

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Iti Miina Ulmas

PÕHJA-PARASVÖÖTME KAHEPAIKSETE
SIGIMIST JA SELLE EDUKUST MÕJUTAVAD
KESKKONNATEGURID

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Elin Soomets-Alver

TARTU 2023

Infoleht

Kahepaiksete sigimisedukuses mängivad olulist rolli nii sigimisveekogu omadused, maastikveekogu ümber kui ka inimtegevus. Sigimisedukusel on positiivne suhe vee temperatuuriga, vee pH-ga, vee elektrijuhtivusega ning maastiku heterogeensusega. Sigimisedukusel on negatiivne suhe antropogeensete mõjuteguritega (põllumajanduslikud maastikud, sõiduteed, valgusreostus), UV-B kiirgusega ning ebaharilike ilmastikutingimustega.

Kliimamuutuse ja inimtegevuse tagajärjel muutuv keskkonnas hakkavad kahepaiksete sigimisedukuses ning nende arvukuse vähenemises mängima olulisemat rolli inimtegevus, temperatuuri tõus, sellega kaasnev veekogude kiirem kuivamine ja eutrofeerumine; fenoloogiline nihe ning haiguste levik. Keskkonnamuutustest tingitud kahepaiksete arvukuse vähenemist on võimalik leevendada maastike heterogeensuse säilitamisega.

Märksõnad: kahepaiksed, sigimisedukus, kudu, kulleled, keskkonnategurid

Abstract

The characteristics of the breeding pool, the landscape around the pool and human activities play an important role in the reproductive success of amphibians. Reproductive success correlates positively with water temperature, water pH, water electrical conductivity and landscape heterogeneity. Breeding success correlates negatively with anthropogenic factors (agricultural landscapes, roads, light pollution), UV-B radiation and unusual weather conditions.

In an environment that is changing due to climate change and human activity, the rising temperature, faster drying and eutrophication of waterbodies, phenological shift, pathogens, and anthropological factors are going to play a more important role in the reproductive success and abundance of amphibians. The decreasing abundance of amphibians due to environmental changes can be mitigated by maintaining the heterogeneity of landscapes.

Keywords: amphibians, reproductive success, spawn, tadpoles, environmental factors

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Kahepaiksete rännet mõjutavad tegurid	8
3. Kahepaiksete sigimisperioodi mõjutavad tegurid	11
4. Kudu ja kulleste arengut mõjutavad tegurid	14
5. Arutelu	18
6. Kokkuvõte	25
7. Summary	27
8. Tänuavaldus	29
9. Kasutatud kirjandus	30

1. SISSEJUHATUS

Kahepaiksete arvukus kahaneb ülemaailmselt kiiremini kui kunagi varem (Mccallum, 2009) ning 41% maailma kahepaiksetest on väljasuremisohus liikide nimekirjas (Internet 1). Viimase paarikümne aasta jooksul on üle maailma välja surnud hinnanguliselt kümneid kuni sadu liike kahepaikseid (Mendelson III jt, 2006). Euroopas on 85 liiki kahepaikseid, kelle hulgast on 2012. aasta seisuga vähenev arvukus 59,1%, stabiilne arvukus 36,1% ning tõusev arvukus 2,4% liikidest (Internet 2). Eestis leidub neist 11 liiki kahepaikseid, kes on kõik looduskaitse all ning rohekärnkonna (*Bufo viridis*) peetakse regionaalselt väljasurnuks.

Liikide arvukuse vähenemise ja väljasuremise peamisteks põhjusteks on keskkonnatingimuste halvenemine, elupaikade killustumine ning hävimine (Brooks jt, 2002, 2002; Cushman, 2006; Rybicki ja Hanski, 2013). Kahepaiksed on oma õhukese naha ja erinevate elu faaside tõttu keskkonnamuutuste suhtes eriti tundlikud. Kuna kahepaiksete elu koosneb veelise eluviisiga muna ja vastse faasidest ning maismaalise või osaliselt veelise eluviisiga nooruki ja täiskasvanu faasidest, ohustavad neid muutused nii veelises kui maismaalises keskkonnas (Hopkins, 2007). Lisaks kvaliteetsetele maismaaelupaikadele vajavad kahepaiksed ka sobilike tingimustega rändeteid ja sigimisveekogusid (Cushman, 2006).

Elupaikade, rändeteede ja sigimisveekogude kvaliteedi langust ning kahepaiksete arvukuse vähenemist põhjustavad nii looduslikud tegurid: kliimamuutus (Yiming jt, 2013), patogeenid ja haigused (nt tsütriit) (Kiesecker, 2011), võõrliigid (Blaustein ja Kiesecker, 2002); kui ka inimtekkelised tegurid: põllumajanduse intensiivistumine (Arntzen jt, 2017), asulate laienemine ja asustustiheduse tõus (Hamer ja McDonnell, 2008) ning valgusreostus (May jt, 2019).

Käesolev töö on süntees olemasolevast teaduskirjandusest, mille eesmärk on selgitada välja olulisemad põhja-parasvõtme, sh Eestis levinud kahepaikseid mõjutavad keskkonnategurid ning kirjeldada nende mõju kahepaiksete sigimisele ja selle edukusele. Edukaks sigimiseks loetakse päriskonnaliste puhul seda, kui kullest läbivad metamorfoosi ning sabakonnaliste puhul, kui vastsed on koorunud.

Ammendava ülevaate saamiseks on töö jaotatud kolmeks osaks, mis keskenduvad erinevatele sigimise etappidele: täiskasvanud loomade kevadine ränne, sigimisperiood ning kudu ja kulleste areng. Arutelu käsitleb seda, kuidas muuhulgas kliimamuutuse ja inimtegevuse mõjul muutuvad keskkonnategurid võivad tulevikus muuta kahepaiksete sigimisedukust ning kas ja mida on võimalik inimestel ette võtta, et nende muutuste tagajärgi leevendada.

2. KAHEPAIKSETE RÄNNET MÕJUTAVAD TEGURID

Kevadel, kui talvituvad kahepaiksed talveunest ärkavad, rändavad nad talvitumispaigast sigimisveekogudesse. Rände läbimine on esimene eeldus edukaks sigimiseks. Kahepaiksed on kõigusoojased ning õhukese õhku, vett ja mineraale läbilaskva nahaga loomad (Larsen, 2021), mistõttu on neil liikumiseks vaja parajalt sooja ja niisket keskkonda. Sellest tulenevalt on rände algus, selle ajastus ja rändavate isendite hulk otseselt seotud õhutemperatuuri ning sademete hulgaga (Todd ja Winne, 2006). Lisaks kevadistele ilmastikutingimustele mõjutab rännet ka talvitumisele eelnev ilmastik. Lumevaese ja sooja või kõikuva temperatuuriga talve järel on talveunest ärganud loomad kehvas konditsioonis ning neil on vähem energiat, et rännet edukalt läbida ja sigimispaika jõuda (Reading ja Clarke, 1995; Reading, 2007).

Kahepaiksete jaoks optimaalsed rändeteed on madala taimestikuga rohumaad, niidud ja luhad ning roheribad, kus on piisaval hulgal madalat taimestikku, mis säilitaks keskkonna niiskust ning pakuks varjumispaika päikese eest. Võimalusel väldivad kahepaiksed lisaks inimhäiringuga maastikele (suure pindalaga põllumaad ja kuivad raiesmikud) väga madalaks niidetud karjamaid ja teepervi (Vos jt, 2007; Todd jt, 2009). Häiringutega maastikel puuduvad kahepaiksete efektiivset liikumist toetavad tingimused, mistõttu kulub kahepaiksetel sellistel maastikel liikumiseks rohkem aega ning nad kaotavad tunnis kuni kaks korda rohkem vett kui looduslikel maastikel (Mazerolle ja Desrochers, 2005).

Kevadise sigimiserände eesmärk on leida sobilik sigimisveekogu, milleni jõudmiseks tuleb kahepaiksetel rännata keskmiselt 100–1000 m (Pittman jt, 2014). Seega on oluline, et kahepaiksete sigimiseks sobilikud veekogud asuvad nende rändeks sobilikel maastikel või neile piisavalt lähedal.

Eesti kahepaiksete seas sigib kõige madalamates veekogudes juttself-kärnkonn ehk kõre (*Epidalea calamita*). Kõre eelistab liivase pinnasega madalaid hapnikurohkeid ja vähese taimestikuga veekogusid. Kuna kõre elupaigad asuvad mereäärsetel luidetel ja rannaniitudel (Rannap jt, 2007), võivad nad vajadusel sigida riimvees (< 5‰) (Beebee jt, 1993). Kõrede veekogu eelistused erinevad populatsiooniti, nt Taani kõred sigivad Eesti kõredest sügavamates veekogudes (Rannap jt, 2012). Ka mudakonn (*Pelobates fuscus*) vajab selget, hapnikurohket ja kiiresti soojenevat veekogu (Rannap jt, 2015). Kuigi Eestis ei ole mudakonn

rannikualadel levinud, on näiteks Rumeenias leitud, et olenevalt populatsioonist võivad mudakonnad taluda kuni 4% riimvett (Stănescu jt, 2013).

Pruunid konnad (rohukonn (*Rana temporaria*), rabakonn (*R. arvalis*)) valivad sigimiseks madalad ajutised ja kiiresti soojenevad veekogud, mis on päikesele avatud ja kus on vähesel määral veesisest taimestikku (Strijbosch, 1979). Vesilikud (tähnikesilik (*Lissotriton vulgaris*), harivesilik (*Triturus cristatus*)) eelistavad sigimiseks püsiveekogusid, kus leidub parajalt makrofüüte (nt penikeel, parthein), mille lehtede vahele oma munad peita (Gustafson jt, 2006; Gustafson jt, 2009). Veesisese taimestikuga püsiveekogusid eelistab ka välekonn (*R. dalmatina*), kes sigib tihti metsasisestes tiikides, kus nad kinnitavad kudu > 50 cm sügavusele okste, juurte või veetaimede varte külge (Alin ja Prisecaru, 2014).

Rohelised konnad (tiigikonn (*Pelophylax lessonae*), veekonn (*P. esculentus*), järvekonn (*P. ridibundus*)) ja harilik kärnkonn (*B. bufo*) sigivad sügavamates veesisese taimestikuga püsiveekogudes, kus vee temperatuur on stabiilne (Buskirk, 2003). Muuhulgas on harilik kärnkonn sigimisveekogu valikul kõige tolerantsem. Kuna nende kullised on mürgised, võib ta ainsana Eesti kahepaiksetest edukalt sigida kaladega veekogudes (Laurila, 1998).

Parasvöötmes on esimeste sigijate seas välekonn (Hartel jt, 2007). Kõige esimesena alustavad Eestis kevadist rännet pruunid konnad, harilik kärnkonn ning vesilikud. Esimesed isendid hakkavad sigimisveekogu suunas liikuma, kui ööpäeva keskmine temperatuur on püsivalt ≥ 4 °C (Arnfield jt, 2012; Dervo jt, 2016). Mudakonnad alustavad rännet, kui mullakihi, milles nad talvituvad, temperatuur on vähemalt 4,5 °C (Yermokhin jt, 2017). Rändavaid isendeid on seda rohkem, mida kõrgem on öine õhutemperatuur, maapinna temperatuur ning mida vähem aega on möödunud sademetest (Sinsch, 1988; Gleeson jt, 2018). Kahepaiksete rände jaoks optimaalne ööpäeva keskmine sademete hulk on 6–17 mm (Dervo jt, 2016). Rändeaktiivsuse ja sademete vahel on kõige nõrgem seos kärnkonnadel, kelle nahk on teiste liikide nahast oluliselt paksem ning kuivamisele vastupidavam (Gittins jt, 1980; Arnfield jt, 2012).

Eduka rände jaoks on optimaalsed ilmastikutingimused ülimalt olulised. Palavate ilmadega ja pikkadel põuaperioodidel kannatavad kahepaiksed oma õhukese vett läbilaskva naha tõttu veepuuduse käes, mis omakorda langetab nende liikumise efektiivsust, tõstab rändele kuluvat

aega ja energiakulu ning vähendab rändavate isendite ellujäävust (Rittenhouse jt, 2009). Kui kahepaiksed on veepuuduse tõttu kaotanud üle 20% oma kehakaalust, väheneb hüppavate liikide hüppe pikkus. Olenevalt liigist kaotavad konnad oma hüppevõime täielikult, kui nad on kaotanud 30–45% oma kehakaalust (Greenberg ja Palen, 2021).

Enamus kahepaikseid liigub talvitumispaiigast sigimisveekogusse võimalikult otse (Sinsch, 1988), mistõttu tuleb neil tänapäevastel maastikel tihti ületada sõiduteid. Tee ületamise oht sõltub nii tee laiusest, teed ületava isendi kiirusest kui ka liiklustihedusest. Tiheda liiklusega teel (> 625 sõidukit/h) on teed ületava isendi tõenäosus hukkuda peaaegu 100%. Madalama liiklustihedusega teed (34–116 sõidukit/h) ületades võib hukkuda kuni 35% isenditest (Brzeziński jt, 2012). Teede ületamist raskendab ka teede soolamine, mille tagajärjel tõuseb teeäärsete veekogude soolsus (Pecher jt, 2019). Soolane vesi häirib kahepaiksete osmoregulatsiooni ning vähendab nende hüppeedukust (Harold, 2022).

3. KAHEPAIKSETE SIGIMISPERIOODI MÕJUTAVAD TEGURID

Parasvöötme väiksematel laiuskraadidel võib kahepaiksetel alata sigimisperiood märtsis (Hartel jt, 2007). Eestis kestab kahepaiksete sigimisperiood varajastel sigijatel aprillist maini ning hilisematel sigijatel maist kuni juuni esimese pooleni (Adrados jt, 2010).

Isased kahepaiksed veedavad peaaegu kogu sigimisperioodi veekogudes. Selleks, et emaseid meelitada, hakkavad isased päriskonnalised laulma ning isastel vesilikel ja osadel päriskonnalistest areneb sigimisperioodiks pulmarüü (Adrados jt, 2010). Kohortidesse kogunenud laulvad isased on sigimisperioodil suurema kisklussurve all kui väljaspool sigimisperioodi, mistõttu tulevad emased sigimisveekogusse vaid sigimishetkeks.

Kuna kõikide põhja-parasvöötme kahepaiksete sigimine toimub vees, on nii veekogu omadused kui ka veekogu ümbritseva keskkonna tingimused olulisteks teguriteks sobiva sigimisveekogu valikul ja sigimisaktiivsuse kujundamisel (Tabel 1).

Tabel 1. Eesti kahepaiksete sigimiseks sobivate veekogude tunnused.

Veekogu põhitunnus	Harivesilik, tähnivesilik	Rabakonn, harilik rohukonn	Harilik kärnkonn	Kõre	Mudakonn	Tiigikonn, veekonn, järvekonn
Veekogu tüüp	Madal püsiveekogu	Madal ajutine veekogu	Sügav püsiveekogu	Madal ajutine veekogu	Madal püsiveekogu	Sügav püsiveekogu
Vee happesus (pH)	> 5	> 4,5	> 5	> 6	> 5	> 5
Hapniku-sisaldus	$\geq 10\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	$\geq 10\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	$\geq 10\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	$\geq 11\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	$\geq 10\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$	$\geq 10\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$
Vee soolsus	Magevesi	Magevesi	Magevesi	Magevesi, riimvesi	Magevesi	Magevesi
Veesisene taimestik	Makrofüüdid, mille külge munad kinnitada	Minimaalne	Makrofüüdid, mille vahele varjuda	Vähesel määral makrofüüte, mille vahele varjuda	Vähesel määral makrofüüte, mille vahele varjuda	Makrofüüdid, mille vahele varjuda

Veekogu fauna	Eelistab kaladeta veekogusid	Eelistab kaladeta veekogusid, raba- ja rohukonnad tihti samas veekogus	Võib edukalt sigida kaladega veekogus	Eelistab kaladeta ja teiste kahepaiksete liikideta veekogusid	Eelistab kaladeta veekogusid	Eelistab kaladeta veekogusid, tiigi-, vee- ja järvekonnad tihti samas veekogus
---------------	------------------------------	--	---------------------------------------	---	------------------------------	--

Üks olulisemaid vee ökosüsteemide liigirikkuse piirajaid ja kujundajaid on vee happesus (Spyra, 2017). Eestis on vee happesuse suhtes pruunid konnad kõige tolerantsemad. Rohukonna võib leida sigimas veekogus, mille pH on 4,5 (Dolmen jt, 2009) ning rabakonn võib kohati sigida ka veekogudes, näiteks rabalaugastes, mille pH on 4 (Andrén jt, 1989). Teised Eesti kahepaiksete liigid väldivad veekogusid, mille pH < 5 (Beebee, 2002b; Dolmen ja Skei, 2006; Skei jt, 2006; Dolmen jt, 2009; Lydersen jt, 2020). Piisavalt kõrge pH-ga veekogu valimine on esimene eeldus kudu edukaks koorumiseks.

Kuigi enamuse kahepaikseid sigibki just sellistes veekogudes, kus on kulleste arengu jaoks optimaalsed tingimused, on leitud, et rabakonnad jätkavad aasta-aastalt sigimist ka sellistes veekogudes, kus kudu ja kulleste suremus on kuni 100% (Strijbosch, 1979), mis võib viidata kas liikidevahelisele konkurentsile (rohukonnad saavad sigimispikadesse varem) või rabakonna vähesele võimele veekogu kvaliteeti hinnata. Lisaks ei ole leitud, et kahepaiksed oskaksid vältida lämmastikuühenditega rikastunud pinnast või veekogusid (Hatch jt, 2001). Seetõttu võivad sigima siirdunud isendid sattuda piirkondadesse, kus toimub aktiivne väetamine, mis võib osutada neile ohtlikuks või surmavaks (Oldham jt, 1997; Marco jt, 2001).

Varajased sigijad – harilik rohukonn, rabakonn, välekonn, harilik kärnkonn, kõre, tähnikesilik, harivesilik – võivad alustada sigimist veekogudes, mille temperatuur võib olla < 3 °C ning kudedes vette, mille temperatuur on < 5 °C (Elmberg, 1990; Eriksson, 2019). Kõred alustavad laulmist peale vihma sadu ning sigimist siis, kui päevane keskmine temperatuur on > 10 °C ning öine temperatuur püsivalt > 5 °C (Banks ja Beebee, 1986).

Hilisemad sigijad – tiigikonn, veekonn, järvekonn, mudakonn – vajavad soojemaid temperatuure. Rohelised konnad alustavad laulmist, kui vee temperatuur on > 12 °C (Obert, 1975) ning kõige aktiivsemalt toimub laulmine siis, kui vee temperatuur jääb vahemikku 17,5–22 °C (Van Gelder ja Hoedemaekers, 1971). Kui päevane õhutemperatuur langeb

järsult 13–15 °C-le, lõpetavad nad ajutiselt laulmise, olenemata vee temperatuurist (Obert, 1975). Mudakonnad väldivad varjulisi veekogusid (taimestiku katvus > 30%) ning hakkavad laulma vees, mille temperatuur on > 15,3 °C (Nyström jt, 2002).

Kahepaiksete aktiivsust sigimisperioodil võib mõjutada ka valgusreostus, eriti asulate lähedal, kus see on suurim. Prantsusmaal on leitud, et isegi asula taevakuma vähendab oluliselt hariliku kärnkonna aktiivsust (Touzot jt, 2019). Lõuna-Ameerikas on leitud, et valgusreostusega aladel on kahepaiksetel lühem laulmisperiood ning kahepaiksed, kes sigivad valgusreostuseta aladel, lakkavad valgussähvatuste tõttu ajutiselt laulmast. See võib vähendada näiteks maanteedel läheduses sigivate isendite sigimisedukust, kus autode esituled tihti, kuid lühiajaliselt piirkonda valgustavad (Dias jt, 2019). Valgusreostuse negatiivne mõju on kõige ohtlikum just lühikese sigimisperioodiga liikidele (pruunid konnad, harilik kärnkonn), kellel on paaritumisvõimaluste arv niigi piiratud (Hartel jt, 2007).

4. KUDU JA KULLESTE ARENGUT MÕJUTAVAD TEGURID

Parasvõotme ilmastikutingimustes kulub kahepaiksete kudu koorumiseks keskmiselt 2–3 nädalat ning vastsetel kulub moonde läbimiseks olenevalt liigist kuni pool aastat (Touchon jt, 2006; Adrados jt, 2010), peale mida noorloomad lahkuvad veekogust. Seda, kui suur osa kudust edukalt koorub, on keeruline hinnata, kuid laboritingimustes võib kooruda kuni 65% kudust (Anderson ja Brown, 2009). Koorunud kullestest 0,02–0,3% läbib edukalt metamorfoosi (Crockett jt, 2020). Erinevad keskkonnategurid võivad muuta kulleste arengu kiirust, nende suurust, füüsilist seisundit, immuunsüsteemi tugevust ning suremust erinevates arenguetaappides.

Kõige otsesem mõju kudu ja kulleste arengule, nende arengu kiirusele ja kudu ning kulleste suremusele on vee temperatuuril. Mida kõrgem on vee temperatuur, seda kiirem on nii kudu kui kulleste areng (Sanuy i Castells jt, 2008). Olenevalt populatsioonist võib 5 °C juures kooruda umbes 50% rohukonna kudust (Elmberg, 1990; Eriksson, 2019), kuid kui vee keskmine temperatuur on ≤ 10 °C, hukuvad kulleled enne, kui neil jõuavad moodustuda jäsemed (Ruthsatz jt, 2022). Kõigest 3 °C tõus veekogu temperatuuris võib lühendada kulleste moonde läbimiseks kuluvat aega kolme nädala võrra (Loman, 2002; Orizaola ja Laurila, 2009) ning kolmekordistada kulleste ellujäävust (Dastansara jt, 2017).

Kulleste arenguks optimaalne temperatuur sõltub nii liigist kui ka populatsioonist, kuid Eestis leiduvate liikide seas on see enamasti keskmiselt 20 °C (Burmeister, 2015; Pesarakloo, 2015; Mosavi jt, 2017). Madalamatel temperatuuridel on kulleste areng aeglasem ning suremus kõrgem, kõrgematel temperatuuridel on samuti suremus kõrgem ning väärarengute tõenäosus suurem (Fan jt, 2021). Ka lühiajaline veekogu temperatuuri tõus, näiteks nädalapikkuse kuumalaine ajal, vähendab kulleste kasvu ja ellujäävust ning kallutab soolise diferentseerumise tugevalt isasloomade arengu suunas (Ujszegi jt, 2022).

Kudu ja kulleste arengu kiirust ning ellujäävust vähendab ka veekogu happesus. Mida madalam on veekogu pH, seda aeglasemalt kulleled arenevad ning seda väiksem on nende kehasuurus (Beattie ja Tyler-Jones, 1992; Burmeister, 2015). Väiksema kehasuurusega kulleled ei ole konkurentsivõimelised ning on suurema kisklussurve all, näiteks röövtoidualiste lüljalgsete ja nende vastsete tõttu (Travis jt, 1985). Eriti happelises (pH < 4,5)

keskkonnas tekib kahepaiksetel probleeme gastrulatsioonis, mille tagajärjel kudu hakkub või tekivad koorunud isenditel väärengud sabas ja selgroos. Sellised kulleled ei ole võimelised ujuma, nende lõpused on asümmeetrilised ja taandarenenud ning nad ei pruugi olla võimelised läbima täielikku metamorfoosi (Pough ja Wilson, 1977; Freda ja Dunson, 1985; Beattie ja Tyler-Jones, 1992). Happeline keskkond seab kulleled metaboolsesse ja osmoregulaatorsesse stressi, tekitades häiringuid erinevate ionide, nt Na^+ (Freda ja Dunson, 1984) ja Ca^{2+} (Rosseland ja Staurnes, 1994) tasakaalus ning vähendades nende resistentsust vett reostavate ühendite, näiteks alumiiniumi suhtes (Beattie ja Tyler-Jones, 1992).

Enamus kahepaiksete liikide kullestest vajavad edukaks arenguks veekogusid, mille hapnikusisaldus on vähemalt $\geq 10 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (Strijbosch, 1979; Thompson ja Zimmerman, 2018) ning neile osutub surmavaks, kui hapnikusisaldus vees langeb alla 10% (Loman ja Lardner, 2006). Kahepaiksete kullestel on lõpused ning nad hingavad vees lahustunud hapnikku (Burggren, 1984). Metamorfoosi käigus arenevad kullestel kopsud ning kaovad lõpused (Gosner, 1960). Mõnel üksikul kahepaiksete liigil, näiteks mudakonnal ja harilikul rohukonnal on ka kullese staadiumis algelised kopsud, mis võimaldavad neil hingata lisaks lahustunud hapnikule ka gaasilise hapniku mulle, mis viitab kulleste kõrgele hapnikuvajadusele (Nyström jt, 2002; Phillips, 2019; Schwenk ja Phillips, 2020). Eestis on näidatud, et kõre vajab väga kõrge hapnikusisaldusega vett ($\geq 11 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$) (Rannap jt, 2012).

Nii päriskonnaliste herbivoorsed kulleled kui vesilike karnivoorsed vastsed vajavad veekogu, mis on piisavalt toitainerohke, et toetada aktiivset primaarproduksiooni (Strijbosch, 1979). Optimaalne veekogu on selline, kus lämmastiku- ja fosforiühendid on pidevas ringluses ning vabade toitainete kontsentratsioon vees on madal (Gustafson jt, 2009). Seni, kuni toitainetesisaldus vees ei põhjusta veekogu kinni kasvamist, vetikate vohamist ega nendest tulenevat olulist hapnikusisalduse langust, on veekogu toitainetesisalduse ja kahepaiksete vastsete arengu kiiruse ja suuruse vahel positiivne suhe (Beebee, 1987; Mann jt, 2009).

Põllumajandusliku tegevuse ja väetiste ning pestitsiidide kasutamise intensiivistumise tagajärjena on pinnavee lämmastikuühendite jt kemikaalide kontsentratsioon võrreldes looduslike parameetritega oluliselt tõusnud (De Wijer jt, 2003; Hamer jt, 2004; Ardón jt, 2021). Lisaks on majandatava maa pindala tõusu tõttu kadunud paljud kahepaiksete sigimise

jaoks sobilikud veekogud, mis on viinud kahepaiksete arvukuse olulise vähenemiseni ning populatsioonide väljasuremiseni (Arntzen jt, 2017). Põllumajanduslike kemikaalide (väetised, herbitsiidid, pestitsiidid) negatiivset mõju kahepaiksetele kirjeldatakse arengulistes anomaaliates (Taylor jt, 2005), häiritud endokriinses regulatsioonis (Hayes jt, 2002), nõrgenenud immuunsüsteemis (Christin jt, 2004) ning aeglasemas arengus (Griffis-Kyle, 2007). Lämmastikuühenditest on mürgisust täheldatud ammoniaagil (NH_3) (Camargo ja Alonso, 2006) ning vähemal määral nitritil (NO_2^-) (Griffis-Kyle, 2007), kuid nitraadi (NO_3^-) mürgisust ei ole täheldatud või on täheldatud vaid koosmõjus teiste mürgiste ühenditega (Xu ja Oldham, 1997; De Wijer jt, 2003).

Kudu ja kulleste arengut võib mõjutada ka UV-B kiirgus. UV-B kiirguse resistentsus on liigispetsiifiline ning on leitud, et loomulikust kõrgem UV-B kiirguse tase ei mõjuta otseselt pruunide konnade ja hariliku kärnkonna kudu koorumise edukust ega kulleste suremust (Häkkinen jt, 2001; Merila jt, 2000; Haataja jt, 2002). Küll aga on leitud, et kõrgenenud UV-B kiirgust talunud kudust koorunud kulleled on kehvas füüsilises konditsioonis, väiksema kehasuurusega ning neil võivad esineda arengulised anomaaliad sabas ning tagajalgades (Pahkala jt, 2001). UV-B kiirgusel on ka potentsiaalne kaudne negatiivne mõju kulleste arengule. UV-B kiirgus inhibeerib fütoplanktoni (ja makrofüütide) fotosünteesi, lämmastiku metabolismi ja süsihappegaasi sidumist (Hader, 2000; Häder jt, 2015; Jin jt, 2017). UV-B kiirguse intensiivistumisest tingitud fotosünteesi efektiivsuse langus võib vähendada primaarproduktiooni (Harrison ja Smith, 2009), mille tagajärjel võib väheneda kullestele jt veeorganismidele saadaoleva toidu kogus (Nahon jt, 2010). Samuti väheneb vee hapnikusisaldus ja vähenenud süsihappegaasi sidumine soodustab muuhulgas veekogude hapestumist (Häder jt, 2007; Häder jt, 2011; Neale jt, 2023).

Kahepaikseid, kes sigivad linnasisestel rohealadel või asulate läheduses (nt rohukonn, harilik kärnkonn), võib negatiivselt mõjutada ka valgusreostus (Falcón jt, 2020). Asula taevakuma valgustihedusega 0,1 lx takistab hariliku kärnkonna kulleste immuunsüsteemi reguleerivate geenide ekspressiooni. Valgusreostus vähendab ka lipiidide transporti, säilitamist ja metabolismi määravate geenide ekspressiooni, mille tulemusel kulub kullestel moonde läbimiseks kauem aega (Touzot jt, 2021). *Ex situ* on tõestatud, et öine valgustatus vähendab konnaliigi *Rana sylvatica* kudu koorumise edukust ning vähendab koorunud kulleste

aktiivsust (May jt, 2019). Põhja-Ameerika kärnkonna *Anaxyrus americanus* puhul on leitud, et kulleled läbivad öösel valgustatud veekogudes metamorfoosi kiiremini (tõenäoliselt reaktsioon tõusnud kiskluse ohule) ning on 15% väiksema kehasuurusega. Lisaks takistab valgusreostus päevase eluviisiga kullestel minna üle öisele eluviisile (Dananay ja Benard, 2018).

Asulate ja teede läheval sigivate liikide kulleseid ohustab ka teede soolamine, mille tagajärjel satub sool veekogusse, tõstab kulleste metaboolset ja osmoregulaatorset stressi ning soodustab epideemiade tekkimist ja kulleste massilist suremist (Hall jt, 2020).

Vee elektrijuhtivus näitab vees lahustunud ionide hulka, kõvadust ja mineraliseerumist ning on tihti kasutusel vee soolsuse (lahustunud NaCl) hindamisel. Elektrijuhtivus iseloomustab ka teiste anorgaaniliste ühendite (karbonaatide, sulfiidide) taset vees. Mageveekogudes on lahustunud soolasid vähe ning nende elektrijuhtivus tuleneb ionidest, mis uhutakse vette läbi savise või lubjarohke pinnase ning jääb tüüpiliselt vahemikku 100–2000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Merevee elektrijuhtivus on 55000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Internet 3).

Suur vee elektrijuhtivus (kõrge elektrolüütide tase vees) aitab kahepaiksetel toime tulla erinevate keskkonnastressoritega, nt vee happesus, madal hapnikusisaldus, reostus, soolsus, haigused ja parasiidid. Yellowstone'i rahvusparkis on leitud, et kasutusel olevate sigimisveekogude elektrijuhtivus on keskmiselt 183,6 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Samas oluliselt madalama elektrijuhtivusega endised sigimisveekogud (kasutuses 1950. aastatest), ei ole vähemalt 20. sajandi lõpust saati enam kahepaiksete poolt aktiivses kasutuses (Klaver jt, 2013). Kõrge elektrolüütide kogus vähendab kahepaiksetel osmoregulaatorset ja metaboolset stressi, mis tekib happelises või reostunud vees (Freda ja Dunson, 1985) ning kõrge Ca^{2+} ionide sisaldus vees aitab omastada hapnikku (Eddy, 1975; Hunn, 1985).

5. ARUTELU

Inimtegevuse (asulate ja majandatava maa pindala tõus, teedevõrgustiku laienemine) ja kliimamuutuse tagajärjel muutuvad keskkonnatingimused kiiremini kui kahepaiksed ja teised elusorganismid on võimelised nendega kohastuma.

Kliimamuutusest tulenev õhutemperatuuri tõus on Euroopas sesoonselt asümmeetriline: kõige rohkem tõuseb talvine ja kevadine keskmine temperatuur. Euroopa suurim temperatuuritõus leiab aset Kirde-Euroopas Baltikumi põhjaosast kuni Ida-Euroopa lauskmaa keskosani. Praegune tõusutrend on u 0,08 °C aastas ning on oodata, et see trend jätkub ja/või süveneb. Selline soojenemine toob kaasa pehmemad talved ning varasemad soojemad ja suurema põuaohuga kevaded ning suved (Twardosz jt, 2021).

Temperatuuri tõusuga kaasneb hulk muutuseid, mis seavad ohtu kahepaiksete populatsioonide jätkusuutlikkuse. Näiteks tõuseb talvituvate isendite energiakulu (Reading, 1998), toimub fenoloogiline nihe varasema sigimisperioodi suunas (Bison jt, 2021), kiireneb madalate ja ajutiste veekogude kuivamise kiirus (Blaustein jt, 2010), langeb veekogude hapnikusisaldus (Jane jt, 2021) ja veekvaliteet (Capon jt, 2021; Kernan jt, 2010) ning bioloogiline mitmekesisus (Woodward jt, 2010). Samuti tõuseb oht patogeenide (Harvell jt, 2002) ja võõrliikide (Nunes jt, 2019) ees.

Kliimamuutusest tingitud fenoloogilist nihet on täheldatud mitmetes taksonites (Visser ja Both, 2005). Euroopas nihkub kevadel sigivate kahepaiksete sigimisperiood aastate jooksul aina varasemaks (Beebee, 2002a; Scott jt, 2008; Bison jt, 2021). Kevadel varem sigivate populatsioonide järglased on väiksema kehasuurusega kui sama liigi hiljem sigivate populatsioonide järglased (Buss jt, 2021). Sellise fenoloogilise nihke tagajärjel hakkavad erinevate liikide sigimisperioodid aina enam kattuma ja tõuseb nii sigivate isendite kui ka kullestevaheline konkurents (Beebee, 2002a).

Inglismaal sigib kõre lisaks rannaniitudele ja luitealadele ka madalsoodes (Banks ja Beebee, 1988), mistõttu kattub nende levikuala osaliselt teiste kahepaiksete liikidega. Seal on uuritud, kuidas säärane fenoloogiline nihe võib jätta kõre ilma sobilike sigimispaikadeta, kuna ta vajab veekogu, kus puudub (või leidub vaid vähesel määral) teiste liikide kudu, või veekogu,

millest moonde läbinud noorloomad on juba lahkunud. (Banks ja Beebee, 1987a). Rohuja/või kärnkonna kulleste juuresolekul kulub kõre kullestel moonde läbimiseks vähemalt 40% kauem aega ning kulleled on kuni poole väiksemad (Banks ja Beebee, 1987b; Griffiths, 1991). Sellise erinevuse võivad põhjustada nii konkurents eri liiki kulleste vahel (Griffiths jt, 1991) kui ka kasvuinhibiitorid (parasiitsed rohevetikad perekonnast *Prototheca*) mis satuvad vette kulleste väljaheite kaudu (Beebee, 1991).

Sigimisperioodi varasemaks nihkumine ei ole ohtlik ainult isenditevahelise konkurentsi tõttu vaid ka seepärast, et see seab nii rändavad isendid, kudupallid kui ka noored kulleled järskude temperatuurilanguste tõttu ohtu. Järsu temperatuurilanguse järel ei ole rändama suundunud isenditel piisavalt aega, et uuesti taimestiku alla, pinnasesse või veekogu põhja peituda, kudupallid võivad läbi külmuda ning noored kulleled, kes on küll võimelised sügavamasse ja soojemasse vette ujuma, võivad jääkihi all hapnikupuudusesse surra.

Kõrgema õhutemperatuuri tõttu kuivavad osade kahepaiksete (nt rohukonn, rabakonn, kõre) sigimiseks kriitiliselt vajalikud madalad ja ajutised veekogud kiiremini ära ning püsiveekogud võivad soojeneda üle kulleste taluvuse piiri. Lisaks kiireneb soojemas vees taimestiku kasv ning tõuseb vetikate vohamise tõenäosus, mis toob endaga kaasa kullestele potentsiaalselt surmava hapnikusisalduse languse vees (Istvánovics jt, 2022). Nii veekogu soojenemise kui ka veekogu maksimaalse temperatuuri taluvus on liigiti erinev, kuid parasvöötme liikide kulleled võivad taluda veekogu soojenemist keskmiselt kuni 9,4 °C võrra (Duarte jt, 2012). Täpsem veekogu temperatuurimuutuste taluvuse ulatus oleneb nii kulleste arengustaadiumist kui ka sellest, missuguse keskmise veetemperatuuriga (14–28 °C) veekogus kulleled kooruvad. Kõige väiksem taluvuse ulatus on kullestel enne jäsemete tekkimist (Gosneri staadiumid 24–26), mil talutakse minimaalselt 7–8 °C, kuid seda vaid lühiajaliselt, ning maksimaalselt 25–32 °C (Ruthsatz jt, 2022 joonis 1).

Eeldusel, et vee temperatuur ei tõuse üle kulleste taluvuse piiri, võib aidata soojem temperatuur vältida ohtu, et aina kiiremini kuivavates veekogudes ei jõua kulleled läbida moonet enne ajutise veekogu täielikku kadumist (O'Regan jt, 2014). Kuivavas veekogus tõusevad nii vee temperatuur kui kulleste tihedus, mille tagajärjel läbivad kulleled metamorfoosi viimased staadiumid kiiremini, kuid tõuseb ka kulleste suremus (Loman, 2002; Szekely jt, 2017). See aga ei ole jätkusuutlik, kuna soojema temperatuuri juures ning

kiiremini arenevad isendid on tihti väiksema kehasuurusega kui madalama temperatuuri juures aeglasemalt arenenud isendid (Dastansara jt, 2017). Väiksema kehasuurusega isendid on vähem konkurentsivõimelised ning nõrgema immuunsüsteemiga, mistõttu langevad nad tõenäolisemalt kiskluse ohvriks, hukuvad toidupuuduse tõttu või ei suuda vastu pidada muudele keskkonnastressoritele (Wu jt, 2018).

Vee pH on tegur, mida on looduslikus keskkonnas keeruline uurida, kuna sellel on väga tugev koosmõju teiste vee omadustega (Beattie ja Tyler-Jones, 1992; Dolmen ja Skei, 2006; Dolmen jt, 2009). Kahepaiksete võimet happelisele keskkonnale vastu pidada võivad mõjutada nt vee Ca^{2+} , Na^+ ja huumuse sisaldus (Dolmen jt, 2009), orgaaniliste hapete sisaldus (Barth ja Wilson, 2010), toidu kättesaadavus (Sadinski ja Dunson, 1992).

Kahepaiksed eelistavad sigimisveekogusid, mille $\text{pH} > 5$ (Dolmen jt, 2009), kuid sobilike elu- ja sigimispaikade kadumise (Pulliam ja Danielson, 1991) või kasutusel olevate sigimispaikade hapestumise (Haines, 1981) tagajärjel võivad nad olla sunnitud sigima ebasobilikes veekogudes, mille pH on nende taluvuse piirimail ($\text{pH} < 5$) (Glos jt, 2003). Happelistemates veekogudes, näiteks rabalaugastes, sigivad rabakonnad on järglaste elujõulisuse nimel investeerinud munade rohkuse asemel munade suurusesse. Nende rabakonnade kudupalli kogumass on sama võrreldes vähem happelistes vees sigivate rabakonnade kudupalli kogumassiga, kuid nende munad on suuremad ning neid on kudupallis kokku vähem (Räsänen jt, 2005). Suuremad munad sisaldavad rohkem toitaineid (Komoroski jt, 1998), mis võib leevendada kullestel metaboolset stressi, mida liialt happeline keskkond tekitab (Räsänen jt, 2008). Lisaks kooruvad suurematest munadest suuremad kullused (Martin ja Pfennig, 2010), mis leevendab happelise keskkonna mõju noorloomade metamorfoosijärgsele suurusel. Kuigi suuremad munad tagavad individuaalsete isendite elujõulisuse, võib selline lõivsuhe viia lõpuks populatsiooni olulise kahanemiseni.

Vee elektrijuhtivus aitab kahepaiksetel muuhulgas toime tulla ka hapestressiga. Ca^{2+} ja Mg^{2+} lisamine vette Kanadas (Freda ja Dunson, 1985) ning kerge lupjamine nii Skandinaavias (Dolmen jt, 2009), Inglismaal (Beattie ja Milner, 1993) kui Hollandis (Bellemakers ja van Dam, 1992) on olnud efektiivsed viisid langetada kahepaiksete suremust näiteks happevihmade tõttu hapestunud veekogudes.

UV-B kiirguse intensiivistumist on toodud esile kui potentsiaalset tegurit kahepaiksete arvukuse vähenemises (Blaustein jt, 1994), kuid selle negatiivne mõju on liigispetsiifiline ja vähe uuritud (Blaustein ja Belden, 2003). Erinevate liikide kudu ja kulleste varieeruv tolerantsus UV-B kiirgusele võib olla tingitud erinevusest DNA-parandustegevuses (Blaustein jt, 1994), kudu ja kulleste melaniinisalduses (Hofer ja Mokri, 2000) ning kudu asetusel (Palen jt, 2005). Liikidel, kelle kudu ja kullesed on tumedat värvi (rohke melaniinisaldusega) ning kes sigivad päikesele avatud veekogudes, avaldab UV-B kiirgus vähest negatiivset mõju (Häkkinen jt, 2001). Liikidel, kes sigivad veesiseses taimestikuga veekogudes, on täheldatud kulleste trendi varjuda otsese päikesevalguse eest (Connolly jt, 2011).

Kõige enam väljendub negatiivne UV-B kiirguse mõju kahepaiksetele kaudsel viisil, aeglustades kulleste kasvu (Pahkala jt, 2001) ning nõrgestades nende immuunsust (Ceccato jt, 2016). Kuna UV-B kiirguse otsesest negatiivset mõju on täheldatud vaid *ex situ*, on selle roll kahepaiksete arvukuse vähenemises kahtluse all (Licht, 2003).

Põllumajandusliku tegevuse ja kahepaiksete arvukuse vahel on täheldatud tugevat negatiivset suhet (Hamer jt, 2004; Piha, 2006; Arntzen jt, 2017). Siiski ei ole leitud, et põllumajanduses kasutusel olevad väetised oleksid kahepaiksetele otseselt surmavad või kahjulikud. Otsene kokkupuude väetistega, nt hetkel, mil põldu väetatakse või vahetult peale seda, võib olla õhukese ja vett läbilaskva nahaga kahepaiksetele kahjulik või koguni surmav (Ilha ja Schiesari, 2014), kuid väetise jäägid, mis jõuavad kahepaiksete sigimisveekogudesse, ei pruugi olla nende veekogude kasutusele mitte-võtmise põhjuseks (Loman ja Lardner, 2006).

Ammoniaak ega nitrit ei püsi keskkonnas piisavalt kaua, et veorganisme oluliselt mõjutada ning nitraadi mürgisust ei ole täheldatud, mistõttu on kahtluse all lämmastikväetiste otsene kahjulik mõju kahepaiksetele, nende arengule ja suremusele (Oldham jt, 1997; Mann jt, 2009). Kuigi neil võib puududa otsene mõju kahepaiksete ellujäämisele ja arengule, on kaudne mõju olemas. Näiteks põhjustab lämmastikväetiste liigkasutamine veekogude eutrofeerumist (Nijboer ja Verdonschot, 2004). Veekogu rohketoitelisusest tingitud taimestiku intensiivistunud kasv ning vetikate vohamine langetavad oluliselt veekogu hapnikusaldust ja varjavad veekogu päikese eest (Yang jt, 2008), mis võib mõjuda kudule ja kullestele surmavalt (Mann jt, 2009). Kuigi väetiste ja pestitsiidide jäägid vees ei pruugi

olla täiskasvanud isenditele ega kullestele otseselt surmavad, avalduvad nende negatiivsed tagajärjed koosmõjus teiste keskkonnastressoritega, näiteks põuaga (Piha, 2006). Neid negatiivseid tagajärgi ja kahepaiksete populatsioonide vähenemist aitab vältida maastiku heterogeensuse (mikroelupaikade mitmekesisuse) säilitamine (McCaffery jt, 2014).

Põllumajandusmaal leiduvates veekogudes, kus taimestik ei voha, kuid lämmastikühendite kontsentratsioon on kõrgem kui looduslikes veekogudes, ei esine kudul ega kullestel kõrgemat suremust ega rohkem arengulisi anomaaliaid kui looduslikus veekogus kasvanud kullestel (Loman ja Lardner, 2006; Wagner jt, 2014). Veekogudes, kus lämmastikühendite kontsentratsioon ei tõuse piisavalt kõrgele, et olla surmav, kus on väiksem toidukonkurents, puuduvad kalad ning on kõrgem pH ja elektrijuhtivus, on optimaalsed tingimused kulleste arenguks. Sellest võib järeldada, et näiliselt sigimiseks sobilikud veekogud põllumajandusmaal ei ole kasutusel pigem maastiku omaduste tõttu ning vee keemiline koostis ei ole sellisel juhul sigimispaika otsivate kahepaiksete jaoks otsustav faktor.

Sigimisrände ajal liiguvad täiskasvanud kahepaiksed sigimisveekogu poole võimalikult otse (Sinsch, 1988), suurendades nõnda tõenäosust, et nad hukuvad teel sigimisveekogu juurde (teed ületades, veepuudusesse vms). Inimhäiringutega maastikel valib enamus kahepaikseid ka sigimisrände ajal võimalusel ohutuma, kuid veidi pikema marsruudi (Vos jt, 2007), mistõttu on kahepaiksete arvukuse ja leviku säilitamise jaoks kriitiline, et potentsiaalsed sigimisveekogud, ka põllumajandusmaastikul, oleks ühendatud kahepaiksete liikumist toetavate roheribadega (Maes jt, 2008; Couto jt, 2017). Heterogeenne maastik sigimisveekogude ümber on eriti oluline noorloomadele, kelle jaoks on häiringutega maastike ületamine raskem ja potentsiaalsellelaalne võrreldes täiskasvanud isenditega (Vos jt, 2007). Spetsiaalselt kahepaiksete vajadusi arvestavate veekogude rajamine (muuhulgas olemasolevate looduslike veekogude lähedusse) on efektiivne meetod taastada kahepaiksete arvukust ja mitmekesisust langenud kvaliteediga maastikel (Magnus ja Rannap, 2019).

Erinevad majandataval maal paiknevad tehislikud veekogud (kaevatud konnatiigid, sügavad rattarööpad, muud lohud pinnases) on oma omaduste poolest kahepaiksete sigimiseks sobilikud. Need on tihti madalad, ajutised, kiiresti soojenevad, vähese veesisese taimestikuga ning laugete kallastega veesilmad. Veekogud, mis asuvad kahepaiksetele sobilikest maismaaelupaikadest kaugel, kuid kuhu tugevamad täiskasvanud isendid võivad siiski jõuda,

jäetakse lõpuks maha, kuna noorloomad, kes on väiksemad ja keskkonnatingimuste suhtes tundlikumad, ei pääse homogeense (ühetaolise, vähese mikroelupaikade mitmekesisusega) maastiku tõttu veekogu juurest maismaaelupaikadeni ega talvitumiskohtadeni.

Võrreldes teiste selgrootute taksonitega, on valgusreostuse mõju kahepaiksetele (ja ka roomajatele) vähe uuritud (Falcón jt, 2020), kuid on täheldatud, et selle mõju on tugevalt liigispetsiifiline. Valgusreostus vähendab selgroogsetes melatoniini tootmist (Gaston jt, 2013; Grubisic jt, 2019), millel on hulk olulisi tagajärgi. Kahepaiksetes mängib melatoniin rolli värvuse muutuses, kehatemperatuuri regulatsioonis ja põhjustab enneaegset suguküpseks saamist (Tan jt, 2010). Häiritud melatoniini metabolism võib seetõttu mõjutada kahepaiksete sigimisedukust. Valgusreostuse rolli sigimisedukuse languses on täheldatud ka paljudel linnuliikidel, näiteks musträstastel (Dominoni jt, 2013) ja kuldnokkadel (Rowan, 1938). Sarnaselt lindudele, on kahepaiksete sigimine tugevalt hooajaline, mis tähendab seda, et sigimisperioodi ja suguküpsuse saavutamise asünkroonsus võivad oluliselt langetada kahepaiksete kohasust. Lisaks seab valgusreostus kahepaiksed suuremasse ohtu nii parasiitide (May jt, 2019) kui ka öiste kiskjate (Sanders jt, 2021) ees, mis tõstab nii täiskasvanud sigivate isendite kui ka kulleste ja noorloomade suremust.

Kliimamuutusest tulenev temperatuuri tõus soodustab patogeenide levikut ja arengut ning tõstab epideemiate esinemise sagedust ning mõjutatud liikide suremust (Harvell jt, 2002). Ülemaailmselt mängib kahepaiksete arvukuse languses olulist rolli seenhaigus tsütriit (haigustekitajaks *Batrachochytrium dendrobatidis*, edaspidi Bd) (Fisher ja Garner, 2020), kus suremus nakatunud isendite seas on 90–100% (Kilpatrick jt, 2010). Temperatuuri tõus soodustab Bd levikut (Bosch jt, 2007) ning kliimamuutusega kaasnevad järsud ilmastikutingimuste muutused nõrgestavad kahepaiksete immuunsüsteemi ja muudavad nad haigustele vastuvõtlikumaks (Rollins-Smith, 2017).

Bd kasvuks optimaalne temperatuurivahemik on 17–23 °C ning haigustekitaja hukkub, kui temperatuur on < 0 °C või > 29 °C (Sonn jt, 2017). Kulleste seas on Bd-sse nakatumine suurim just madalamatel temperatuuridel (7,3–12,6 °C) (Fernández-Beaskoetxea jt, 2015). Kõrge vee temperatuur (Bloom jt, 2015) ja pikad põuaperioodid (Terrell jt, 2014) vähendavad Bd nakkuse intensiivsust ja nakatunud isendite suremust, kuid säärsed ekstreemsed

keskkonna- ja temperatuuritingimused mõjuvad kahepaiksete ellujäävusele ja arengule negatiivselt (Ujszegi jt, 2022; Walls jt, 2013).

Kahepaiksete kudu seda haigust ei kanna (Marantelli jt, 2004; Bancroft jt, 2011) ning kuigi kullesed võivad olla nakatunud (enamus nakatub 25. arengustaadiumis), ei ole see neile surmav. Bd kasvab keratiniseerunud pindadel, mistõttu kannavad kullesed Bd-d vaid oma suul ja hammastel ning hilisematel arengustaadiumitel ka tagajalgadel. Kuna arengustaadiumitel 41–42 on kahepaiksete tsütriiti nakatumise tase kõige madalam, oleks see optimaalne hetk seenhaiguse raviks (Marantelli jt, 2004). *Ex situ* on tõestatud fungitsiidide võimet kas ravida erinevas arengustaadiumites või vähendada nakatumist ning seeläbi tõsta kahepaiksete ellujäävust (Internet 4). *In situ* on leitud, et fungitsiidide kasutus võib küll ajutiselt ravida kahepaikseid või vähendada nakatumist ning tõsta ellujäävust, kuid pikas perspektiivis on see ebaefektiivne ning nii nakatumine kui suremus tõusevad paari aasta vältel ravi-eelsetele tasemetele (Knapp jt, 2022).

6. KOKKUVÕTE

Töö eesmärk on olemasoleva kirjanduse põhjal tuvastada olulisemad põhja-parasvöötme kahepaikseid mõjutavad keskkonnategurid ning kirjeldada nende mõju kahepaiksete sigimisele ja selle edukusele. Töös kirjeldatakse keskkonnategurite mõju kahepaiksete kevadisele sigimisrändele, sigimisperiodile ning kudu ja kulleste arengule. Lisaks arutletakse selle üle, kuidas kliimamuutuse ja inimtegevuse tagajärjel muutuv keskkond võib mõjutada kahepaiksete sigimisedukust ja arvukust.

Sigimisrände ajal mõjutavad kahepaikseid kõige enam õhutemperatuur, sademete hulk ning läbitava maastiku omadused. Rändeedukusel on positiivne suhe ööpäeva keskmise ning öise keskmise temperatuuriga, sademete hulgaga, maastiku heterogeensusega. Negatiivne suhe on rändetele jääva põllumajandusliku maastiku ja sõiduteedega ning põuaperioodidega.

Sigimisperiodil mõjutavad kahepaikseid lisaks temperatuurile ja sademetele ka veekogu keemilised omadused ja valgusreostus. Sigimisaktiivsusel ja -edukusel on positiivne suhe nii õhu- kui veekogu temperatuuriga, sademete hulgaga, veekogu hapnikusisaldusega ning veekogu pH-ga. Negatiivne suhe on valgusreostusega.

Kahepaiksete kudu ja kulleste arengut mõjutavad veekogu temperatuur, selle füüsikalise-keemilised omadused, UV-B kiirgus ning valgusreostus. Kudu ja kulleste arengu edukusel on positiivne suhe vee temperatuuriga, vee pH-ga ja vee elektrijuhtivusega. Negatiivne suhe on vee soolsusega, UV-B kiirgusega, valgusreostusega, isenditevahelise konkurentsiga ja põllumajandusliku tegevusega.

Kliimamuutuse ja inimtegevuse tagajärjel muutavas keskkonnas jätkub kahepaiksete elupaikade kvaliteedi kehvenemine ja kadumine ning intensiivistub antropogeensete tegurite ja patogeenide negatiivne mõju nende arvukusele. Õhutemperatuuri tõusu ning sagenevate põuaperioodide tõttu kuivavad kahepaiksete sigimisveekogud kiiremini kui kulleled areneda jõuavad ning vee temperatuur võib tõusta üle kulleste taluvuse piiri. Põllumajandusliku maa ning teedevõrgustiku laienemine killustab kahepaiksete elupaiku ning suurendab rändavate kahepaiksete suremust. Kahepaiksete sigimisedukust ning arvukust aitab säilitada maastiku heterogeensuse säilimine ja säilitamine (nt roheribade ja sigimisveekogude rajamine).

Väga mitme keskkonnateguri mõju on liigispetsiifiline ning erineb isegi populatsiooniti, mistõttu on vaja uurida põhjalikumalt nt valgusreostuse, tõusva õhu- ja vee temperatuuri ja põllumajanduslike maastike mõju populatsiooni tasemel. Lisaks *in situ* uuringutele tuleks võimalusel viia läbi ka *ex situ* uuringuid, et saada täpsemad andmed vaid ühe teguri kohta ning vähendada tegurite koosmõjusid.

7. SUMMARY

Environmental factors influencing breeding and reproductive success of northern temperate amphibians

The aim of this bachelor's thesis is to identify the most important environmental factors affecting northern-temperate amphibians based on existing literature and to describe their effect on amphibian breeding and reproductive success. Environmental factors influencing amphibian spring breeding migration, breeding period and the development of spawn and tadpoles are described. The ways in which the changing environment due to climate change and human activity may affect the reproductive success and abundance of amphibians are discussed.

During the breeding migration, amphibians are most affected by the air temperature, the amount of precipitation and the characteristics of the terrain they pass through. Migration success correlates positively with the average day and night temperature, the amount of precipitation, and the heterogeneity of the landscape. There is a negative correlation with the agricultural landscape and roads along the migration route and with drought periods.

During the breeding season, amphibians are affected by temperature, precipitation, the chemical properties of the waterbody and light pollution. Breeding activity and reproductive success correlate positively with both air and water temperature, precipitation, water oxygen content and water pH. There is a negative correlation with light pollution.

The development of spawn and tadpoles is influenced by the temperature of the water, its physical and chemical properties, UV-B radiation and light pollution. Developmental success of spawn and tadpoles correlates positively with water temperature, water pH, and water electrical conductivity. There is a negative correlation with water salinity, UV-B radiation, light pollution, competition between individuals and agricultural activities.

In the changing environment resulting from climate change and human activity, amphibian habitats will continue to deteriorate and disappear, and the negative impact of anthropogenic factors and pathogens on amphibian abundance will intensify. Due to the increase in air

temperature and increasing periods of drought, the breeding pools of amphibians dry up faster than the tadpoles can develop and the water temperature may rise above the thermal tolerance of the tadpoles. The expansion of agricultural land and the road network fragments amphibian habitats and increases the mortality rate of migrating amphibians. Maintaining the heterogeneity of the landscape (e.g. building hedgerows and breeding ponds) helps to maintain the reproductive success and abundance of amphibians.

The effect of many environmental factors is species-specific and even differs from population to population, which is why it is necessary to study more thoroughly, for example, the effects of light pollution, rising temperatures and agricultural landscapes at the population level. In addition to *in situ* studies, *ex situ* studies should also be carried out, if possible, in order to obtain more accurate data on only one factor and to reduce the interactive effects of different factors.

8. TÄNUAVALDUS

Suurimat tänu on väärt minu juhendaja Elin Soomets-Alver, kelle suunavad küsimused ja kommentaarid, asjalikud nõuanded ja põhjatu kannatlikkus tegid selle töö valmimise võimalikuks. Töö valmimist toetasid lisaks minu pereliikmed, kes aitasid nii stiili- kui keeleteoimetusega. Mainimata ei saa jätta kõiki teemakaugeid sõpru ja tuttavaid, kes huvitusid töö sisust ning sisendasid minusse enesekindlust hetkedel, mil seda kõige enam vajasin. Aitäh!

9. KASUTATUD KIRJANDUS

Adrados, L. C., Rannap, R., ja Briggs, L. (2010). *Eesti Kahepaiksete Välimääräja* (2. tr).

Alin, I., ja Prisecaru, M. (2014). Observations On The Life Cycle And Reproductive Behaviorin Rana Dalmatina F. *Studii Si Cercetari Stiintifice Universitatea Bacau Seria Biologie, Xxiii*, 50–59.

Anderson, A. L., ja Brown, W. D. (2009). Plasticity Of Hatching In Green Frogs (Rana Clamitans) To Both Egg And Tadpole Predators. *Herpetologica*, 65(2), 207–213.

Andrén, C., Mårdén, M., ja Nilson, G. (1989). Tolerance To Low Ph In A Population Of Moor Frogs, Rana Arvalis, From An Acid And A Neutral Environment: A Possible Case Of Rapid Evolutionary Response To Acidification. *Oikos*, 56(2), 215–223.
<https://doi.org/10.2307/3565339>

Ardón, M., Zeglin, L. H., Utz, R. M., Cooper, S. D., Dodds, W. K., Bixby, R. J., Burdett, A. S., Follstad Shah, J., Griffiths, N. A., Harms, T. K., Johnson, S. L., Jones, J. B., Kominoski, J. S., Mcdowell, W. H., Rosemond, A. D., Trentman, M. T., Van Horn, D., ja Ward, A. (2021). Experimental Nitrogen And Phosphorus Enrichment Stimulates Multiple Trophic Levels Of Algal And Detrital-Based Food Webs: A Global Meta-Analysis From Streams And Rivers. *Biological Reviews*, 96(2), 692–715. <https://doi.org/10.1111/Brv.12673>

Arnfield, H., Grant, R., Monk, C., ja Uller, T. (2012). Factors Influencing The Timing Of Spring Migration In Common Toads (Bufo Bufo). *Journal Of Zoology*, 288(2), 112–118.
<https://doi.org/10.1111/J.1469-7998.2012.00933.X>

Arntzen, J. W., Abrahams, C., Meilink, W. R. M., Iosif, R., ja Zuiderwijk, A. (2017). Amphibian Decline, Pond Loss And Reduced Population Connectivity Under Agricultural Intensification Over A 38 Year Period. *Biodiversity And Conservation*, 26(6), 1411–1430.
<https://doi.org/10.1007/S10531-017-1307-Y>

Bancroft, B. A., Han, B. A., Searle, C. L., Biga, L. M., Olson, D. H., Kats, L. B., Lawler, J. J., ja Blaustein, A. R. (2011). Species-Level Correlates Of Susceptibility To The Pathogenic Amphibian Fungus Batrachochytrium Dendrobatidis In The United States. *Biodiversity And Conservation*, 20(9), 1911–1920. <https://doi.org/10.1007/S10531-011-0066-4>

- Banks, B., ja Beebee, T. J. C. (1986). Climatic Effects On Calling And Spawning Of The Natterjack Toad *Bufo calamita*: Discriminant Analyses And Applications For Conservation Monitoring. *Biological Conservation*, 36(4), 339–350. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(86\)90009-1](https://doi.org/10.1016/0006-3207(86)90009-1)
- Banks, B., ja Beebee, T. J. C. (1987a). Factors Influencing Breeding Site Choice By The Pioneering Amphibian *Bufo calamita*. *Holarctic Ecology*, 10(1), 14–21.
- Banks, B., ja Beebee, T. J. C. (1987b). Spawn Predation And Larval Growth Inhibition As Mechanisms For Niche Separation In Anurans. *Oecologia*, 72(4), 569–573. <https://doi.org/10.1007/Bf00378984>
- Banks, B., ja Beebee, T. J. C. (1988). Reproductive Success Of Natterjack Toads *Bufo calamita* In Two Contrasting Habitats. *Journal Of Animal Ecology*, 57(2), 475–492. <https://doi.org/10.2307/4919>
- Barth, B. J., ja Wilson, R. S. (2010). Life In Acid: Interactive Effects Of Ph And Natural Organic Acids On Growth, Development And Locomotor Performance Of Larval Striped Marsh Frogs (*Limnodynastes peronii*). *Journal Of Experimental Biology*, 213(8), 1293–1300. <https://doi.org/10.1242/jeb.028472>
- Beattie, R. C., ja Milner, R. J. A. A. G. P. (1993). Embryonic And Laryal Survival Of The Common Frog (*Rana temporaria* L) In Acidic And Limed Ponds. *Herpetological Journal*, 3(1), 43–48.
- Beattie, R. C., ja Tyler-Jones, R. (1992). The Effects Of Low Ph And Aluminum On Breeding Success In The Frog *Rana temporaria*. *Journal Of Herpetology*, 26(4), 353–360. <https://doi.org/10.2307/1565111>
- Beebee, T., Fleming, V., ja Race, D. (1993). Characteristics Of Natterjack Toad Breeding Sites On A Scottish Saltmarsh. *Herpetological Journal*, 3, 68–69.
- Beebee, T. J. C. (1987). Eutrophication Of Heathland Ponds At A Site In Southern England: Causes And Effects, With Particular Reference To The Amphibia. *Biological Conservation*, 42(1), 39–52. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(87\)90051-6](https://doi.org/10.1016/0006-3207(87)90051-6)

- Beebee, T. J. C. (1991). Purification Of An Agent Causing Growth Inhibition In Anuran Larvae And Its Identification As A Unicellular Unpigmented Alga. *Canadian Journal Of Zoology*, 69(8), 2146–2153. <https://doi.org/10.1139/Z91-300>
- Beebee, T. J. C. (2002a). Amphibian Phenology And Climate Change. *Conservation Biology*, 16. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.02109.x>
- Beebee, T. J. C. (2002b). The Natterjack Toad *Bufo calamita* In Ireland: Current Status And Conservation Requirements. *Irish Wildlife Manuals*, 10, 35.
- Bellemakers, M. J., ja Van Dam, H. (1992). Improvement Of Breeding Success Of The Moor Frog (*Rana Arvalis*) By Liming Of Acid Moorland Pools And The Consequences Of Liming For Water Chemistry And Diatoms. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)*, 78(1–3), 165–171. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(92\)90025-6](https://doi.org/10.1016/0269-7491(92)90025-6)
- Bison, M., Yoccoz, N. G., Carlson, B. Z., Klein, G., Laigle, I., Van Reeth, C., ja Delestrade, A. (2021). Earlier Snowmelt Advances Breeding Phenology Of The Common Frog (*Rana Temporaria*) But Increases The Risk Of Frost Exposure And Wetland Drying. *Frontiers In Ecology And Evolution*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2021.645585>
- Blaustein, A., Hoffman, P., Hokit, G., Kiesecker, J., Walls, S., ja Hays, J. (1994). Uv Repair And Resistance To Solar Uv-B In Amphibian Eggs: A Link To Population Declines? *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 91, 1791–1795. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.5.1791>
- Blaustein, A. R., ja Belden, L. K. (2003). Amphibian Defenses Against Ultraviolet-B Radiation. *Evolution ja Development*, 5(1), 89–97. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142x.2003.03014.x>
- Blaustein, A. R., ja Kiesecker, J. M. (2002). Complexity In Conservation: Lessons From The Global Decline Of Amphibian Populations. *Ecology Letters*, 5(4), 597–608. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00352.x>
- Blaustein, A. R., Walls, S. C., Bancroft, B. A., Lawler, J. J., Searle, C. L., ja Gervasi, S. S. (2010). Direct And Indirect Effects Of Climate Change On Amphibian Populations. *Diversity*, 2(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/D2020281>

- Blooi, M., Martel, A., Haesebrouck, F., Vercammen, F., Bonte, D., ja Pasmans, F. (2015). Treatment Of Urodelans Based On Temperature Dependent Infection Dynamics Of Batrachochytrium Salamandrivorans. *Scientific Reports*, 5. <https://doi.org/10.1038/Srep08037>
- Bosch, J., Carrascal, L. M., Durán, L., Walker, S., ja Fisher, M. C. (2007). Climate Change And Outbreaks Of Amphibian Chytridiomycosis In A Montane Area Of Central Spain; Is There A Link? *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1607), 253–260. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2006.3713>
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., ja Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat Loss And Extinction In The Hotspots Of Biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909–923. <https://doi.org/10.1046/J.1523-1739.2002.00530.X>
- Brzeziński, M., Eliava, G., ja Żmihorski, M. (2012). Road Mortality Of Pond-Breeding Amphibians During Spring Migrations In The Mazurian Lakeland, Ne Poland. *European Journal Of Wildlife Research*, 58(4), 685–693. <https://doi.org/10.1007/S10344-012-0618-2>
- Burggren, W. (1984). Transition Of Respiratory Processes During Amphibian Metamorphosis: From Egg To Adult. R. S. Seymour (Toim), *Respiration And Metabolism Of Embryonic Vertebrates: Satellite Symposium Of The 29th International Congress Of Physiological Sciences, Sydney, Australia, 1983* (Lk 31–53). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6536-2_3
- Burmeister, M. (2015). *Effects Of Temperature And Acidity On The Growth And Development Of Rana Arvalis Larvae*. <https://doi.org/10.13140/Rg.2.1.2242.4805>
- Buskirk, J. V. (2003). Habitat Partitioning In European And North American Pond-Breeding Frogs And Toads. *Diversity And Distributions*, 9(5), 399–410. <https://doi.org/10.1046/J.1472-4642.2003.00038.X>
- Buss, N., Swierk, L., ja Hua, J. (2021). Amphibian Breeding Phenology Influences Offspring Size And Response To A Common Wetland Contaminant. *Frontiers In Zoology*, 18(1), 31. <https://doi.org/10.1186/S12983-021-00413-0>

- Camargo, J. A., ja Alonso, A. (2006). Ecological And Toxicological Effects Of Inorganic Nitrogen Pollution In Aquatic Ecosystems: A Global Assessment. *Environment International*, 32(6), 831–849. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2006.05.002>
- Capon, S. J., Stewart-Koster, B., ja Bunn, S. E. (2021). Future Of Freshwater Ecosystems In A 1.5°C Warmer World. *Frontiers In Environmental Science*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2021.784642>
- Ceccato, E., Cramp, R. L., Seebacher, F., ja Franklin, C. E. (2016). Early Exposure To Ultraviolet-B Radiation Decreases Immune Function Later In Life. *Conservation Physiology*, 4(1), Cow037. <https://doi.org/10.1093/conphys/cow037>
- Christin, M. S., Ménard, L., Gendron, A. D., Ruby, S., Cyr, D., Marcogliese, D. J., Rollins-Smith, L., ja Fournier, M. (2004). Effects Of Agricultural Pesticides On The Immune System Of *Xenopus laevis* And *Rana pipiens*. *Aquatic Toxicology (Amsterdam, Netherlands)*, 67(1), 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2003.11.007>
- Connolly, J. C., Kress, B. L., Smith, G. R., ja Rettig, J. E. (2011). *Possible Behavioral Avoidance Of Uv-B Radiation And Sunlight In Wood Frog (Lithobates sylvaticus) Tadpoles*.
- Couto, A. P., Ferreira, E., Torres, R. T., ja Fonseca, C. (2017). Local And Landscape Drivers Of Pond-Breeding Amphibian Diversity At The Northern Edge Of The Mediterranean. *Herpetologica*, 73(1), 10–17.
- Crockett, J. G., Bailey, L. L., ja Muths, E. (2020). Highly Variable Rates Of Survival To Metamorphosis In Wild Boreal Toads (*Anaxyrus boreas boreas*). *Population Ecology*, 62(2), 258–268. <https://doi.org/10.1002/1438-390x.12044>
- Cushman, S. A. (2006). Effects Of Habitat Loss And Fragmentation On Amphibians: A Review And Prospectus. *Biological Conservation*, 128(2), 231–240. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.031>
- Dananay, K. L., ja Benard, M. F. (2018). Artificial Light At Night Decreases Metamorphic Duration And Juvenile Growth In A Widespread Amphibian. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1882), 20180367. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0367>

- Dastansara, N., Vaissi, S., Mosavi, J., ja Sharifi, M. (2017). Impacts Of Temperature On Growth, Development And Survival Of Larval Bufo (Pseudepidalea) Viridis (Amphibia: Anura): Implications Of Climate Change. *Zoology And Ecology*, 27, 1–7. <https://doi.org/10.1080/21658005.2017.1360037>
- De Wijer, P., P.J. W., ja R.S. O. (2003). Amphibian Decline And Aquatic Pollution: Effects Of Nitrogenous Fertiliser On Survival And Development Of Larvae Of The Frog Rana Temporaria. *Applied Herpetology*, 1, 3–12. <https://doi.org/10.1163/157075403766451180>
- Dervo, B. K., Bærum, K. M., Skurdal, J., ja Museth, J. (2016). Effects Of Temperature And Precipitation On Breeding Migrations Of Amphibian Species In Southeastern Norway. *Scientifica*, 2016, 3174316. <https://doi.org/10.1155/2016/3174316>
- Dias, K. S., Dosso, E. S., Hall, A. S., Schuch, A. P., ja Tozetti, A. M. (2019). Ecological Light Pollution Affects Anuran Calling Season, Daily Calling Period, And Sensitivity To Light In Natural Brazilian Wetlands. *The Science Of Nature*, 106(7), 46. <https://doi.org/10.1007/S00114-019-1640-Y>
- Dolmen, D., ja Skei, J. K. (2006). Effects Of Ph, Aluminium, And Soft Water On Larvae Of The Amphibians Bufo Bufo And Triturus Vulgaris. *Canadian Journal Of Zoology*, 84, 1668–1677. <https://doi.org/10.1139/Z06-166>
- Dolmen, D., Skei, J. K., ja Inggard, B. (2009). Scandinavian Amphibians: Their Aquatic Habitat And Tolerance. *Fauna Norvegica*, 26. <https://doi.org/10.5324/Fn.V26i0.570>
- Dominoni, D. M., Quetting, M., ja Partecke, J. (2013). Long-Term Effects Of Chronic Light Pollution On Seasonal Functions Of European Blackbirds (Turdus Merula). *Plos One*, 8(12), E85069. <https://doi.org/10.1371/Journal.Pone.0085069>
- Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltrán, J. F., Martí, D. A., Richter-Boix, A., ja Gonzalez-Voyer, A. (2012). Can Amphibians Take The Heat? Vulnerability To Climate Warming In Subtropical And Temperate Larval Amphibian Communities. *Global Change Biology*, 18(2), 412–421. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2011.02518.X>

Eddy, F. (1975). The Effect Of Calcium On Gill Potentials And On Sodium And Chloride Fluxes In The Goldfish, *Carassius Auratus*. *Journal Of Comparative Physiology B*, 96, 131–142. <https://doi.org/10.1007/Bf00706593>

Elmberg, J. (1990). Long-Term Survival, Length Of Breeding Season, And Operational Sex Ratio In A Boreal Population Of Common Frogs, *Rana Temporaria* L. *Canadian Journal Of Zoology*, 68(1), 121–127. <https://doi.org/10.1139/Z90-017>

Eriksson, P. (S.A.). *Critical Thermal Minimum Of The Embryonic Development In The Common Frog (Rana Temporaria)*.

Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C., ja Hicks, D. (2020). Exposure To Artificial Light At Night And The Consequences For Flora, Fauna, And Ecosystems. *Frontiers In Neuroscience*, 14. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnins.2020.602796>

Fan, W., Huang, M., Xu, J., Zhang, M., Jiang, Y., Cai, M., Sun, H., ja Li, X. (2021). Transcriptome Analysis Reveals The Effects Of Temperature On Growth In Tadpoles Of Spiny-Bellied Frog (*Quasipaa Boulengeri*). *Aquaculture International*, 29(3), 925–939. <https://doi.org/10.1007/S10499-021-00664-Y>

Fisher, M. C., ja Garner, T. W. J. (2020). Chytrid Fungi And Global Amphibian Declines. *Nature Reviews Microbiology*, 18(6), Article 6. <https://doi.org/10.1038/S41579-020-0335-X>

Freda, J., ja Dunson, W. A. (1984). Sodium Balance Of Amphibian Larvae Exposed To Low Environmental Ph. *Physiological Zoology*, 57(4), 435–443.

Freda, J., ja Dunson, W. A. (1985). The Influence Of External Cation Concentration On The Hatching Of Amphibian Embryos In Water Of Low Ph. *Canadian Journal Of Zoology*, 63(11), 2649–2656. <https://doi.org/10.1139/Z85-396>

Gaston, K. J., Bennie, J., Davies, T. W., ja Hopkins, J. (2013). The Ecological Impacts Of Nighttime Light Pollution: A Mechanistic Appraisal. *Biological Reviews*, 88(4), 912–927. <https://doi.org/10.1111/Brv.12036>

- Gittins, S. P., Parker, A. G., ja Slater, F. M. (1980). Population Characteristics Of The Common Toad (*Bufo Bufo*) Visiting A Breeding Site In Mid-Wales. *Journal Of Animal Ecology*, 49(1), 161–173. <https://doi.org/10.2307/4281>
- Gleeson, T., Petrovan, S., ja Muir, A. (2018). The Effect Of Rainfall Upon The Behaviour And Use Of Under-Road Culverts In Four Amphibian Species. *Bioscience Horizons: The International Journal Of Student Research*, 11, Hzz001. <https://doi.org/10.1093/Biohorizons/Hzz001>
- Glos, J., Grafe, U., Rödel, M.-O., ja Linsenmair, K. E. (2003). Geographic Variation In Ph Tolerance Of Two Populations Of The European Common Frog, *Rana Temporaria*. *Journal Information*, 2003.
- Gosner, K. L. (1960). A Simplified Table For Staging Anuran Embryos And Larvae With Notes On Identification. *Herpetologica*, 16(3), 183–190.
- Greenberg, D. A., ja Palen, W. J. (2021). Hydrothermal Physiology And Climate Vulnerability In Amphibians. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1945), 20202273. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2020.2273>
- Griffis-Kyle, K. L. (2007). Sublethal Effects Of Nitrite On Eastern Tiger Salamander (*Ambystoma Tigrinum Tigrinum*) And Wood Frog (*Rana Sylvatica*) Embryos And Larvae: Implications For Field Populations. *Aquatic Ecology*, 41(1), 119–127. <https://doi.org/10.1007/S10452-006-9047-1>
- Griffiths, R. A. (1991). Competition Between Common Frog, *Rana Temporaria*, And Natterjack Toad, *Bufo Calamita*, Tadpoles: The Effect Of Competitor Density And Interaction Level On Tadpole Development. *Oikos*, 61(2), 187–196. <https://doi.org/10.2307/3545336>
- Griffiths, R. A., Edgar, P. W., ja Wong, A. L.-C. (1991). Interspecific Competition In Tadpoles: Growth Inhibition And Growth Retrieval In Natterjack Toads, *Bufo Calamita*. *Journal Of Animal Ecology*, 60(3), 1065–1076. <https://doi.org/10.2307/5431>
- Grubisic, M., Haim, A., Bhusal, P., Dominoni, D. M., Gabriel, K. M. A., Jechow, A., Kupprat, F., Lerner, A., Marchant, P., Riley, W., Stebelova, K., Van Grunsven, R. H. A., Zeman, M., Zubidat, A. E., ja Hölker, F. (2019). Light Pollution, Circadian Photoreception,

And Melatonin In Vertebrates. *Sustainability*, 11(22), Article 22.
<https://doi.org/10.3390/Su11226400>

Gustafson, D. H., Andersen, A. S. L., Mikusiński, G., ja Malmgren, J. C. (2009). Pond Quality Determinants Of Occurrence Patterns Of Great Crested Newts (*Triturus cristatus*). *Journal Of Herpetology*, 43(2), 300–310.

Gustafson, D., Pettersson, C., ja Malmgren, J. (2006). Great Crested Newts (*Triturus cristatus*) As Indicators Of Aquatic Plant Diversity. *Herpetological Journal*, 16, 347–352.

Haataja, M., Laurila, A., ja Merilä, J. (2002). Effects Of Ultraviolet-B Radiation On Common Frog *Rana temporaria* Embryos From Along A Latitudinal Gradient. *Oecologia*, 133, 458–465. <https://doi.org/10.1007/S00442-002-1058-6>

Hader, D. P. (2000). Effects Of Solar Uv-B Radiation On Aquatic Ecosystems. *Advances In Space Research: The Official Journal Of The Committee On Space Research (Cospar)*, 26(12), 2029–2040. [https://doi.org/10.1016/S0273-1177\(00\)00170-8](https://doi.org/10.1016/S0273-1177(00)00170-8)

Haines, T. A. (1981). Acidic Precipitation And Its Consequences For Aquatic Ecosystems: A Review. *Transactions Of The American Fisheries Society*, 110(6), 669–707. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1981\)110<669:Apacif>2.0.Co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1981)110<669:Apacif>2.0.Co;2)

Hall, E. M., Brunner, J. L., Hutzenbiler, B., ja Crespi, E. J. (2020). Salinity Stress Increases The Severity Of Ranavirus Epidemics In Amphibian Populations. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1926), 20200062. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2020.0062>

Hamer, A. J., Makings, J. A., Lane, S. J., ja Mahony, M. J. (2004). Amphibian Decline And Fertilizers Used On Agricultural Land In South-Eastern Australia. *Agriculture, Ecosystems ja Environment*, 102(3), 299–305. <https://doi.org/10.1016/J.Agee.2003.09.027>

Hamer, A., ja McDonnell, M. (2008). Amphibian Ecology And Conservation In The Urbanising World: A Review. *Biological Conservation*, 141, 2432–2449. <https://doi.org/10.1016/J.Biocon.2008.07.020>

Harold, S. (2022). Salt-Stressed Frogs. *Nature Ecology ja Evolution*, 6(7), Article 7. <https://doi.org/10.1038/S41559-022-01789-W>

- Harrison, J., ja Smith, R. (2009). Effects Of Ultraviolet Radiation On The Productivity And Composition Of Freshwater Phytoplankton Communities. *Photochemical ja Photobiological Sciences : Official Journal Of The European Photochemistry Association And The European Society For Photobiology*, 8, 1218–1232. <https://doi.org/10.1039/B902604e>
- Hartel, T., Sas-Kovacs, I., Pernetta, A., ja Geltsch, I. (2007). The Reproductive Dynamics Of Temperate Amphibians: A Review. *North-Western Journal Of Zoology*, 3.
- Harvell, C. D., Mitchell, C. E., Ward, J. R., Altizer, S., Dobson, A. P., Ostfeld, R. S., ja Samuel, M. D. (2002). Climate Warming And Disease Risks For Terrestrial And Marine Biota. *Science*, 296(5576), 2158–2162. <https://doi.org/10.1126/Science.1063699>
- Hatch, A. C., Belden, L. K., Scheessele, E., ja Blaustein, A. R. (2001). Juvenile Amphibians Do Not Avoid Potentially Lethal Levels Of Urea On Soil Substrate. *Environmental Toxicology And Chemistry*, 20(10), 2328–2335. [https://doi.org/10.1897/1551-5028\(2001\)020<2328:Jadnap>2.0.Co;2](https://doi.org/10.1897/1551-5028(2001)020<2328:Jadnap>2.0.Co;2)
- Hayes, T. B., Collins, A., Lee, M., Mendoza, M., Noriega, N., Stuart, A. A., ja Vonk, A. (2002). Hermaphroditic, Demasculinized Frogs After Exposure To The Herbicide Atrazine At Low Ecologically Relevant Doses. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 99(8), 5476–5480. <https://doi.org/10.1073/Pnas.082121499>
- Hofer, R., ja Mokri, C. (2000). Photoprotection In Tadpoles Of The Common Frog, *Rana Temporaria*. *Journal Of Photochemistry And Photobiology B: Biology*, 59(1), 48–53. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(00\)00136-6](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(00)00136-6)
- Hopkins, W. A. (2007). Amphibians As Models For Studying Environmental Change. *Ilar Journal*, 48(3), 270–277. <https://doi.org/10.1093/Ilar.48.3.270>
- Hunn, J. B. (1985). Role Of Calcium In Gill Function In Freshwater Fishes. *Comparative Biochemistry And Physiology Part A: Physiology*, 82(3), 543–547. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(85\)90430-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(85)90430-X)
- Häder, D., Helbling, E., Williamson, C., ja Worrest, R. (2011). Effects Of Uv Radiation On Aquatic Ecosystems And Interactions With Climate Change. *Photochemical ja Photobiological Sciences : Official Journal Of The European Photochemistry Association*

And The European Society For Photobiology, 10, 242–260.
<https://doi.org/10.1039/C0pp90036b>

Häder, D.-P., E. Williamson, C., Wängberg, S.-Å., Rautio, M., C. Rose, K., Gao, K., Walter Helbling, E., P. Sinha, R., ja Worrest, R. (2015). Effects Of Uv Radiation On Aquatic Ecosystems And Interactions With Other Environmental Factors. *Photochemical ja Photobiological Sciences*, 14(1), 108–126. <https://doi.org/10.1039/C4pp90035a>

Häder, D.-P., Kumar, H. D., Smith, R. C., ja Worrest, R. C. (2007). Effects Of Solar Uv Radiation On Aquatic Ecosystems And Interactions With Climate Change. *Photochemical ja Photobiological Sciences: Official Journal Of The European Photochemistry Association And The European Society For Photobiology*, 6(3), 267–285.
<https://doi.org/10.1039/B700020k>

Häkkinen, J., Pasanen, S., ja Kukkonen, J. V. (2001). The Effects Of Solar Uv-B Radiation On Embryonic Mortality And Development In Three Boreal Anurans (*Rana Temporaria*, *Rana Arvalis* And *Bufo Bufo*). *Chemosphere*, 44(3), 441–446.
[https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(00\)00295-2](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(00)00295-2)

Ilha, P., ja Schiesari, L. (2014). Lethal And Sublethal Effects Of Inorganic Nitrogen On Gladiator Frog Tadpoles (*Hypsiboas Faber*, Hylidae). *Copeia*, 2014(2), 221–230.
<https://doi.org/10.1643/Ot-13-117>

Istvánovics, V., Honti, M., Torma, P., ja Kousal, J. (2022). Record-Setting Algal Bloom In Polymictic Lake Balaton (Hungary): A Synergistic Impact Of Climate Change And (Mis)Management. *Freshwater Biology*, 67. <https://doi.org/10.1111/Fwb.13903>

Jane, S. F., Hansen, G. J. A., Kraemer, B. M., Leavitt, P. R., Mincer, J. L., North, R. L., Pilla, R. M., Stetler, J. T., Williamson, C. E., Woolway, R. I., Arvola, L., Chandra, S., Degasperi, C. L., Diemer, L., Dunalska, J., Erina, O., Flaim, G., Grossart, H.-P., Hambright, K. D., ... Rose, K. C. (2021). Widespread Deoxygenation Of Temperate Lakes. *Nature*, 594(7861), Article 7861. <https://doi.org/10.1038/S41586-021-03550-Y>

Jin, P., Duarte, C. M., ja Agustí, S. (2017). Contrasting Responses Of Marine And Freshwater Photosynthetic Organisms To Uvb Radiation: A Meta-Analysis. *Frontiers In Marine Science*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/Fmars.2017.00045>

- Kernan, M., Battarbee, R., ja Moss, B. (2010). *Climate Change Impacts On Freshwater Ecosystems* (Lk 314). <https://doi.org/10.1002/9781444327397>
- Kiesecker, J. M. (2011). Global Stressors And The Global Decline Of Amphibians: Tipping The Stress Immunocompetency Axis. *Ecological Research*, 26(5), 897–908. <https://doi.org/10.1007/S11284-010-0702-6>
- Kilpatrick, A. M., Briggs, C. J., ja Daszak, P. (2010). The Ecology And Impact Of Chytridiomycosis: An Emerging Disease Of Amphibians. *Trends In Ecology ja Evolution*, 25(2), 109–118. <https://doi.org/10.1016/J.Tree.2009.07.011>
- Klaver, R. W., Peterson, C. R., ja Patla, D. A. (2013). Influence Of Water Conductivity On Amphibian Occupancy In The Greater Yellowstone Ecosystem. *Western North American Naturalist*, 73(2), 184–197.
- Knapp, R. A., Joseph, M. B., Smith, T. C., Hegeman, E. E., Vredenburg, V. T., Erdman, J. E., Boiano, D. M., Jani, A. J., ja Briggs, C. J. (2022). Effectiveness Of Antifungal Treatments During Chytridiomycosis Epizootics In Populations Of An Endangered Frog. *Peerj*, 10, E12712. <https://doi.org/10.7717/Peerj.12712>
- Komoroski, M. J., Nagle, R. D., ja Congdon, J. D. (1998). Relationships Of Lipids To Ovum Size In Amphibians. *Physiological Zoology*, 71(6), 633–641. <https://doi.org/10.1086/515989>
- Larsen, E. H. (2021). Dual Skin Functions In Amphibian Osmoregulation. *Comparative Biochemistry And Physiology Part A: Molecular ja Integrative Physiology*, 253, 110869. <https://doi.org/10.1016/J.Cbpa.2020.110869>
- Laurila, A. (1998). Breeding Habitat Selection And Larval Performance Of Two Anurans In Freshwater Rock-Pools. *Ecography*, 21(5), 484–494. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0587.1998.Tb00440.X>
- Licht, L. E. (2003). Shedding Light On Ultraviolet Radiation And Amphibian Embryos. *Bioscience*, 53(6), 551–561. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0551:Sloura\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0551:Sloura]2.0.Co;2)

- Loman, J. (2002). Temperature, Genetic And Hydroperiod Effects On Metamorphosis Of Brown Frogs *Rana Arvalis* And *R. Temporaria* In The Field. *Journal Of Zoology*, 258(1), 115–129. <https://doi.org/10.1017/S0952836902001255>
- Loman, J., ja Lardner, B. (2006). Does Pond Quality Limit Frogs *Rana Arvalis* And *Rana Temporaria* In Agricultural Landscapes? A Field Experiment. *Journal Of Applied Ecology*, 43(4), 690–700. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2006.01172.X>
- Lydersen, E., Korslund, L., Raddum, G., Dolmen, D., Wærvågen, S., ja Fjeld, E. (2020). Water Chemistry, Zooplankton And Benthos In Small Lakes Within The Distribution Area Of The Rare European Pool Frog *Pelophylax Lessonae* (Camerano) In Norway. *Fauna Norvegica*, 40, 109.
- Maes, J., Musters, C. J. M., ja Snoo, G. R. (2008). The Effect Of Agri-Environment Schemes On Amphibian Diversity And Abundance. *Biological Conservation*, 141, 635–645. <https://doi.org/10.1016/J.Biocon.2007.12.018>
- Magnus, R., ja Rannap, R. (2019). Pond Construction For Threatened Amphibians Is An Important Conservation Tool, Even In Landscapes With Extant Natural Water Bodies. *Wetlands Ecology And Management*, 27(2), 323–341. <https://doi.org/10.1007/S11273-019-09662-7>
- Mann, R. M., Hyne, R. V., Choung, C. B., ja Wilson, Scott. P. (2009). Amphibians And Agricultural Chemicals: Review Of The Risks In A Complex Environment. *Environmental Pollution*, 157(11), 2903–2927. <https://doi.org/10.1016/J.Envpol.2009.05.015>
- Marantelli, G., Berger, L., Speare, R., ja Keegan, L. (2004). Distribution Of The Amphibian Chytrid *Batrachochytrium Dendrobatidis* And Keratin During Tadpole Development. *Pacific Conservation Biology*, 10(3), 173.
- Marco, A., Cash, D., Belden, L. K., ja Blaustein, A. R. (2001). Sensitivity To Urea Fertilization In Three Amphibian Species. *Archives Of Environmental Contamination And Toxicology*, 40(3), 406–409. <https://doi.org/10.1007/S002440010190>
- Martin, R., ja Pfennig, D. (2010). Maternal Investment Influences Expression Of Resource Polymorphism In Amphibians: Implications For The Evolution Of Novel Resource-Use Phenotypes. *Plos One*, 5, E9117. <https://doi.org/10.1371/Journal.Pone.0009117>

- Mazerolle, M., ja Desrochers, A. (2005). Landscape Resistance To Frog Movements. *Canadian Journal Of Zoology*, 83. <https://doi.org/10.1139/Z05-032>
- May, D., Shidemantle, G., Melnick-Kelley, Q., Crane, K., ja Hua, J. (2019). The Effect Of Intensified Illuminance And Artificial Light At Night On Fitness And Susceptibility To Abiotic And Biotic Stressors. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)*, 251, 600–608. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.016>
- Mccaffery, R. M., Eby, L. A., Maxell, B. A., ja Corn, P. S. (2014). Breeding Site Heterogeneity Reduces Variability In Frog Recruitment And Population Dynamics. *Biological Conservation*, 170, 169–176. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.013>
- Mccallum, M. (2009). Amphibian Decline Or Extinction? Current Declines Dwarf Background Extinction Rate. *Journal Of Herpetology*, 41, 483–491. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2007\)41\[483:Adoecd\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2007)41[483:Adoecd]2.0.Co;2)
- Mendelson Iii, J., Lips, K., Gagliardo, R., Rabb, G., Collins, J., Diffendorfer, J., Daszak, P., D, R., Zippel, K., Lawson, D., Wright, K., Stuart, S., Gascon, C., Da Silva, H., Burrowes, P., Joglar, R., Marca, E., Lötters, S., Preez, L., ja Brodie Iii, E. (2006). Confronting Amphibian Declines And Extinctions. *Science (New York, N.Y.)*, 313, 48. <https://doi.org/10.1126/Science.1128396>
- Merila, J., Laurila, A., ja Haataja, M. (2000). Effects Of Ambient Uv-B Radiation On Early Development Of The Common Frog (*Rana Temporaria*) Embryos In The Subartic. *Annales Zoologici Fennici*, 37, 51–58.
- Mosavi, J., Vaissi, S., Dastansara, N., ja Sharifi, M. (2017). Effects Of Temperature On Growth, Development And Survival In Larvae Of *Pelophylax Ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Anura): Linking Global Warming To Amphibian Development. *Acta Zoologica Bulgarica*, 69, 541–546.
- Nahon, S., Charles, F., Lantoine, F., Vétion, G., Escoubeyrou, K., Desmalades, M., ja Pruski, A. M. (2010). Ultraviolet Radiation Negatively Affects Growth And Food Quality Of The Pelagic Diatom *Skeletonema Costatum*. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 383(2), 164–170. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.12.006>

- Neale, P. J., Williamson, C. E., Banaszak, A. T., Häder, D.-P., Hylander, S., Ossola, R., Rose, K. C., Wängberg, S.-Å., ja Zepp, R. (2023). The Response Of Aquatic Ecosystems To The Interactive Effects Of Stratospheric Ozone Depletion, Uv Radiation, And Climate Change. *Photochemical ja Photobiological Sciences*. <https://doi.org/10.1007/S43630-023-00370-Z>
- Nijboer, R. C., ja Verdonschot, P. F. M. (2004). Variable Selection For Modelling Effects Of Eutrophication On Stream And River Ecosystems. *Ecological Modelling*, 177(1), 17–39. <https://doi.org/10.1016/J.Ecolmodel.2003.12.050>
- Nunes, A. L., Fill, J. M., Davies, S. J., Louw, M., Rebelo, A. D., Thorp, C. J., Vimercati, G., ja Measey, J. (2019). A Global Meta-Analysis Of The Ecological Impacts Of Alien Species On Native Amphibians. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1897), 20182528. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2018.2528>
- Nyström, P., Birkedal, L., Dahlberg, C., ja Brönmark, C. (2002). The Declining Spadefoot Toad *Pelobates fuscus*: Calling Site Choice And Conservation. *Ecography*, 25, 488–498. <https://doi.org/10.1034/J.1600-0587.2002.250411.X>
- Obert, H.-J. (1975). The Dependence Of Calling Activity In *Rana esculenta* Linné 1758 And *Rana ridibunda* Pallas 1771 Upon Exogenous Factors (Ranidae, Anura). *Oecologia*, 18(4), 317–328. <https://doi.org/10.1007/Bf00345852>
- Oldham, R. S., Latham, D. M., Hilton-Brown, D., Towns, M., Cooke, A. S., ja Burn, A. (1997). The Effect Of Ammonium Nitrate Fertiliser On Frog (*Rana temporaria*) Survival. *Agriculture, Ecosystems ja Environment*, 61(1), 69–74. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01095-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01095-X)
- O'regan, S. M., Palen, W. J., ja Anderson, S. C. (2014). Climate Warming Mediates Negative Impacts Of Rapid Pond Drying For Three Amphibian Species. *Ecology*, 95(4), 845–855. <https://doi.org/10.1890/13-0916.1>
- Orizaola, G., ja Laurila, A. (2009). Intraspecific Variation Of Temperature-Induced Effects On Metamorphosis In The Pool Frog (*Rana lessonae*). *Canadian Journal Of Zoology*, 87, 581–588. <https://doi.org/10.1139/Z09-045>

- Pahkala, M., Laurila, A., ja Merilä, J. (2001). Carry-Over Effects Of Ultraviolet-B Radiation On Larval Fitness In *Rana Temporaria*. *Proceedings. Biological Sciences*, 268(1477), 1699–1706. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2001.1725>
- Palen, W. J., Williamson, C. E., Clauser, A. A., ja Schindler, D. E. (2005). Impact Of Uv-B Exposure On Amphibian Embryos: Linking Species Physiology And Oviposition Behaviour. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1569), 1227–1234. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2005.3058>
- Pecher, W. T., Al Madadha, M. E., Dassarma, P., Ekulona, F., Schott, E. J., Crowe, K., Gut, B. S., ja Dassarma, S. (2019). Effects Of Road Salt On Microbial Communities: Halophiles As Biomarkers Of Road Salt Pollution. *Plos One*, 14(9), E0221355. <https://doi.org/10.1371/Journal.Pone.0221355>
- Pesarakloo, A. (2015). Interactive Effects Of Temperature And Food Availability On The Marsh Frog (*Pelophylax Ridibundus*) Tadpoles In Western Iran. *Asian Journal Of Conservation Biology*, 4, 130–135.
- Phillips, J. (2019). *The Biomechanics And Evolution Of Air-Breathing In Anuran Tadpoles*. 94.
- Piha, H. (2006). *Impacts Of Agriculture On Amphibians At Multiple Scales*. <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/22396>
- Pittman, S. E., Osbourn, M. S., ja Semlitsch, R. D. (2014). Movement Ecology Of Amphibians: A Missing Component For Understanding Population Declines. *Biological Conservation*, 169, 44–53. <https://doi.org/10.1016/J.Biocon.2013.10.020>
- Pough, F. H., ja Wilson, R. (1977). Acid Precipitation And Reproductive Success Of *Ambystoma* Salamanders. *Water, Air, And Soil Pollution*, 7, 307–316. <https://doi.org/10.1007/Bf00284127>
- Pulliam, H. R., ja Danielson, B. J. (1991). Sources, Sinks, And Habitat Selection: A Landscape Perspective On Population Dynamics. *The American Naturalist*, 137, S50–S66.
- Rannap, R., Kaart, T., ja Iversen, L. L. (S.A.). Geographically Varying Habitat Characteristics Of A Wide-Ranging Amphibian, The Common Spadefoot Toad (*Pelobates Fuscus*), In Northern Europe. *Herpetological Conservation And Biology*.

Rannap, R., Lõhmus, A., ja Jakobson, K. (2007). Consequences Of Coastal Meadow Degradation: The Case Of The Natterjack Toad (*Bufo calamita*) In Estonia. *Wetlands*, 27, 390–398. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2007\)27\[390:Cocmdt\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2007)27[390:Cocmdt]2.0.Co;2)

Rannap, R., Tammaru, T., De Vries, W., Bibelriether, F., Lõhmus, A., ja Briggs, L. (2012). Northern Natterjack Toads (*Bufo calamita*) Select Breeding Habitats That Promote Rapid Development. *Behaviour*, 149(7), 737–754. <https://doi.org/10.1163/1568539x-00003002>

Reading, C., ja Clarke, R. (1995). The Effects Of Density, Rainfall And Environmental Temperature On Body Condition And Fecundity In The Common Toad, *Bufo bufo*. *Oecologia*, 102, 453–459. <https://doi.org/10.1007/Bf00341357>

Reading, C. J. (1998). The Effect Of Winter Temperatures On The Timing Of Breeding Activity In The Common Toad *Bufo bufo*. *Oecologia*, 117(4), 469–475. <https://doi.org/10.1007/S004420050682>

Reading, C. J. (2007). Linking Global Warming To Amphibian Declines Through Its Effects On Female Body Condition And Survivorship. *Oecologia*, 151(1), 125–131. <https://doi.org/10.1007/S00442-006-0558-1>

Rittenhouse, T. A. G., Semlitsch, R. D., ja Thompson Iii, F. R. (2009). Survival Costs Associated With Wood Frog Breeding Migrations: Effects Of Timber Harvest And Drought. *Ecology*, 90(6), 1620–1630. <https://doi.org/10.1890/08-0326.1>

Rollins-Smith, L. A. (2017). Amphibian Immunity–Stress, Disease, And Climate Change. *Developmental ja Comparative Immunology*, 66, 111–119. <https://doi.org/10.1016/J.Dci.2016.07.002>

Rosseland, B. O., ja Staurnes, M. (1994). *Physiological Mechanisms For Toxic Effects And Resistance To Acidic Water: An Ecophysiological And Ecotoxicological Approach* (Lk 227–246).

Rowan, W. (1938). London Starlings And Seasonal Reproduction In Birds. *Proceedings Of The Zoological Society Of London*, A108(1), 51–78. <https://doi.org/10.1111/J.1469-7998.1938.Tb00021.X>

Ruthsatz, K., Dausmann, K. H., Peck, M. A., ja Glos, J. (2022). Thermal Tolerance And Acclimation Capacity In The European Common Frog (*Rana temporaria*) Change

Throughout Ontogeny. *Journal Of Experimental Zoology Part A: Ecological And Integrative Physiology*, 337(5), 477–490. <https://doi.org/10.1002/Jez.2582>

Räsänen, K., Laurila, A., ja Merilä, J. (2005). Maternal Investment In Egg Size: Environment- And Population-Specific Effects On Offspring Performance. *Oecologia*, 142(4), 546–553. <https://doi.org/10.1007/S00442-004-1762-5>

Räsänen, K., Söderman, F., Laurila, A., ja Merilä, J. (2008). Geographic Variation In Maternal Investment: Acidity Affects Egg Size And Fecundity In *Rana Arvalis*. *Ecology*, 89(9), 2553–2562. <https://doi.org/10.1890/07-0168.1>

Rybicki, J., ja Hanski, I. (2013). Species–Area Relationships And Extinctions Caused By Habitat Loss And Fragmentation. *Ecology Letters*, 16(S1), 27–38. <https://doi.org/10.1111/ele.12065>

Sadinski, W. J., ja Dunson, W. A. (1992). A Multilevel Study Of Effects Of Low Ph On Amphibians Of Temporary Ponds. *Journal Of Herpetology*, 26(4), 413–422. <https://doi.org/10.2307/1565117>

Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., ja Gaston, K. J. (2021). A Meta-Analysis Of Biological Impacts Of Artificial Light At Night. *Nature Ecology ja Evolution*, 5(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/S41559-020-01322-X>

Sanuy I Castells, D., Oromí Farrús, N., ja Galofré, A. (2008). *Effects Of Temperature On Embryonic And Larval Development And Growth In The Natterjack Toad (Bufo Calamita) In A Semi–Arid Zone*. <http://hdl.handle.net/10459.1/63141>

Schwenk, K., ja Phillips, J. R. (2020). Circumventing Surface Tension: Tadpoles Suck Bubbles To Breathe Air. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1921), 20192704. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2019.2704>

Scott, W. A., Pithart, D., ja Adamson, J. K. (2008). Long-Term United Kingdom Trends In The Breeding Phenology Of The Common Frog, *Rana Temporaria*. *Journal Of Herpetology*, 42(1), 89–96.

Sinsch, U. (1988). Seasonal-Changes In The Migratory Behavior Of The Toad *Bufo Bufo* – Direction And Magnitude Of Movements. *Oecologia*, 76, 390–398. <https://doi.org/10.1007/Bf00377034>

- Skei, J., Ringsby, T., Rønning, L., ja Dolmen, D. (2006). Habitat Use During The Aquatic Phase Of The Newts *Triturus Vulgaris* (L.) And *T. Cristatus* (Laurenti) In Central Norway: Proposition For A Conservation And Monitoring Area. *Amphibia-Reptilia*, 27(3), 309–324. <https://doi.org/10.1163/156853806778189972>
- Sonn, J. M., Berman, S., ja Richards-Zawacki, C. L. (2017). The Influence Of Temperature On Chytridiomycosis In Vivo. *Ecohealth*, 14(4), 762–770. <https://doi.org/10.1007/s10393-017-1269-2>
- Spyra, A. (2017). Acidic, Neutral And Alkaline Forest Ponds As A Landscape Element Affecting The Biodiversity Of Freshwater Snails. *Die Naturwissenschaften*, 104(9), 73. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1495-z>
- Szekely, D., Denoel, M., Székely, P., ja Dan, C. (2017). Pond Drying Cues And Their Effects On Growth And Metamorphosis In A Fast Developing Amphibian. *Journal Of Zoology*, 303. <https://doi.org/10.1111/jzo.12468>
- Stănescu, F., Iosif, R., Szekely, D., Székely, P., Rosioru, D. M., ja Dan, C. (2013). Salinity Tolerance In *Pelobates Fuscus* (Laurenti, 1768) Tadpoles (Amphibia: Pelobatidae). *Travaux Du Muséum National D'histoire Naturelle «Grigore Antipa»*, Lvi, 103–108. <https://doi.org/10.2478/travmu-2013-0008>
- Strijbosch, H. (1979). Habitat Selection Of Amphibians During Their Aquatic Phase. *Oikos*, 33(3), 363–372. <https://doi.org/10.2307/3544324>
- Tan, D.-X., Hardeland, R., Manchester, L. C., Paredes, S. D., Korkmaz, A., Sainz, R. M., Mayo, J. C., Fuentes-Broto, L., ja Reiter, R. J. (2010). The Changing Biological Roles Of Melatonin During Evolution: From An Antioxidant To Signals Of Darkness, Sexual Selection And Fitness. *Biological Reviews*, 85(3), 607–623. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2009.00118.x>
- Taylor, B., Skelly, D., Demarchis, L. K., Slade, M. D., Galusha, D., ja Rabinowitz, P. M. (2005). Proximity To Pollution Sources And Risk Of Amphibian Limb Malformation. *Environmental Health Perspectives*, 113(11), 1497–1501. <https://doi.org/10.1289/ehp.7585>

Terrell, V. C. K., Engbrecht, N. J., Pessier, A. P., ja Lannoo, M. J. (2014). Drought Reduces Chytrid Fungus (*Batrachochytrium Dendrobatidis*) Infection Intensity And Mortality But Not Prevalence In Adult Crawfish Frogs (*Lithobates Areolatus*). *Journal Of Wildlife Diseases*, 50(1), 56–62. <https://doi.org/10.7589/2013-01-016>

Thompson, B. R., ja Zimmerman, T. M. (S.A.). *The Effects Of Low Dissolved Oxygen Concentrations On Diving Behavior And Lactate Accumulation In Lithobates Picipiens*.

Todd, B. D., Luhring, T. M., Rothermel, B. B., ja Gibbons, J. W. (2009). Effects Of Forest Removal On Amphibian Migrations: Implications For Habitat And Landscape Connectivity. *Journal Of Applied Ecology*, 46(3), 554–561. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2009.01645.X>

Todd, B., ja Winne, C. (2006). Ontogenetic And Interspecific Variation In Timing Of Movement And Responses To Climatic Factors During Migrations By Pond-Breeding Amphibians. *Canadian Journal Of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie - Can J Zool*, 84, 715–722. <https://doi.org/10.1139/Z06-054>

Touchon, J. C., Gomez-Mestre, I., ja Warkentin, K. M. (2006). Hatching Plasticity In Two Temperate Anurans: Responses To A Pathogen And Predation Cues. *Canadian Journal Of Zoology*, 84(4), 556–563. <https://doi.org/10.1139/Z06-058>

Touzot, M., Lefebure, T., Lengagne, T., Secondi, J., Dumet, A., Konecny-Dupre, L., Veber, P., Navratil, V., Duchamp, C., ja Mondy, N. (2021). *Large-Scale Deregulation Of Gene Expression By Artificial Light At Night In Tadpoles Of Common Toads* [Preprint]. *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2021.07.08.451570>

Touzot, M., Teulier, L., Lengagne, T., Secondi, J., Théry, M., Libourel, P.-A., Guillard, L., ja Mondy, N. (2019). Artificial Light At Night Disturbs The Activity And Energy Allocation Of The Common Toad During The Breeding Period. *Conservation Physiology*, 7(1), Coz002. <https://doi.org/10.1093/Conphys/Coz002>

Travis, J., Keen, W. H., ja Julianna, J. (1985). The Role Of Relative Body Size In A Predator-Prey Relationship Between Dragonfly Naiads And Larval Anurans. *Oikos*, 45(1), 59–65. <https://doi.org/10.2307/3565222>

Twardosz, R., Walanus, A., ja Guzik, I. (2021). Warming In Europe: Recent Trends In Annual And Seasonal Temperatures. *Pure And Applied Geophysics*, 178(10), 4021–4032. <https://doi.org/10.1007/S00024-021-02860-6>

Ujszegi, J., Bertalan, R., Ujhegyi, N., Verebélyi, V., Nemesházi, E., Mikó, Z., Kásler, A., Herczeg, D., Szederkényi, M., Vili, N., Gál, Z., Hoffmann, O. I., Bókony, V., ja Hettyey, A. (2022). “Heat Waves” Experienced During Larval Life Have Species-Specific Consequences On Life-History Traits And Sexual Development In Anuran Amphibians. *Science Of The Total Environment*, 835, 155297. <https://doi.org/10.1016/J.Scitotenv.2022.155297>

Van Gelder, J. J., ja Hoedemaekers, H. C. M. (1971). Sound Activity And Migration During The Breeding Period Of *Rana Temporaria* L., *R. Arvalis* Nilsson, *Pelobates Fuscus* Laur. And *Rana Esculenta* L. *Journal Of Animal Ecology*, 40(3), 559–568. <https://doi.org/10.2307/3437>

Visser, M. E., ja Both, C. (2005). Shifts In Phenology Due To Global Climate Change: The Need For A Yardstick. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2561–2569. <https://doi.org/10.1098/Rspb.2005.3356>

Vos, C., Goedhart, P., Lammertsma, D., ja Spitzen, A. (2007). Matrix Permeability Of Agricultural Landscapes: An Analysis Of Movements Of The Common Frog (*Rana Temporaria*). *Herpetological Journal* 17 (2007), 17.

Wagner, N., Züghart, W., Mingo, V., ja Lötters, S. (2014). Are Deformation Rates Of Anuran Developmental Stages Suitable Indicators For Environmental Pollution? Possibilities And Limitations. *Ecological Indicators*, 45, 394–401. <https://doi.org/10.1016/J.Ecolind.2014.04.039>

Walls, S. C., Barichivich, W. J., ja Brown, M. E. (2013). Drought, Deluge And Declines: The Impact Of Precipitation Extremes On Amphibians In A Changing Climate. *Biology*, 2(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/Biology2010399>

Woodward, G., Perkins, D. M., ja Brown, L. E. (2010). Climate Change And Freshwater Ecosystems: Impacts Across Multiple Levels Of Organization. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2093–2106. <https://doi.org/10.1098/Rstb.2010.0055>

Wu, N. C., Cramp, R. L., ja Franklin, C. E. (2018). Body Size Influences Energetic And Osmoregulatory Costs In Frogs Infected With *Batrachochytrium Dendrobatidis*. *Scientific Reports*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/S41598-018-22002-8>

Xu, Q., ja Oldham, R. S. (1997). Lethal And Sublethal Effects Of Nitrogen Fertilizer Ammonium Nitrate On Common Toad (*Bufo Bufo*) Tadpoles. *Archives Of Environmental Contamination And Toxicology*, 32(3), 298–303. <https://doi.org/10.1007/S002449900188>

Yang, X., Wu, X., Hao, H., ja He, Z. (2008). Mechanisms And Assessment Of Water Eutrophication. *Journal Of Zhejiang University. Science. B*, 9(3), 197–209. <https://doi.org/10.1631/Jzus.B0710626>

Yermokhin, M. V., Tabachishin, V. G., ja Ivanov, G. A. (2017). Phenological Changes In The Wintering Of *Pelobates Fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) In The Climate Transformation Conditions In The Northern Lower Volga Region. *Biology Bulletin*, 44(10), 1215–1227. <https://doi.org/10.1134/S1062359017100041>

Yiming, L., Cohen, J., ja Rohr, J. (2013). Review And Synthesis Of The Effects Of Climate Change On Amphibians. *Integrative Zoology*, 8, 145–161. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12001>

Internetiallikad

Internet 1: *The Iucn Red List Of Threatened Species*. Iucn Red List Of Threatened Species. Salvestatud 3. Aprill 2022, <https://www.iucnredlist.org/en>

Internet 2: *Trends Of European Amphibians, Reptiles And Mammals—European Environment Agency*. Salvestatud 11. Mai 2023, <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/trends-of-european-amphibians-reptiles>

Internet 3: *What Is The Typical Water Conductivity Range?*. Atlas Scientific. Salvestatud 10. Mai 2023, <https://atlas-scientific.com/blog/water-conductivity-range/>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Iti Miina Ulmas

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Põhja-parasvöötme kahepaiksete sigimist ja selle edukust mõjutavad keskkonnategurid“, mille juhendaja on Elin Soomets-Alver, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Iti Miina Ulmas

23.05.2023