	–	1	–	–
63	Цмур	646	41°41'	48°03'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	4	–	–	–
	Качалкент	672	41°40'	48°02'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	4	–	–	–
64	Касумкент	450	41°41'	48°09'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	–	1	–	–
65	Гапцах	331	40°42'	48°24'	<i>Ho, Bv, Pr</i>	–	1	–	–
66	Мехгерг	840	41°40'	48°00'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	3	–	–	–
67	Магарамкент	369	41°36'	48°21'	<i>Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
68	Улугатак	775	41°36'	48°07'	<i>Tk, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	1	1	–	–
69	Ругун	1058	41°35'	47°59'	<i>Tk, Ps, Ho, Bv, Rm, Pr</i>	–	–	–	2
70	Гильяр	490	41°33'	48°15'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
71	Хорель	539	41°32'	48°12'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
72	Мугерган	780	41°31'	48°10'	<i>Bv, Rm, Pr</i>	1	–	–	–
Всего						234	62	36	26
						358			

Примечание: *Ll* – тритон Ланца *Lissotriton lantzi*; *Tk* – тритон Карелина *Triturus karelinii*; *Pf* – обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*; *Ps* – сирийская чесночница *Pelobates syriacus*; *Ho* – восточная квакша *Hyla orientalis*; *Bv* – изменчивая жаба *Bufo varibilis*; *Rm* – малоазиатская лягушка *Rana. macrocnemis*; *Pr* – озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*.

По полученным данным в преобладающем большинстве предгорных ООПТ (в 16 из 18) редкие виды не представлены (табл. 2). На территории Сарыкумских барханов заповедника «Дагестанский» обыкновенная и сирийская чесночницы отмечены лишь в охранной зоне у подножья хребта Наратгюбе. Ввиду небольшой площади этого участка заповедника и его

охранной зоны, а также недостатка нерестовых водоемов на его территории, здесь невозможно гарантированное длительное сохранение устойчивых популяций этих видов. В заказнике «Касумкентский» на популяции тритона Карелина и сирийской чесночницы оказывают негативное воздействие очаговые вырубки леса и осушение местным населением мелких лесных озер.

Таблица 2. Распространение амфибий на ООПТ предгорий Дагестана
Table 2. Distribution of amphibians in the Protected Areas of the Dagestan foothills

ООПТ	*Локалитеты (№)	Площадь (км ²)	Виды								
			<i>Lissotriton lantzi</i>	<i>Triturus karelinii</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Pelobates syriacus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Bufo variabilis</i>	<i>Rana macronemis</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Всего
Заповедник федерального значения											
Участок Сарыкумские барханы заповедника «Дагестанский»	–	17.51	–	–	+	+	–	+	–	+	4
Заказники регионального значения											
Андрейаульский	1	219.3	–	–	–	–	+	+	+	+	4
Мелештинский	16	225	–	–	–	–	–	+	+	+	3
Каякентский	35	145	–	–	–	–	+	+	+	+	4
Дешлагарский	34, 36	305	–	–	–	–	+	+	+	+	4
Касумкентский	63, 66, 69	260	–	+	–	+	+	+	+	+	6
Памятники природы регионального значения											
Алмакский каньон	–	Более 5	–	–	–	–	+	+	+	+	4
Казанищенский	22, 23	60	–	–	–	–	+	+	+	+	4
Тарки-Тау	–	22.43	–	–	–	–	–	+	–	+	2
Талгинская долина	–	Около 15	–	–	–	–	–	+	–	+	2
Озеро Ах-Коль	–	Около 0.5	–	–	–	–	–	+	–	+	2
Скала Кавалер-батарея	–	Менее 0.01	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Скала-мемориал «Профиль Пушкина»	–	Около 0.1	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Пещера Дюрк	–	Около 0.01	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Кужникский природный мост	–	Около 0.03	–	–	–	–	–	–	+	–	1
Цанакское чинаровое дерево	–	Менее 0.01	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Платаны Ньютога	–	Менее 0.01	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Природный парк регионального значения											
Джалган	43	21.96	–	–	–	–	+	+	+	+	4
Всего		1296.87	0	1	1	2	7	17	9	12	Всего

Примечание: цифрами обозначены локалитеты, перечисленные в табл. 1.

Исследование нерестилищ амфибий в юго-восточных предгорьях показало, что водоемы площадью более 5000 м² (пруды, водохранилища и озера) составляют наименьшее число (7.3% от общего числа) и большинство их находится на высотах 600–1200 м н.у.м. (см. табл. 1). Их питание проходит за счет атмосферных осадков, грунтовых вод; более половины из них (60.7%) являются проточными. Водоемы площадью 500–5000 м² и 50–500 м² (пруды и озера) составляют небольшую часть от числа исследованных нерестилищ (10.1% и 17.0%, соответственно). Большая часть первых (78.7%) находится на высотах 600–1200 м н.у.м., вторых (72.2%) – на высотах 150–600 м н.у.м. Питание они получают при таянии снега, от атмосферных осадков и грунтовых вод. Около половины

из них являются проточными. Все непроточные и часть проточных нерестилищ, в зависимости от погодных условий, пересыхают с середины июня до конца августа. Водоемы площадью до 50 м² (лужи, озерца, пруды, родники, заводи ручьев и небольших речек) составляют наибольшую часть нерестилищ (65.6%) в предгорьях. Значительная часть их образуется в естественных понижениях местности в результате таяния снега и накопления дождевой воды. Большинство этих водоемов (69.6%) расположено на высотах 600–1200 м н.у.м. Все они, за редким исключением (некоторые проточные), пересыхают с начала мая до середины июня.

Таким образом, большая часть обследованных водоемов в предгорьях представлена в поясе широколиственных буково-грабовых лесов

и в их окрестностях (600–1200 м н.у.м.), где выявлены наиболее полночленные сообщества амфибий. Большая часть нерестилищ имеет антропогенное происхождение (табл. 3) и используется для водопоя скота и орошения.

Нерестовые водоемы и их избирательность различными видами амфибий изучалась по следующим характеристикам: зарастание, глубина, проточность и затененность.

Зарастание. По степени зарастания все обследованные нерестовые водоемы были условно разделены на три группы: с зарастанием до 25% (слабо заросшие), 25–75% (средне заросшие) и более 75% (сильно заросшие) (табл. 4). Тритоны Ланца и Карелина чаще нерестятся в заросших водоемах, менее предпочтительны для них слабо заросшие водоемы. Обыкновенная чесночница отмечена в средне и сильно заросших водоемах. Сирийская чесночница наиболее часто выбирает для размножения средне и сильно заросшие водоемы. Малозаросшие водоемы для нее менее предпочтительны. Вос-

точная квакша наиболее часто нерестится в сильно и средне заросших водоемах. Изменчивая жаба, малоазиатская и озерная лягушки характеризуются отсутствием избирательности к водоемам по степени их зарастания. Они нерестятся во всех доступных водоемах независимо от степени их зарастания.

Глубина водоема. В зависимости от глубины, все обследованные нерестовые водоемы были условно разделены на четыре группы: глубиной до 20 см, 20–50 см, 50–100 см и более 100 см (табл. 5). Тритоны Ланца и Карелина чаще всего встречаются в водоемах глубиной 50–100 см. Головастики обыкновенной и сирийской чесночниц были отмечены в водоемах глубиной более 50 см. Нерестилища глубиной менее 50 см эти виды избегают. Восточная квакша и озерная лягушка предпочитают нереститься в водоемах глубиной более 20 см. Изменчивая жаба и малоазиатская лягушка нерестятся во всех доступных водоемах независимо от их глубины.

Таблица 3. Исследованные нерестовые водоемы естественного и антропогенного происхождения с различной площадью в предгорном Дагестане

Table 3. The studied spawning water bodies of natural and anthropogenic origin of different areas in the Dagestan foothills

Происхождение	Количество обследованных водоемов площадью (м ²)			
	до 50 м ²	50–500 м ²	500–5000 м ²	более 5000 м ²
Естественное (%)	37.9	70.5	11.1	25.9
Антропогенное (%)	62.1	29.5	88.9	74.1
Всего (N)	235	61	36	26

Таблица 4. Доля используемых амфибиями нерестовых водоемов с различной степенью зарастания в предгорном Дагестане (%)

Table 4. The share of spawning water bodies used by amphibians with different levels of overgrowing in the Dagestan foothills (%)

Степень зарастания	Водоемы		Виды амфибий							
	Кол-во	%	<i>Lissotriton lantzi</i>	<i>Triturus karelinii</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Pelobates syriacus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Bufoetes variabilis</i>	<i>Rana. macrocnemis</i>	<i>Pelophylax. ridibundus</i>
до 25%	85	23.7	<u>1</u> 1.2	<u>4</u> 4.7	<u>0</u> 0	<u>5</u> 5.9	<u>41</u> 48.2	<u>60</u> 70.6	<u>63</u> 74.1	<u>65</u> 76.5
25–75%	201	56.2	<u>7</u> 3.5	<u>12</u> 6.0	<u>2</u> 1.0	<u>18</u> 9.0	<u>124</u> 61.7	<u>148</u> 73.6	<u>159</u> 74.1	<u>175</u> 87.1
более 75%	72	20.1	<u>4</u> 5.6	<u>15</u> 20.8	<u>1</u> 1.4	<u>12</u> 16.7	<u>57</u> 79.2	<u>46</u> 63.9	<u>66</u> 91.7	<u>65</u> 90.3

Примечание: над чертой – число нерестовых водоемов, под чертой – их доля для каждого типа водоема по степени зарастания.

Таблица 5. Доля используемых амфибиями нерестовых водоемов различной глубины в предгорном Дагестане (%)
Table 5. The share of spawning water bodies used by amphibians with different depths in the Dagestan foothills (%)

Глубина	Водоемы		Виды амфибий							
	Кол-во	%	<i>Lissotriton lantzi</i>	<i>Triturus karelinii</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Pelobates syriacus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Bufo variabilis</i>	<i>Rana macrocnemis</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>
Менее 20 см	35	9.8	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{17}{48.6}$	$\frac{26}{74.3}$	$\frac{27}{77.1}$	$\frac{23}{65.7}$
20–50 см	211	58.9	$\frac{2}{0.9}$	$\frac{4}{1.9}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{3}{1.4}$	$\frac{134}{63.5}$	$\frac{156}{73.9}$	$\frac{174}{82.5}$	$\frac{173}{82.0}$
50–100 см	79	22.1	$\frac{9}{11.4}$	$\frac{26}{32.9}$	$\frac{2}{2.5}$	$\frac{23}{29.1}$	$\frac{54}{68.3}$	$\frac{42}{53.2}$	$\frac{64}{81.0}$	$\frac{76}{96.2}$
Более 100 см	33	9.2	$\frac{1}{3.0}$	$\frac{1}{3.0}$	$\frac{1}{3.0}$	$\frac{9}{27.3}$	$\frac{17}{51.5}$	$\frac{30}{90.9}$	$\frac{23}{69.7}$	$\frac{33}{100.0}$

Примечание: над чертой – число используемых для нереста водоемов, под чертой – их доля от всех водоемов соответствующей глубины.

Проточность. В зависимости от проточности, все обследованные нерестовые водоемы были условно разделены на две группы: проточные и непроточные (табл. 6). Тритон Ланца отличается от всех видов тем, что размножается только в водоемах со стоячей водой. Тритон Карелина, как правило, выбирает проточные водоемы и лишь редко нерестится в стоячих водоемах. То же самое характерно для обыкновенной и сирийской чесночницы. А восточная квакша, изменчивая жаба, малоазиатская и озерная лягушки нерестятся во всех доступных водоемах, независимо от их проточности.

Затененность. По степени затененности все нерестовые водоемы были условно разделены на три группы: затененные до 25%, 25–75% и более 75% (табл. 7). Тритоны Ланца и Карелина, как правило, нерестятся в водоемах с затененностью более 25%. Обыкновенная и сирийская чесночницы предпочитают незатененные водоемы, но изредка вторая нерестится и в затененных водоемах. Изменчивая жаба как вид, приуроченный к открытым ландшафтам, размножается в незатененных и слабо затененных водоемах. Восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки нерестятся во всех доступных водоемах независимо от уровня их затененности.

Анализ комплекса факторов. Результаты канонического анализа соответствия позволили установить, что в заданных экологических условиях нерестилищ амфибии сгруппировались в кластеры таксономически близких видов (тритон Ланца – тритон Карелина; обыкновен-

ная чесночница – сирийская чесночница) или сходных, по отдельным экологическим параметрам (изменчивая жаба – озерная лягушка; восточная квакша – малоазиатская лягушка) (рис. 2). Основными экологическими факторами, определяющими выбор нерестилищ различными видами амфибий ($p = 0.001$) являются: затененность, глубина, проточность и зарастание (табл. 8). Остальные факторы, такие как «Ландшафт», «Биотоп» и «Площадь» включающие в себя совокупность различных экологических факторов в водоеме и прибрежной территории не оказали статистически значимого ($p > 0.001$) влияния на амфибий (табл. 8).

В результате проведенного исследования выяснилось, что наименее требовательны к параметрам нерестовых водоемов изменчивая жаба и малоазиатская лягушка, а наиболее требовательны – тритоны Ланца и Карелина, обыкновенная и сирийская чесночницы. Тритон Ланца в качестве нерестилищ предпочитает непроточные водоемы, расположенные в сомкнутой части леса, глубиной 50–100 см, с хорошо развитой водной растительностью. Тритон Карелина чаще выбирает водоемы с теми же параметрами, но с проточной водой. Обыкновенная чесночница предпочитает незатененные проточные водоемы глубиной 50–100 см, с хорошо развитой водной растительностью. Сирийская чесночница чаще всего нерестится в наиболее глубоких незатененных проточных водоемах. Восточная квакша предпочитает затененные проточные водоемы различной глубины с хорошо развитой водной растительностью.

Таблица 6. Доля используемых амфибиями нерестилищ со стоячей и проточной водой в предгорном Дагестане (%)
Table 6. The share of spawning areas used by amphibians with lacustrine and streaming waters in the Dagestan foothills (%)

Проточность	Водоёмы		Виды амфибий							
	Кол-во	%	<i>Lissotriton lantzi</i>	<i>Triturus karelinii</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Pelobates syriacus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Bufo variabilis</i>	<i>Rana. macrocnemis</i>	<i>Pelophylax. ridibundus</i>
Проточные	92	25.7	<u>0</u> 0	<u>20</u> 21.7	<u>2</u> 2.2	<u>17</u> 18.5	<u>62</u> 67.4	<u>63</u> 68.5	<u>72</u> 78.3	<u>87</u> 94.6
Непроточные	266	74.3	<u>12</u> 4.5	<u>11</u> 4.1	<u>1</u> 0.4	<u>18</u> 6.8	<u>160</u> 60.2	<u>191</u> 71.8	<u>216</u> 81.2	<u>218</u> 81.9

Примечание: над чертой – число используемых для нереста водоёмов, под чертой – их доля от всех водоёмов соответствующей проточности.

Таблица 7. Доля используемых амфибиями нерестилищ с различным уровнем затененности в предгорном Дагестане (%)
Table 7. The share of spawning areas used by amphibians with different levels of shade in the Dagestan foothill (%)

Уровень затененности (%)	Водоёмы		Виды амфибий							
	Кол-во	%	<i>Lissotriton lantzi</i>	<i>Triturus karelinii</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Pelobates syriacus</i>	<i>Hyla orientalis</i>	<i>Bufo variabilis</i>	<i>Rana. macrocnemis</i>	<i>Pelophylax. ridibundus</i>
до 25	263	73.4	<u>2</u> 0.8	<u>8</u> 3.0	<u>3</u> 1.1	<u>34</u> 12.9	<u>131</u> 49.8	<u>244</u> 92.8	<u>194</u> 73.8	<u>237</u> 90.1
25–75	21	5.9	<u>2</u> 9.5	<u>7</u> 33.3	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>19</u> 90.5	<u>10</u> 47.6	<u>20</u> 95.2	<u>20</u> 95.2
более 75	74	20.7	<u>8</u> 10.8	<u>16</u> 21.6	<u>0</u> 0	<u>1</u> 1.4	<u>72</u> 97.3	<u>0</u> 0	<u>74</u> 100.0	<u>48</u> 64.9

Примечание: над чертой – число используемых для нереста водоёмов, под чертой – их доля от всех водоёмов соответствующего уровня затененности.

Таблица 8. Результаты пошагового регрессионного анализа методом Монте-Карло, объясняющие экологические переменные среды в каноническом анализе соответствий (CCA)

Table 8. Summary of Monte-Karlo test for environmental variables in the CCA

Фактор	Параметры		
	λ_A	P	F
Затененность	0.18	0.001	71.96
Глубина	0.06	0.001	21.95
Проточность	0.02	0.001	9.52
Зарастание	0.02	0.001	7.22
Биотоп	0.00	0.145	1.61
Ландшафт	0.00	0.327	1.13
Площадь	0.00	0.726	0.27

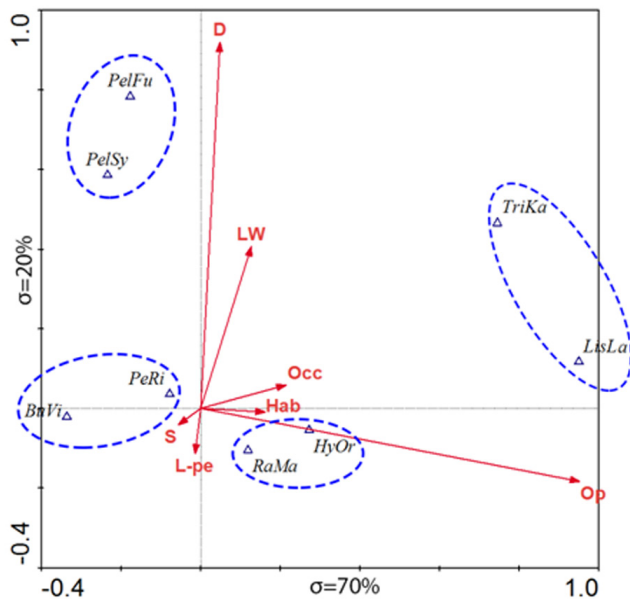


Рис. 2. Ординационная диаграмма с использованием метода ССА (биplot) нерестилищ амфибий предгорного Дагестана, вдоль основных экологических факторов: Op – затененность; D – глубина; LW – проточность; Occ – зарастание; Hab – биотоп; L – ландшафт; S – площадь. Коды видов амфибий: LisLa – *Lissotriton lantzi*; TriKa – *Triturus karelinii*; PelFu – *Pelobates fuscus*; PelSy – *Pelobates syriacus*; HyOr – *Hyla orientalis*; BuVa – *Bufotes variabilis*; RaMa – *Rana macrocnemis*; PeRi – *Pelophylax ridibundus*.

Fig. 2. CCA ordination diagram (biplot) amphibian spawning areas in the Dagestan foothills. Codes of environmental factors: Op – shadiness; D – depth; LW – flowage of water; Occ – overgrowing; Hab – habitat; L – landscape; S – area. Codes of species: LisLa – *Lissotriton lantzi*; TriKa – *Triturus karelinii*; PelFu – *Pelobates fuscus*; PelSy – *Pelobates syriacus*; HyOr – *Hyla orientalis*; BuVa – *Bufotes variabilis*; RaMa – *Rana macrocnemis*; PeRi – *Pelophylax ridibundus*.

Изменчивая жаба нерестится в незатененных проточных и непроточных водоемах различной глубины, независимо от степени их зарастания водной растительностью. Малоазиатская лягушка предпочитает проточные и непроточные водоемы различной глубины и затененности с хорошо развитой водной растительностью. Озерная лягушка чаще всего нерестится в глубоких (более 100 см) водоемах с разной степенью затененности и с хорошо развитой водной растительностью.

Заключение

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что число нерестилищ, имеющих определяющее значение в плане сохранения редких и широко распространенных видов амфибий в предгорном Дагестане, ограничено, что связано с аридными природно-

климатическими условиями региона. Все эти водоемы подвержены антропогенному прессу. Многие нерестилища, находящиеся вблизи животноводческих ферм, загрязняются продуктами животноводства, в окрестностях или в пределах населенных пунктов – бытовым мусором и сточными водами. Активное использование населением в последние годы синтетических моющих средств привело к сокращению численности земноводных в окрестностях преобладающего большинства населенных пунктов. В последние десятилетия многие небольшие водоемы в предгорьях были осушены: засыпаны под огороды. Все это приводит к подрыву численности как редких, так и обычных видов. Анализ параметров водоемов позволил выявить оптимальные водоемы, которые могут способствовать сохранению не только редких видов, но и сообществ амфибий.

Наши данные могут быть также рекомендованы для развития сети ООПТ Республики Дагестан, для создания искусственных нерестилищ амфибий, что особенно актуально в аридных условиях региона. Так только в четырех из десяти локалитетов, приходящихся на особо охраняемые территории, обитали виды из Красной книги России. Существующая в районе исследования сеть ООПТ требует дополнения путем создания объектов в локалитетах, где обнаружены виды, включенные в Красную книгу России.

В целях сохранения наиболее полночленных сообществ, а также реликтовых популяций амфибий в предгорном Дагестане необходимо продолжить детальное и количественное изучение экологических требований видов: параметров предпочитаемых ими водоемов, их выживаемость в разных условиях, динамику численности и факторов, влияющих на нее. Эти данные позволят более предметно изучить причины падения их численности. Учитывая, что возрастающая антропогенная нагрузка на природу – это основная причина сокращения популяций амфибий, мы также рекомендуем организовать их территориальную охрану в предгорьях. Большая часть существующих ООПТ в республике, в том числе в предгорьях, была создана с целью сохранения, восстановления, воспроизводства и рационального использования охотничьих, а также редких видов млекопитающих и птиц. При их организации не учитывалось распространение низших тетрапод, включая редких видов амфибий, а также

насекомых и других беспозвоночных животных. При расширении сети ООПТ республики необходимо создать в предгорьях заказники с ограниченной хозяйственной деятельностью. Считаем, что наиболее оптимальной территорией для их создания в северо-западных предгорьях является участок буково-грабового леса с послелесными лугами между с. Дылым, Гуни и Гостала Казбековского района, площадью 3 км². Он будет способствовать сохранению реликтовой популяции тритона Ланца и других видов земноводных. В юго-восточных предгорьях для сохранения популяций тритона Карелина, сирийской чесночницы и других видов амфибий необходимо создать ООПТ, включив в него участок буково-грабового леса с послелесными лугами между с. Ерси, Дюбек и Татиль Табасаранского района, площадью 7.9 км². В центральных предгорьях сохранению популяций почти всех видов амфибий будет способствовать создание ООПТ с включением в него части хребта Карабурун от с. Карабудакхент до г. Избербаш (включая долину р. Количи), площадью около 90 км². В настоящее время эти территории используются местным населением в качестве пастбищ и сенокосных участков. Здесь находятся нерестилища почти всех видов амфибий, обитающих в Дагестане. Создание ООПТ на этих территориях будет способствовать сохранению нерестилищ и соответственно популяций амфибий республики. Помимо всего прочего, на наш взгляд, необходимо проведение просветительской работы с местным населением.

Литература

- Агаханянц О.Е. 1981. Аридные горы СССР. Природа и географические модели флорогенеза. М.: Мысль. 270 с.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.
- Аскендеров А.Д. 2017. Земноводные Дагестана: распространение, экология, охрана. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Махачкала. 223 с.
- Аскендеров А.Д. 2014. Симпатрическое обитание земноводных в восточных предгорьях Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. №52. С. 52–58.
- Атаев З.В. 2014. Ландшафтные районы Предгорного Дагестана // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. №2(2). С. 317–320.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2014. Зоогеография северного полушария и амфибии: Палеарктика и Nearктика или Голарктика? // Труды Зоологического института. Т. 318(4). С. 433–485.
- Гаранин В.И., Щербак Н.Н. 1989. Изучение биотопов // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Н.Н. Щербак (отв. ред.). Киев: Изд-во АН УССР. С. 110–116.
- Гурлев И.А. 1972. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Дагучпедгиз. 212 с.
- Джамирзоев Г.С., Букреев С.А., Атаев З.В., Абдулаев К.А. 2017. Особо охраняемые природные территории Дагестана и их значение для сохранения ландшафтного разнообразия региона // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Серия Естественные и точные науки. Т. 11(4). С. 19–28.
- Ермаков О.А., Файзулин А.И., Аскендеров А.Д., Иванов А.Ю. 2016. Молекулярно-генетическая характеристика озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* Республики Дагестан (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18(5). С. 94–97.
- Красная книга Республики Дагестан. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Махачкала: Дагучпедгиз, 2009. 552 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: АСТ Астрель, 2001. 864 с.
- Кузнецов В.А., Ручин А.Б. 2001. Влияние колебаний рН и освещенности на рост и развитие озерной лягушки *Rana ridibunda* // Зоологический журнал. Т. 80(10). С. 1246–1251.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Кузьмин С.Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Литвинчук С.Н. 2011. Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий Северной Палеарктики // Вопросы герпетологии: Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург. С. 154–161.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Европейский дом. 592 с.
- Мазанаева Л.Ф., Туниев Б.С. 2011. Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. Т. 11(1/2). С. 55–76.
- Николаев В.И. 2007. Некоторые особенности экологии амфибий в условиях болот Верхневолжья // Зоологический журнал. Т. 86(9). С. 1113–1118.
- Ручин А.Б. 2000. Влияние колебаний освещенности на рост молоди некоторых видов рыб и личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. Т. 79(11). С. 1331–1336.

- Ручин А.Б. 2004. Изучение действия температуры и освещенности на рост и развитие личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. Т. 83(12). С. 1463–1467.
- Ручин А.Б., Лобачев Е.А. 2005. Влияние монохроматического света на рост и развитие личинок озерной лягушки (*Rana ridibunda*) // Современные наукоемкие технологии. №8. С. 13–17.
- Смирнов Н.А. 2013. К экологии *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) на территории Прикарпатья (Украина) // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. СПб.: ЗИН РАН. С. 137–140.
- Туниев Б.С., Береговая С.Ю. 1986. Симпатрические амфибии тисо-самшитовой рощи // Систематика и экология амфибий и рептилий. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 157. С. 136–151.
- Файзулин А.И. 2010. Анализ кислотности (рН) нерестовых водоемов как параметр экологической ниши бесхвостых земноводных (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 1(1). С. 122–125.
- Хейер В.Р., Доннели М.А., Мак-Дайермид Р.В., Хейек Л.-Э.С., Фостер М.С. 2003. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: Товарищество научных изданий КМК. 380 с.
- Чиликина Л.Н., Шифферс Е.В. 1962. Карта растительности ДАССР с объяснительным текстом. М.; Л.: АН СССР. 94 с.
- Эльдаров М.М. 1984. Физическая география предгорного Дагестана // Межвузовский сборник научных трудов. Ростов-на-Дону: РГПИ. 136 с.
- Beebee T.J.C. 1981. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements // Biological Conservation. Vol. 21(2). P. 127–139. DOI: 10.1016/0006-3207(81)90075-6
- Beebee T.J.C. 1983. Habitat selections by amphibians across an agricultural landheathland transect in Britain // Biological Conservation. Vol. 27(2). P. 111–124. DOI: 10.1016/0006-3207(83)90083-6
- Braak C.J., Smilauer P. 2002. Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). USA: Microcomputer Power Ithaca. 500 p.
- Fominykh A.S. 2008. An experimental study on the effect of alkaline water pH on the dynamics of amphibian larval development // Russian Journal of Ecology. Vol. 39(2). P. 145–147. DOI: 10.1134/S1067413608020124
- Griffiths R.A., Sewell D., McCrea R.S. 2010. Dynamics of a declining amphibian metapopulation: survival, dispersal and the impact of climate // Biological Conservation. Vol. 143(2). P. 485–491. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.11.017
- Konstantinov A.S., Vechkanov V.S., Kuznetsov V.A., Ruchin A.B. 2000. Variations in the abiotic environment as a prerequisite for optimal *Rana temporaria* L. larval development // Doklady Biological Sciences 371: 182–185.
- Marsh D.M., Trenham P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation // Conservation Biology. Vol. 15(1). P. 40–49. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2001.00129.x
- Mazanaeva L.F. 2000. The distribution of Amphibians in Dagestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 5 / L.S. Kuzmin, N. Atkinson (Eds.). Sophia: Pensoft. P. 141–156.
- Mazanaeva L.F., Askenderov A.D. 2007. New data on the distribution of eastern spadefoot, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889, and common spadefoot, *Pelobates fuscus*, Laurenti, 1768 in Dagestan (the North Caucasus) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 14. P. 161–166.
- Ruchin A.B. 2003. Effect of monochromatic light on the growth and development of brown frog (*Rana temporaria* L.) larvae // Biology Bulletin. Vol. 30(5). P. 482–484. DOI: 10.1023/A:1025898519474
- Semenov D.V., Leontyeva O.A., Pavlinov I.J. 2000. Analysis of the environmental determinants of the amphibian (Vertebrata: Amphibia) distribution on the urbanized territories in Moscow City // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series. Vol. 105(2). P. 3–9.
- Smith M.A., Green D.M. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? // Ecography. Vol. 28(1). P. 110–128. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.04042.x
- Tarkhnishvili D.N. 1996. The distribution and ecology of the amphibians of Georgia and the Caucasus: a biogeographical analysis // Zeitschrift fur Feldherpetologie. Vol. 3. P. 167–196.
- Tarkhnishvili D.N., Gokhelasvili R.K. 1999. The Amphibians of the Caucasus // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 4 / D.N. Tarkhnishvili, R.K. Gokhelasvili, D.N. Tarkhnishvili, R.K. Gokhelasvili (Eds.). Sofia; Moscow: Pensoft. 240 p.
- Vershinin V.L. 1995. Complex of Amphibia Species in Ecosystems of a Big Industrial City // Russian Journal of Ecology 26(4): 273–280.

References

- Abdurakhmanov G.M. (Ed.). 2009. *Red Data Book of the Republic of Dagestan*. Makhachkala: Daguchpedgis. 552 p. [In Russian]
- Agakhanyants O.E. 1981. *Arid mountains of the USSR. Nature and geographical models of florogenesis*. Moscow: Mysl. 270 p. [In Russian]
- Ananjeva N.B., Borkin L.J., Darevsky I.S., Orlov N.L. 1998. *Amphibians and reptiles. Encyclopedia of the Russian Nature*. Moscow: ABF. 576 p. [In Russian]
- Askenderov A.D. 2014. Sympatric habitat of amphibians in the eastern foothills of Dagestan. *Herald of the Dagestan Scientific Center* 52: 52–58. [In Russian]
- Askenderov A.D. 2017. *Amphibians of Dagestan: distribution, ecology, conservation*. PhD Thesis. Makhachkala. 223 p. [In Russian]
- Ataev Z.V. 2014. Landscapes of Piedmont Dagestan. *Actual problems of the humanities and natural sciences* 2(2): 317–320. [In Russian]

- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K., Shcherbak N.N. 1977. *The determinant of amphibians and reptilians of the USSR fauna*. Moscow: Prosveshchenie. 415 p. [In Russian]
- Beebee T.J.C. 1981. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements. *Biological Conservation* 21(2): 127–139. DOI: 10.1016/0006-3207(81)90075-6
- Beebee T.J.C. 1983. Habitat selections by amphibians across an agricultural landheathland transect in Britain. *Biological Conservation* 27(2): 111–124. DOI: 10.1016/0006-3207(83)90083-6
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N. 2014. Zoogeography of the Northern Hemisphere and Amphibia: the Palearctic and the Non-Arctic or Holarctic? *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 318(4): 433–485. [In Russian]
- Braak C.J., Smilauer P. 2002. *Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. USA: Microcomputer Power Ithaca. 500 p.
- Chilikina L.N., Shiffers E.V. 1962. Map of the vegetation of DASSR with an explanatory text. Moscow; Leningrad: AS USSR. 94 p. [In Russian]
- Dzhamirzoev G.S., Bukreev S.A., Ataev Z.V., Abdulaev K.A. 2017. Specially Protected National Areas of Dagestan and Their Value for Saving Landscape Diversity of the Region. *Dagestan State Pedagogical University. Journal. Natural and Exact Sciences* 11(4): 19–28. [In Russian]
- Eldarov M.M. 1984. Physical geography of foothill Dagestan. In: *Interuniversity collection of publications*. Rostov-on-Don: RSPI. 136 p. [In Russian]
- Ermakov O.A., Fayzulin A.I., Askenderov A.D., Ivanov A.Yu. 2016. Molecular-genetic characteristics of marsh frog from the republic of Dagestan (based on mitochondrial and nuclear DNA data). *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 18(5): 94–97. [In Russian]
- Fayzulin A.I. 2010. Acidity analysis (pH) of spawning reservoirs as the ecological niche parameter of anurans of the Middle Volga. *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 1(1): 122–125. [In Russian]
- Fominykh A.S. 2008. An experimental study on the effect of alkaline water pH on the dynamics of amphibian larval development. *Russian Journal of Ecology* 39(2): 145–147. DOI: 10.1134/S1067413608020124
- Garanin V.I., Shcherbak N.N. 1989. Studies biotopes. Guide to the study of amphibians and reptiles. In: N.N. Shcherbak (Ed.): *Guide to the study of amphibians and reptiles*. Kiev: AS of Ukrainian SSR Publishing House. P. 110–116. [In Russian]
- Griffiths R.A., Sewell D., McCrea R.S. 2010. Dynamics of a declining amphibian metapopulation: survival, dispersal and the impact of climate. *Biological Conservation* 143(2): 485–491. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.11.017
- Gurlev I.A. 1972. *Natural zones of Dagestan*. Makhachkala: Daguchpedgis. 212 p. [In Russian]
- Heyer V.R., Donnelly M.A., McDyerimid R.V., Heyek L.-E.S., Foster M.S. 2003. *Measurement and monitoring of biological diversity: standard methods for amphibians*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 380 p. [In Russian]
- Konstantinov A.S., Vechkanov V.S., Kuznetsov V.A., Ruchin A.B. 2000. Variations in the abiotic environment as a prerequisite for optimal *Rana temporaria* L. larval development. *Doklady Biological Sciences* 371: 182–185.
- Kuzmin S.L. 1999. *Amphibians of the former Soviet Union*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 298 p. [In Russian]
- Kuzmin S.L. 2012. *Amphibians of the former Soviet Union. 2nd ed., revised*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 370 p. [In Russian]
- Kuznetsov V.A., Ruchin A.B. 2001. Effect of pH and illumination oscillations on growth rate and development of *Rana ridibunda* larvae. *Zoologicheskii Zhurnal* 80(10): 1246–1251. [In Russian]
- Lakin G.F. 1990. *Biometrics*. Moscow: Vysshaya shkola. 352 p. [In Russian]
- Litvinchuk S.N. 2011. Molecular-genetic analysis of evolution of North-Palearctic amphibians. In: *Issues of Herpetology: Materials of the Fourth Congress of the A.M. Nikolsky Herpetological Society*. Saint Petersburg. P. 154–161. [In Russian]
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J. 2009. *Evolution, systematics and distribution of crested newts (Triturus cristatus complex) in Russia and neighboring countries*. St. Petersburg: Evropeyski Dom. 592 p. [In Russian]
- Marsh D.M., Trenham P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15(1): 40–49. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2001.00129.x
- Mazanaeva L.F. 2000. The distribution of Amphibians in Dagestan. In: L.S. Kuzmin, N. Atkinson (Eds.): *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 5*. Sophia: Pensoft. P. 141–156.
- Mazanaeva L.F., Askenderov A.D. 2007. New data on the distribution of eastern spadefoot, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889, and common spadefoot, *Pelobates fuscus*, Laurenti, 1768 in Dagestan (the North Caucasus). *Russian Journal of Herpetology* 14: 161–166.
- Mazanaeva L.F., Tuniyev B.S. 2011. Zoogeographical analysis of the Dagestan herpetofauna. *Current Studies in Herpetology* 11(1/2): 55–76. [In Russian]
- Nikolaev V.I. 2007. Some ecological features of amphibians in bogs of the upper Volga river basin. *Zoologicheskii Zhurnal* 86(9): 1113–1118. [In Russian]
- Red Data Book of the Russian Federation. Animals. Moscow: AST Astrel, 2001. 864 p. [In Russian]
- Ruchin A.B. 2003. Effect of monochromatic light on the growth and development of brown frog (*Rana temporaria* L.) larvae. *Biology Bulletin* 30(5): 482–484. DOI: 10.1023/A:1025898519474
- Ruchin A.B. 2004. Effects of temperature and illumination on growth and development of brown frog larvae (*Rana temporaria*). *Zoologicheskii Zhurnal* 83(12): 1463–1467. [In Russian]
- Ruchin A.B. 2004. The effect of light oscillations on the growth of fish juveniles and the brown frog (*Rana temporaria*). *Zoologicheskii Zhurnal* 79(11): 1331–1336. [In Russian]

- Ruchin A.B., Lobachev E.A. Influence of monochromatic light on growth and development of the lake frog, *Rana ridibunda*. *Modern high technologies* 8: 13–17. [In Russian]
- Semenov D.V., Leontyeva O.A., Pavlinov I.J. 2000. Analysis of the environmental determinants of the amphibian (Vertebrata: Amphibia) distribution on the urbanized territories in Moscow City. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* 105(2): 3–9.
- Smirnov N.A. 2013. To the ecology of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) in the territory of Prykarpattya (Ukraine). In: *Modern herpetology: problems and ways to solve them. Abstracts of the First International youth conference of herpetologists of Russia and adjacent countries*. St. Petersburg: ZIN RAS: 137–140. [In Russian]
- Smith A.M., Green D.M. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28(1): 110–128. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.04042.x
- Tarkhnishvili D.N. 1996. The distribution and ecology of the amphibians of Georgia and the Caucasus: a biogeographical analysis. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 3: 167–196.
- Tarkhnishvili D.N., Gokhelasvili R.K. 1999. The Amphibians of the Caucasus. In: D.N. Tarkhnishvili, R.K. Gokhelasvili, D.N. Tarkhnishvili, R.K. Gokhelasvili (Eds.): *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 4*. Sofia; Moscow: Pensoft. 240 p.
- Tuniyev B.S., Beregovaya S.Yu. 1986. Sympatric amphibians of the yew-boxwood grove. *Systematics and ecology of amphibians and reptiles. Proceedings of the Zoological Institute AS USSR* 157: 136–151. [In Russian]
- Vershinin V.L. 1995. Complex of Amphibia Species in Ecosystems of a Big Industrial City. *Russian Journal of Ecology* 26(4): 273–280. [In Russian]

SPAWNING WATER BODIES AND THEIR ROLE IN CONSERVATION OF RARE AMPHIBIAN SPECIES IN THE FOOTHILLS OF THE REPUBLIC OF DAGESTAN (RUSSIA)

Azim D. Askenderov^{1,2}, Lyudmila F. Mazanaeva², Roman A. Mikhaylov³, Alexander I. Fayzulin³

¹*Caspian Institute of Biological Resources Dagestan Scientific Centre of RAS, Russia*
e-mail: askenderov@mail.ru

²*Dagestan State University, Russia*
e-mail: mazanaev@mail.ru, askenderov@mail.ru

³*Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Russia*
e-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Environmental conditions in spawning waters are determined by a variety of abiotic and biotic factors. They are the most significant and therefore limiting in the selection of breeding sites and spawning grounds for amphibians. For conservation of the various amphibian populations it is necessary to establish an ecological optimum of specific species. The study has been conducted in a wide range of environmental conditions typical for the mountainous regions of the Caucasus. We studied 358 water bodies in the foothills of Dagestan. There are eight species of amphibians spawning here. *Bufo variabilis* and *Rana macrocnemis* to adverse abiotic and biotic conditions in spawning waters are resistant. *Lissotriton lantzi*, *Triturus karelinii*, *Pelobates fuscus*, and *P. syriacus* are sensitive to different adverse environmental conditions in spawning waters. *Lissotriton lantzi* prefers non-flowing ponds, shaded areas, depth of reservoirs 50–100 cm and lots of aquatic vegetation, but *Triturus karelinii* prefers flowing ponds. *Pelobates fuscus* prefers unshaded ponds, but *Pelobates syriacus* prefers deep waters. *Hyla arborea* and *Pelophylax ridibundus* prefer flowing, shaded ponds with lots of aquatic vegetation. *Bufo variabilis* and *Rana macrocnemis* are very tolerant to the environment. On the basis of the method of multivariate statistics, the main environmental factors significantly ($p = 0.001$) affecting the choice of spawning grounds by different types of amphibians: shading, depth, flow and overgrowing were established. It was revealed that the spawning grounds, which are of great importance for the conservation of rare amphibian species in the foothills of Dagestan is limited, this is due to the arid climatic conditions of the region. Recommendations for the conservation of amphibians and the development of protected areas in the foothills of the Republic of Dagestan are given.

Key words: abiotic and biotic factors, Amphibia, Caucasus, Red Data Book, spawning area