

ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ – *PELOBATES FUSCUS* (PELOBATIDAE, ANURA) В ПЕРИОД РАССЕЛЕНИЯ ИЗ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЁМОВ

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин², Г. А. Иванов¹

¹ Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: ecoton@rambler.ru

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru

Поступила в редакцию 17.11.2014 г.

Динамика упитанности сеголетков *Pelobates fuscus* из трёх локальных популяций (озёра Садок, Кругленькое и Лебяжье: долина реки Медведицы, Саратовская область) в период их расселения из нерестовых водоёмов в 2013 г. характеризуется бимодальностью большинства параметров. В популяции из водоёма с постоянным гидрологическим режимом (озеро Лебяжье) в этот период формируются два пика размерно-весовых показателей и упитанности сеголетков. Характерно также наличие периода депрессии упитанности сеголетков, возникающей после прохождения двух третей периода расселения. В условиях пересыхающих водоёмов (популяции озёр Кругленькое и Садок) экстремумы упитанности выражены слабее или отсутствуют. Неоднородность когорты сеголетков *P. fuscus*, а также уровень их упитанности закономерно убывают в ряду водоёмов в прямой зависимости от величины их гидропериода.

Ключевые слова: *Pelobates fuscus*, сеголетки, жировые тела, индексы упитанности, гидропериод.

ВВЕДЕНИЕ

Чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*) относится к группе обычных видов бесхвостых амфибий, населяющих долины рек бассейна Дона в Саратовской области (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011 а; Ермохин и др., 2013, 2014 а, б). Причем в пределах данного региона обитает восточная форма вида (Полуконова и др., 2013), особенность которой была ранее показана по массе ДНК и специфическому комплексу гаплотипов (Borkin et al., 2001; Litvinchuk et al., 2013).

В начале XXI в. в бассейнах левобережных притоков р. Дон происходит прогрессирующая аридизация климата (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009) и складываются весьма неблагоприятные условия для обитания и устойчивого воспроизводства многих видов бесхвостых амфибий. Перспективы существования их популяций во многом определяются успешностью размножения и жизнеспособностью сеголетков.

Уровень упитанности особей можно считать косвенной мерой стабильности развития, определяемой степенью близости к оптимуму условий развития головастика в водоёме. Оценка

стабильности развития на начальных этапах жизни животного может служить ключевым показателем для мониторинга популяций и прогнозирования многих основных параметров, определяющих их современное состояние и перспективы динамики численности (например, плодовитости, выживаемости и т.д.) (Clarke, 1995; Stevenson, Woods, 2006).

В настоящее время многие исследователи применяют широкий спектр прямых и косвенных методов определения упитанности амфибий. Наиболее часто используемые методы можно разделить на инвазионные (связанные с взятием тканей на анализ химического состава, сопровождающиеся гибелью животного) и неинвазионные (основанные на расчёте различных вариантов соотношения длины и веса тела). Однако установлено, что применение таких индексов упитанности требует предварительной проверки качества их работы, т.е. оценки согласованности варьирования расчётных показателей и действительного содержания жира в теле амфибий (Ермохин и др., 2014 а; Hayes, Shonkwiler, 2001; Labocha et al., 2013).

Цель работы – определить закономерности временной динамики упитанности сеголетков

Pelobates fuscus в период их расселения после завершения метаморфоза в нерестовых озёрах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в трёх локальных популяциях *P. fuscus*, проходивших нерест в озёрах Садок (51°21'31" с. ш., 44°48'11" в. д.), Кругленькое (51°21'55" с. ш., 44°49'58" в. д.) и Лебяжье (51°20'38" с. ш., 44°48'45" в. д.), расположенных в левобережной части долины р. Медведица (окрестности с. Урицкое, Лысогорский район, Саратовская область). Водоёмы различались по величине гидропериода. Озеро Лебяжье в течение периода исследований функционировало как постоянный водоём (гидропериод более 150 сут.); озёра Кругленькое и Садок – как временные водоёмы (гидропериод 120 и 110 сут. соответственно).

Сеголетков *P. fuscus*, завершивших метаморфоз и осуществляющих расселение из нерестового водоёма, отлавливали в период с 27 июня по 12 августа 2013 г. методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Corn, Bury, 1990; Corn, 1994; Корн, 2003). Схема установки заборчиков принята в модификации данного метода, обоснованной ранее авторами статьи (Ермохин, Табачишин, 2011; Ермохин и др., 2012 б; Ермохин, 2014; Беляченко и др., 2014). При изучении динамики упитанности в период выхода сеголетков субвыборки, полученные за несколько сут., объединяли в одну интегральную выборку таким образом, чтобы ее объем был не менее 10 экз.

Каждая особь выборки была измерена и взвешена в день отлова. Длину тела (*SVL*) определяли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, а живой вес (W_{live}) устанавливали на электронных весах с точностью до 10 мг. Затем особи из выборок были подвергнуты эвтаназии в растворе 10%-ного этилового спирта, а после потери чувствительности зафиксированы в его 70%-ном растворе (Pisani, 1973; McDiarmid, 1994). В настоящее время возможно неинвазивное определение пола 85% объема выборки сеголетков *P. fuscus* (Ермохин и др., 2012 а), однако, учитывая необходимость определения сухого веса и весовых характеристик жировых тел, пол определяли методом вскрытия по строению гонад (Гаранин, Панченко, 1987). Сухой вес (W_{dry}) устанавливали после высушивания до постоянного веса при температуре 90°C на электронных весах с точностью до 1 мг. Долю воды в теле сеголетков рассчитывали как отношение разницы между жи-

вым и сухим весом к живому весу тела (%). Отдельно измеряли сухой вес предварительно извлечённых жировых тел с точностью до 0.1 мг (электронные весы KERN ABT 120-50M).

Упитанность сеголетков оценивали с помощью жиротельно-соматического индекса (fat body somatic index – *FBSI*, %) (Iela et al., 1979; Kamanadi et al., 1989; Guarino et al., 1992; Huang et al., 1996, 1997), который рассчитывали как отношение сухого веса жировых тел к сухому весу тела сеголетка (включая жировые тела). При этом считается, что у холоднокровных организмов содержание висцерального жира (висцерально-соматический индекс) значительно лучше отражает долю жира в составе тела организма, чем большинство индексов, в той или иной степени связывающих размерные и весовые параметры организма (Kaufman et al., 2007).

Необходимо отметить, что применяемые неинвазивные индексы упитанности в большей степени согласованно варьируют с реальным содержанием жира в теле (*FBSI*) (Ермохин и др., 2014 б), по сравнению с альтернативными, в частности с индексом остатков (Jakob et al., 1996; Green, 2001; Schulte-Hostedde et al., 2005), относительного веса (Hansen, Nate, 2005). Поэтому в качестве расчетных (неинвазивных) показателей использовали четыре индекса упитанности (рассчитывали отдельно для живого и сухого веса тела), которые показали высокий уровень корреляции с содержанием жира в теле (Ермохин и др., 2014 а): W/L (Levey et al., 2003; Bell, 2004), и индекс Фултона – W/L^3 (Fulton, 1904).

Для каждого выборочного параметра устанавливали характер распределения (гипотеза о нормальности не отклоняется: критерий Колмогорова – Смирнова), среднюю арифметическую (M), стандартное отклонение (SD), доверительный интервал (95%) и размах варьирования ($min - max$). Множественные сравнения параметров у особей одного пола в различные периоды выхода сеголетков выполняли с помощью одномерного дисперсионного анализа (one-way *ANOVA*). Однородность выборочных дисперсий оценивали тестом Левена (в случаях с $P < 0.05$ применяли дисперсионный анализ в модификации Уэлча). Post-hoc тесты выполнены с помощью критерия Тьюки для выборок неравного объема (Q). Различия между средними признавали значимыми при $P < 0.05$ (с учётом поправки Бонферони). Различия между особями разных полов в различные дни выхода из нерестового водоёма устанавливали методом дисперсионного

анализа для выборок с попарно связанными вариантами. Post-hoc тесты проводили по *t*-критерию Стьюдента для выборок с однородными дисперсиями или по *t*-критерию Саттерзвайта для выборок с неоднородными дисперсиями (с учётом поправки Бонферони).

Статистическую обработку производили с помощью пакетов программ Statistica 6.0 и PAST 2.17 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика размерно-весовых показателей в период расселения сеголетков

Длина тела. Значимые различия по этому показателю обнаружены для обоих полов в локальных популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, $P < 0.001$) (табл. 1). Различия по длине тела сеголетков самцов в популяции озера Кругленькое обусловлены достижением ими пиковых значений через 4 дня после начала расселения (post-hoc тесты, *Q*-критерий Тьюки для выборок неравного размера: $P < 0.04$), а у самок – резким падением длины тела особей за 4 – 5 сут. до окончания периода миграции сеголетков (*Q*-критерий Тьюки для выборок неравного размера: $P < 0.01$). В популяции озера Лебяжье различия между самцами по длине тела определяются наличием двух депрессий этого показателя: в начале периода расселения (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.04$) и за 16 сут. до его окончания (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.02$). Сходные закономерности обнаружены в этой популяции для самок (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.04$), однако вышеуказанные депрессии размеров заканчиваются у них раньше, чем у самцов, в начале периода миграции и наступают ранее в ее конце (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.04$).

Живой вес. Сравнение весовых характеристик живых особей одного пола показало наличие значимых различий у самцов и у самок только в популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, $P < 0.001$) (см. табл. 1). У самцов из озера Кругленькое различия обусловлены заметным снижением живого веса тела у особей, покидающих водоём в пе-

риод окончания расселения (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.04$); для самок характерны сходные закономерности динамики (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.03$). Самцы сеголетков из озера Лебяжье отличаются поступательным увеличением веса тела с формированием двух пиков (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.01$ и $P < 0.03$ соответственно) с депрессией между ними (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.05$). У самок наблюдаются подобные периоды пиковых значений (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.04$ и $P < 0.05$ соответственно) и депрессии в динамике веса тела (*Q*-критерий Тьюки: $P < 0.05$), однако пики менее выражены, чем у самцов.

Сухой вес. Значимые различия в различные дни выхода обнаружены у сеголетков обоих полов в популяциях озёр Кругленькое и Лебяжье (ANOVA, $P < 0.001$) (см. табл. 1). В популяции озера Кругленькое выявленные различия по сухому весу у самцов выражены значительно слабее, чем у самок. У последних они обусловлены выходом в первые дни миграции более крупных особей, чем позднее (post-hoc тесты, *Q*-критерий

Таблица 1
Временные различия средних значений длины, массы тела и индексов упитанности сеголетков *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по результатам одномерного дисперсионного анализа (ANOVA)

Показатели	Популяции					
	Садок		Кругленькое		Лебяжье	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
<i>N</i> , экз.	45	48	364	384	718	851
<i>L</i> , мм	<u>0.98</u> 0.43	<u>0.90</u> 0.49	<u>3.09</u> <0.001	<u>5.30</u> <0.001	<u>8.56</u> <0.001	<u>8.87</u> <0.001
<i>W_{live}</i> , мг	<u>1.22</u> 0.32	<u>1.13</u> 0.36	<u>2.87</u> 0.001	<u>5.89</u> <0.001	<u>4.54</u> <0.001	<u>5.57</u> <0.001
<i>W_{dry}</i> , мг	<u>1.09</u> 0.37	<u>0.78</u> 0.57	<u>6.58</u> <0.001	<u>7.35</u> <0.001	<u>3.23</u> <0.001	<u>6.12</u> <0.001
Содержание воды, %	<u>1.45</u> 0.20	<u>0.07</u> 1.00	<u>5.91</u> <0.001	<u>4.52</u> <0.001	<u>4.88</u> <0.001	<u>7.77</u> <0.001
<i>FBSI</i> , %	<u>2.79</u> 0.04	<u>2.61</u> 0.04	<u>7.57</u> <0.001	<u>8.25</u> <0.001	<u>2.07</u> 0.02	<u>5.22</u> <0.001
<i>W_{live}/L</i>	<u>1.53</u> 0.21	<u>1.00</u> 0.43	<u>2.59</u> 0.003	<u>4.73</u> <0.001	<u>4.00</u> <0.001	<u>5.25</u> <0.001
<i>W_{live}/L³</i>	<u>3.05</u> 0.03	<u>0.22</u> 0.95	<u>2.63</u> 0.002	<u>2.58</u> 0.004	<u>9.23</u> <0.001	<u>8.14</u> <0.001
<i>W_{dry}/L</i>	<u>3.49</u> 0.02	<u>0.59</u> 0.71	<u>6.76</u> <0.001	<u>7.11</u> <0.001	<u>2.99</u> <0.001	<u>6.26</u> <0.001
<i>W_{dry}/L³</i>	<u>1.20</u> 0.33	<u>0.14</u> 0.98	<u>5.44</u> <0.001	<u>4.59</u> <0.001	<u>6.12</u> <0.001	<u>7.86</u> <0.001

Примечание. В числителе – *F*-критерий Фишера, в знаменателе – уровень значимости *P*; курсивом показан *F*-критерий Фишера в модификации Уэлча и уровень его значимости при негомогенных дисперсиях переменных (тест Левена); полужирным шрифтом показан $P < 0.05$.

Тьюки: $P < 0.004$). В популяции озера Лебязье наиболее значимые различия установлены у обоих полов в период депрессии размерно-весовых параметров во второй половине периода расселения сеголетков (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: самцы – $P < 0.03$, самки – $P < 0.05$). Кроме того, в динамике изменения этого параметра до наступления депрессии сухого веса отмечается отчетливый период с пиковыми значениями (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: $P < 0.04$).

Содержание воды. Значимые различия в различные дни выхода обнаружены у сеголетков обоих полов в популяциях озёр Кругленькое и Лебязье (ANOVA, $P < 0.001$) (см. табл. 1). В популяции озера Кругленькое они проявляются только в последние дни периода расселения, когда содержание воды в теле сеголетков существенно возрастает (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: самцы – $P < 0.02$, самки – $P < 0.04$). У самцов из популяции озера Лебязье наблюдаются сходные тенденции динамики данного параметра, а у самок она носит более сложный характер, проявляющийся в чередовании трёх периодов роста и снижения содержания воды в теле.

Динамика показателей упитанности в период расселения сеголетков

Жиротельно-соматический индекс (FBSI). Значимые различия в различные дни выхода обнаружены у сеголетков обоих полов во всех исследованных популяциях (ANOVA, $P < 0.04$) (см. табл. 1). В популяции озера Садок различия обусловлены незначительным увеличением упитанности во второй половине периода миграции сеголетков по сравнению с началом миграции (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: самцы – $P < 0.02$, самки – $P < 0.05$). У сеголетков самцов из озера Кругленькое пиковые значения упитанности достигаются в начале периода расселения (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: $P < 0.03$), затем постоянно снижаясь и достигая депрессии в конце этого периода ($P < 0.02$); у самок наблюдаются сходные тенденции, но депрессия этого показателя наступает раньше, в середине четвертой недели расселения (post-hoc тесты, Q -критерий Тьюки: $P < 0.03$ и $P < 0.02$ соответственно).

W_{live}/L . Различия между особями одного пола по данному показателю зарегистрированы у самцов и самок только в популяциях озёр Кругленькое и Лебязье (ANOVA, $P < 0.003$) (см. табл. 1). У сеголетков самцов озера Кругленькое

наблюдается относительное снижение упитанности в конце периода миграции ($P < 0.05$), а у самок пиковые значения в начале этого периода и незначительная депрессия – в конце ($P < 0.05$ и $P < 0.04$ соответственно). В популяции озера Лебязье у сеголетков обоих полов различия сопряжены с наличием депрессии в середине четвертой недели миграции ($P < 0.05$ и $P < 0.04$ соответственно).

W_{dry}/L . Значимые отличия в динамике изменения этого показателя в популяции озера Садок отсутствуют. В популяции озера Кругленькое у самцов они проявляются в достижении пикового значения в конце первой недели периода миграции ($P < 0.006$) и в его снижении за неделю до окончания расселения ($P < 0.01$); у самок – в формировании пика в начале процесса ($P < 0.02$) и некоторой депрессии в середине ($P < 0.008$) и в конце этого периода ($P < 0.0002$). Сеголетки самцы озера Лебязье характеризуются относительно монотонными значениями этого показателя в течение большей части периода расселения, однако в конце его формируется отчетливая депрессия за 10 сут. до окончания процесса ($P < 0.05$); у самок наблюдаются две депрессии этого показателя в первые сутки миграции сеголетков ($P < 0.007$) и в период депрессии показателя за две недели до её окончания ($P < 0.05$).

Индекс Фултона W_{live}/L^3 . В популяции озера Кругленькое показатель относительно монотонен в течение всего периода расселения сеголетков. Небольшая депрессия наблюдается только у самок за 14 сут. до его окончания ($P < 0.008$) и в конце процесса ($P < 0.04$). В озере Лебязье у самцов наблюдается отчетливый пик показателя в начале расселения сеголетков ($P < 0.05$) и его депрессия за 10 сут. до окончания миграции ($P < 0.005$), у самок проявляются сходные тенденции, но со сдвигом на 3 сут. ($P < 0.05$ и $P < 0.04$).

Индекс Фултона W_{dry}/L^3 . Различия по этому индексу у самцов из озера Кругленькое обнаружены за счет пика в начале периода миграции ($P < 0.04$) и его снижения в конце расселения ($P < 0.05$), у самок – две депрессии: в середине периода расселения ($P = 0.004$) и в конце ($P < 0.04$). В озере Лебязье у самцов наблюдаются две депрессии: в середине периода расселения ($P < 0.009$) и в конце ($P < 0.05$), а у самок формируется период пиковых значений показателя в начале расселения ($P < 0.02$) и депрессия показателя за две недели до его окончания ($P < 0.0004$).

**Различия полов
по размерно-весовым параметрам**

Длина тела. Достоверные половые различия по длине тела у сеголетков обнаружены только в отдельные периоды в начале расселения из озера Лебяжье (*ANOVA*, *post-hoc* тесты, *t*-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: $P < 0.004$) и в период депрессии этого параметра в конце миграционного периода (*t*-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: озеро Лебяжье, в течение 6 сут.: $P \leq 0.001$; озеро Кругленькое, в течение короткого периода в 3 сут.: $P < 0.001$) (рис. 1).

Живой вес. Межполовые различия по живому весу тела выявлены только в популяциях озера Лебяжье (*ANOVA*: $P < 0.00001$) (рис. 2). Они проявляются в период депрессии размерно-весовых параметров во второй половине периода расселения сеголетков (*post-hoc* тесты, *t*-критерий с учетом поправки Бонферони, рассчитанный по Стьюденту или Уэлчу: $P < 0.001$).

Сухой вес. Различия полов обнаружены только в популяции озера Лебяжье и проявляются в начале периода миграции и в период депрессии сухого веса во второй половине этого периода (*post-hoc* тесты, *t*-критерий с учетом поправки Бонферони: $P < 0.005$ и $P < 0.001$ соответственно) (см. рис. 2).

Содержание воды в теле. Половые различия по содержанию воды в теле обнаружены у представителей двух популяций: озёр Кругленькое и Лебяжье. Причем в первой популяции они проявляются только в конце периода миграции сеголетков (*post-hoc* тесты, *t*-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: $P < 0.005$), а во второй – возникают в начале расселения (*post-hoc* тесты, *t*-критерий Уэлча с учетом поправки Бонферони: $P < 0.001$) и в период депрессии размерно-весовых показателей во второй его половине (*post-hoc* тесты, *t*-критерий Стьюдента с учетом поправки Бонферони: $P < 0.001$) (рис. 3).

Анализ варьирования размерно-весовых показателей и упитанности сеголетков *P. fuscus* из трёх локальных популяций (табл. 2) показал, что длина тела, живой вес и содержание воды в теле этих амфибий можно считать относительно консервативными показателями. В то же время уровень упитанности по *FBSI* и *W/L* проявляют тенденцию к неоднородности ($CV > 33\%$) (рис. 4, 5). По сухому весу неоднородность выборок проявляется в наибольшей степени у сеголетков из озера Лебяжье, относительно редко – в популяции озера Садок и отсутствует в популяции озера

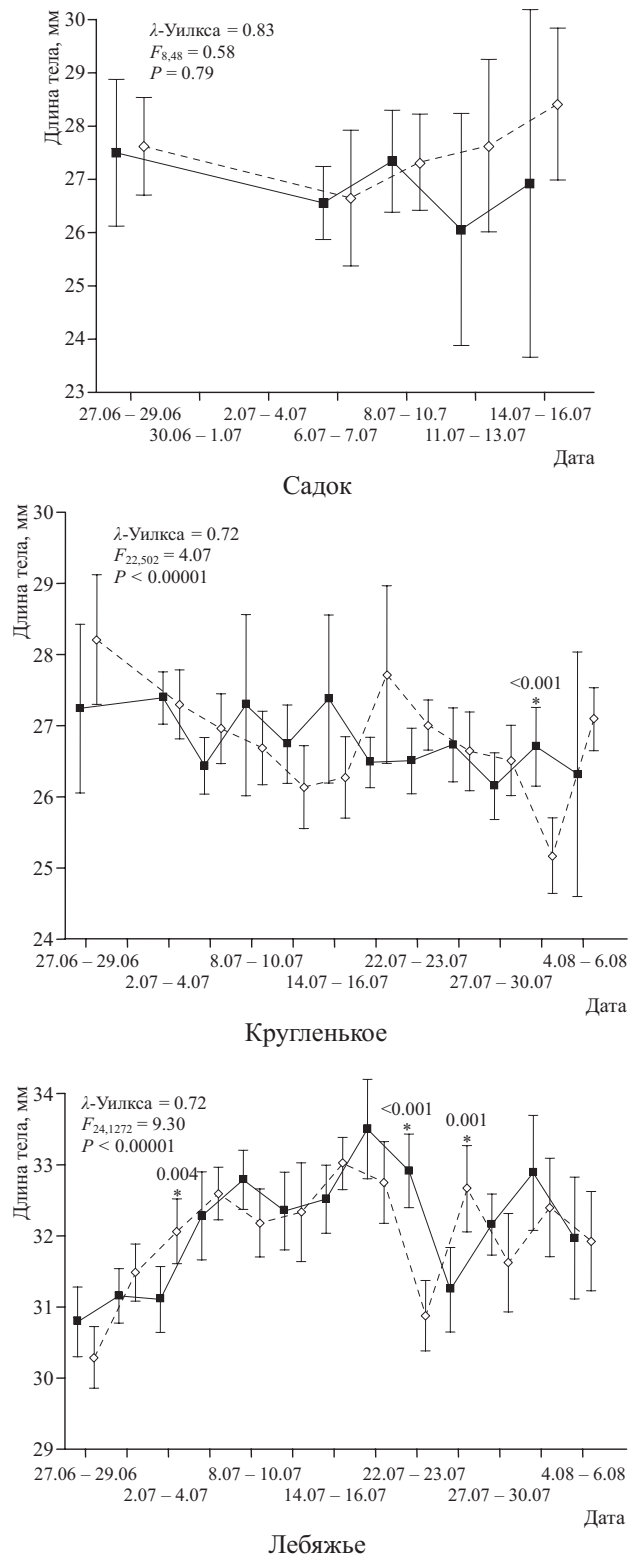


Рис. 1. Динамика длины тела (*L*, мм) сеголетков *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов (средние значения и доверительный интервал 95%): ■ – самцы, ◆ – самки; * – показаны различия между полами, значимые с учетом поправки Бонферони по *t*-критерию Стьюдента или по *t*-критерию Саттерзвайта (курсив)

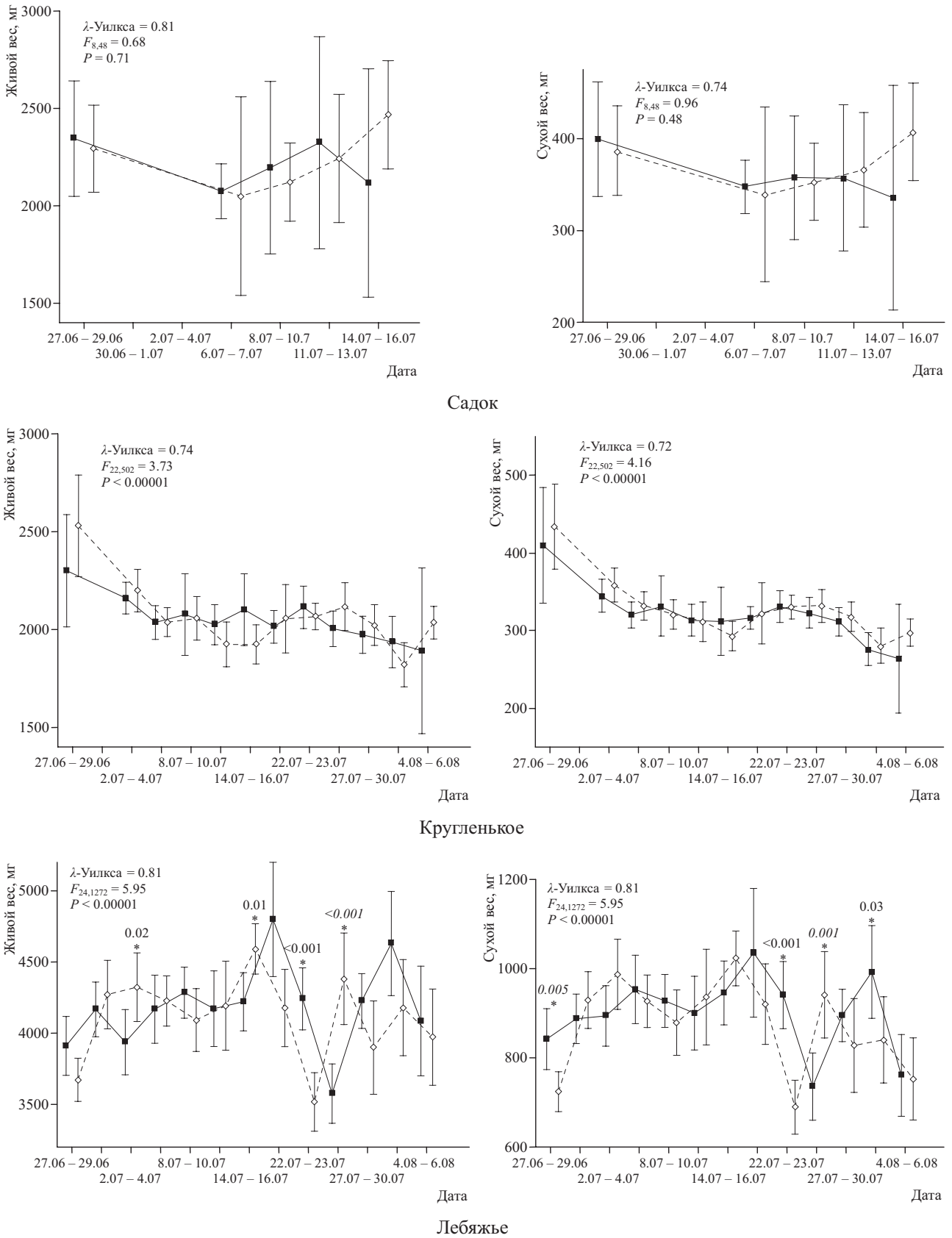


Рис. 2. Динамика живого (W_{live} , мг) (слева) и сухого веса тела (W_{dry} , мг) (справа) сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов. Условные обозначения см. рис. 1

ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

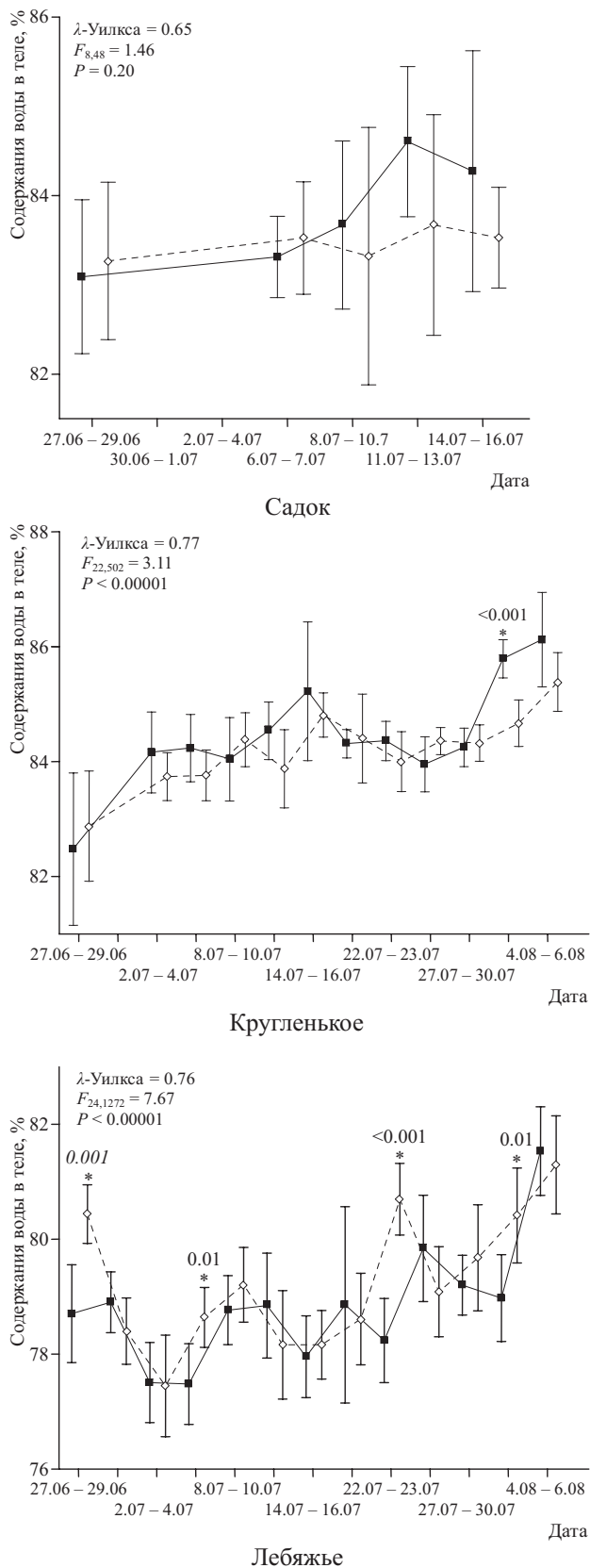


Рис. 3. Динамика содержания воды в теле (%) сеголетков *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов. Условные обозначения см. рис. 1

Кругленькое. По жиротельно-соматическому индексу она выражена практически в течение всего периода расселения сеголетков в озёрах Лебяжье и Кругленькое, а у сеголетков из озера Садок – в отдельные дни этого периода. Неинвазионные индексы (W_{dry}/L) выявляют её только в популяции озера Лебяжье.

Половые различия сеголетков по показателям упитанности

FBSI. Различия полов по уровню упитанности в течение конкретных периодов расселения обнаружены в популяции озера Кругленькое (в период депрессии показателя в середине четвертной недели миграции и в конце периода расселения, а в популяции озера Лебяжье – в период снижения упитанности за 14 сут. до окончания периода расселения (post-hoc тесты, *t*-критерий: $P < 0.001$).

W_{live}/L . Значимые различия между самцами и самками по данному показателю обнаружены только в популяции озера Лебяжье и только в период депрессии уровня упитанности в середине четвертой недели периода расселения сеголетков (post-hoc тесты, *t*-критерий: $P < 0.001$).

W_{dry}/L . Различия полов достигают значимого уровня только в популяции озера Лебяжье и проявляются в начале периода расселения ($P < 0.004$) и в период депрессии показателя за две недели до его окончания ($P < 0.002$).

W_{live}/L^3 . Различия полов обнаружены только в популяции озера Кругленькое и проявляются в периоды депрессии показателя ($P < 0.002$) и в конце периода расселения ($P < 0.001$) (рис. 6).

W_{dry}/L^3 . Различия полов обнаружены в популяции озера Кругленькое в период депрессии показателя ($P = 0.001$) и в конце расселения ($P < 0.001$), а в озере Лебяжье – только в период депрессии показателя ($P < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Величина упитанности по индексу Фултона (W/L^3), полученная нами для сеголетков из трех локальных популяций в долине р. Медведица по размаху варьирования данных и по диапазону средних значений (у самцов 0.07 – 0.14, в среднем – 0.10 – 0.14; у самок 0.04 – 0.22, в среднем также 0.10 – 0.14) (см. рис. 6) в целом соответствует таковым для популяций этого вида в других частях ареала. Так, упитанность половозрелых особей западной формы *P. fuscus* (Litvinchuk et al., 2013) в долине Дуная (по индексу

Таблица 2

Коэффициенты вариации (CV, %) размерно-весовых показателей, содержания воды и индексов упитанности самцов и самок сеголеток *P. fuscus* в исследованных популяциях

Показатели	Популяции					
	Садок		Кругленькое		Лебяжье	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
<i>N</i> , экз.	45	48	364	384	718	851
<i>L</i> , мм	2.82–8.04	2.30–9.54	3.78–7.80	4.02–6.70	5.12–7.69	4.76–7.87
<i>W</i> _{live} , мг	6.86–18.87	3.78–23.69	2.60–24.21	7.21–18.63	16.99–25.09	13.75–30.23
<i>W</i> _{dry} , мг	5.24–22.89	3.11–33.45	6.23–29.48	14.80–23.38	26.03–36.66	20.59–45.69
Содержание воды, %	0.32–1.20	0.13–3.75	0.73–3.21	0.81–2.47	2.19–5.69	2.11–4.22
<i>FBSI</i> , %	11.78–53.91	0.99–81.19	37.80–143.41	16.69–101.87	28.31–55.10	32.40–61.69
<i>W</i> _{live} / <i>L</i>	4.00–15.96	1.47–19.96	2.66–20.23	7.66–14.25	13.23–19.68	10.62–23.50
<i>W</i> _{live} / <i>L</i> ³	1.71–18.30	3.13–16.77	8.52–15.66	3.43–18.02	9.06–13.93	9.67–16.15
<i>W</i> _{dry} / <i>L</i>	2.39–16.06	0.81–24.72	2.16–26.39	11.31–17.05	21.76–33.81	17.26–38.60
<i>W</i> _{dry} / <i>L</i> ³	3.33–17.79	3.79–19.43	8.48–25.59	6.91–21.46	10.89–25.80	13.58–26.00

$W/L^3 \times 100$) составляла у самцов от 8 до 21 (в среднем 12 – 16), у самок – 5 – 21 (12 – 16) (Jehle, Hödl, 1998, fig. 2).

В период выхода сеголетков *P. fuscus* из трёх нерестовых водоёмов наблюдается закономерное изменение их размерно-весовых характеристик, которое устойчиво воспроизводится в различных локальных популяциях в течение ряда лет (Ермохин, Табачишин, 2010). По размерно-весовым параметрам в когорте сеголетков данного вида формируются два пика, разделенных периодом депрессии размеров и веса тела. Период депрессии возникает обычно после прохождения двух третей периода расселения сеголетков. В сходные сроки отсутствовали данные о выходе сеголетков по результатам многолетних исследований локальной островной популяции в долине р. Дунай (Schmidt et al., 2012), что может указывать на низкую выживаемость до метаморфоза особей, которые проходят его в данный период.

Следует отметить, что у сеголетков *P. fuscus* наблюдается согласованное варьирование размерно-весовых параметров и веса жировых отложений, сконцентрированных в жировых телах (*corpora adiposa*). Закономерности временной динамики содержания жира в теле наиболее адекватно отражаются величиной жиротельно-соматического индекса и согласованно с ним варьирующего индекса W/L (Ермохин и др., 2014 а).

Способность к осуществлению метаморфоза при определенных размерах и при достижении определенного времени личиночного развития наследуется и определяет выживаемость сеголетков в конкретных географических усло-

виях (Berven, Gill, 1983). Ранее многими исследователями было показано, что выживаемость сеголетков бесхвостых амфибий выше у особей, прошедших метаморфоз раньше и при больших размерах (Semlitsch et al., 1988; Berven, 1990; Goater, 1994; Beck, Congdon, 1999; Altwegg, Reyer, 2003; Gray, Smith, 2005; Chelgren et al., 2006). Такие особи раньше достигают половозрелости при более крупных размерах и чаще доживают до этой стадии развития (Altwegg, Reyer, 2003). Кроме того, размеры при метаморфозе во многом определяют размерный состав популяции половозрелых особей (Marangoni, Tejedo, 2008). Сопоставляя эти результаты с наблюдаемыми нами особенностями динамики упитанности, полученными по различным показателям, можно утверждать, что выживаемость сеголетков, покидающих нерестовый водоём в период снижения их упитанности, будет, вероятно, заметно ниже, чем в другие периоды расселения.

Имеется и противоположное суждение о независимости выживаемости сеголетков до наступления половозрелости от даты метаморфоза и уровня упитанности (Schmidt et al., 2012). Однако следует отметить, что многолетние исследования Б. Р. Шмидта с соавторами (Schmidt et al., 2012) были выполнены на островной популяции *P. fuscus* в долине Дуная (крупной реки, которая, очевидно, оказывает смягчающее действие на микроклимат в биотопах, где проходит наземная фаза обитания чесночниц), причем в регионе с относительно мягким и влажным климатом.

Кроме того, запасы липидов в жировых телах наземных видов амфибий могут служить не только энергетическим депо, используемым при развитии половых продуктов у половозрелых

ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

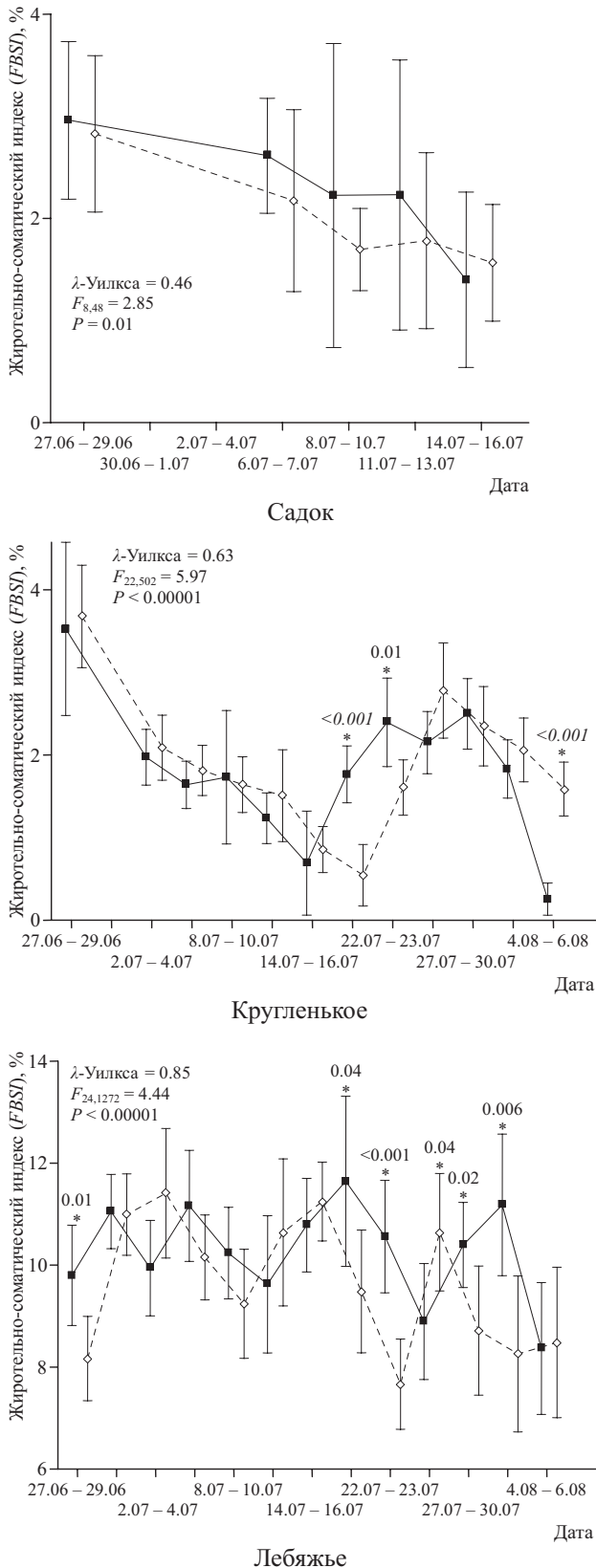


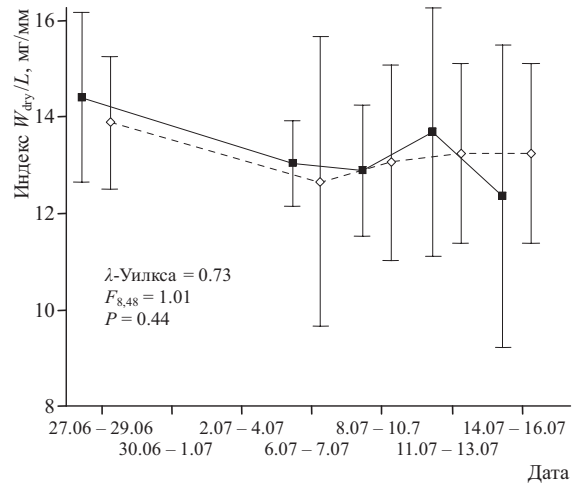
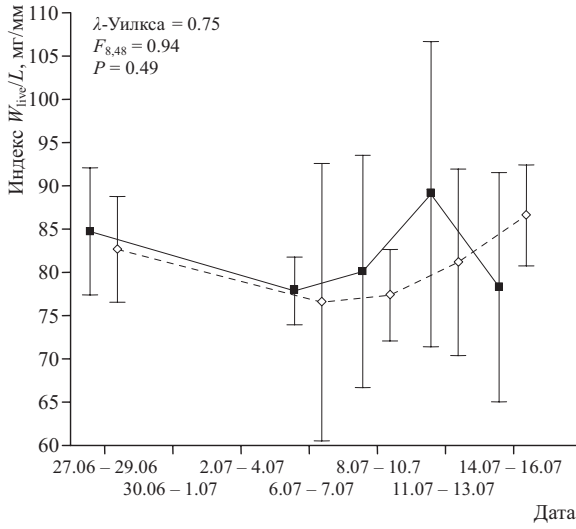
Рис. 4. Динамика упитанности сеголетков *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по жиротельно-соматическому индексу (FBSI), %. Условные обозначения см. рис. 1

особей, но и резервом как свободной, так и метаболической воды в составе липидов (McClanahan, 1967). Так, у сеголетков *Scaphiopus hammondi* в течение полугодовой экспозиции в почве наблюдались потери только 11% воды в теле, а траты запасов жира за этот же период достигали 40% (Whitford, Meltzer, 1976).

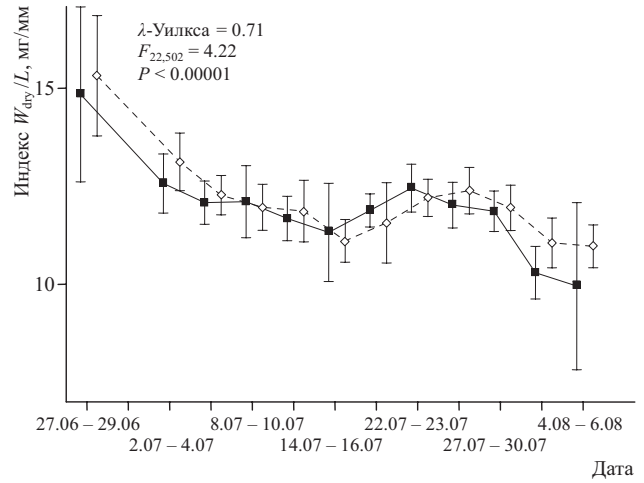
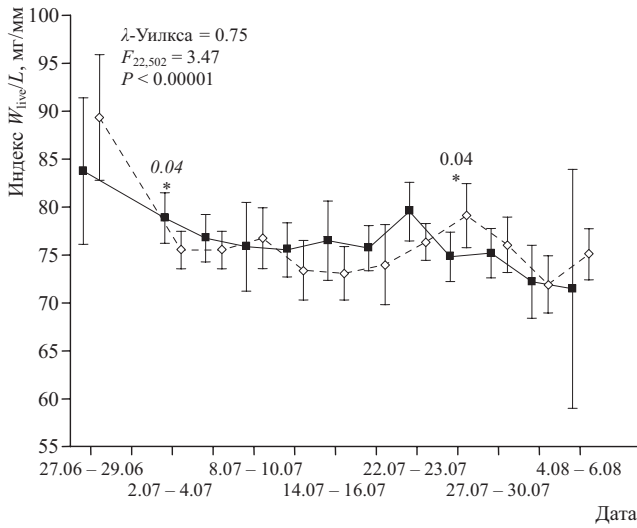
В условиях аридного и семиаридного климата на юго-востоке европейской части России (Левицкая и др., 2009) сеголетки *P. fuscus* после прохождения метаморфоза и расселения в наземные биотопы достаточно часто впадают в состояние эстивации, которая затем переходит в гибернационную стадию сезонного цикла. Во второй половине июля – сентябре относительная влажность воздуха в ночные часы ниже порогового значения 50 – 55%, а позднее, во второй половине сентября – октябре, понижение ночной температуры ниже порога в 4.5 – 5°C (Ермохин и др., 2013, 2014 б), что не позволяет *P. fuscus* быть активными на поверхности почвы. Следовательно, они не могут пополнять энергетические запасы и вступают в зимовку с теми ресурсами, которые были накоплены в период развития в водоёме на стадии головастика.

У североамериканской чесночницы *Scaphiopus couchi* липиды из жировых тел обеспечивают до 94% энергетических потребностей организма в период зимовки, причем подкожные запасы жира в адипоцитах в области грудины и таза начинают формироваться только на втором году жизни (McClanahan, 1967). В дальнейшем у чесночниц подкожные отложения жира становятся альтернативным местом хранения энергетических запасов и увеличивают вдвое общее содержание липидов в теле (Seymour, 1973), тогда как у сеголетков единственным липидным депо остаются жировые тела. Поэтому величина таких запасов может быть весьма существенной при выживании сеголетков *P. fuscus* в частях ареала с засушливым климатом.

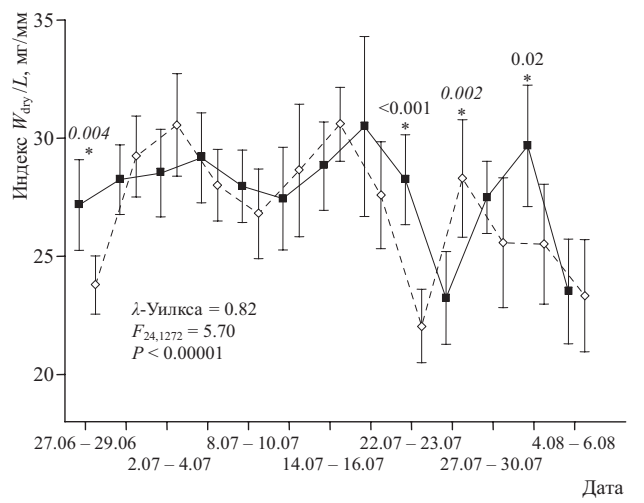
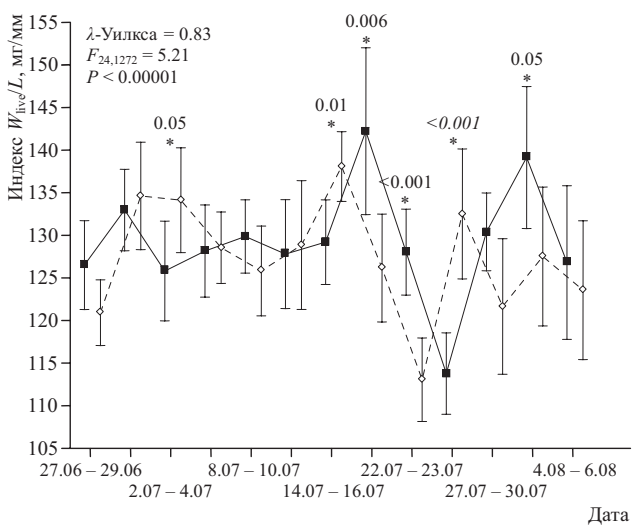
Кроме того, сеголетки чесночниц большего размера отличаются меньшей скоростью потери воды через покровы, что делает возможным более длительное выживание в почве в период засухи и более длительное время, которое они могут использовать для поиска и выбора подходящего микробиотопа для зимовки (Newman, Dunham, 1994). Поэтому более крупные особи, выходящие в первой половине расселения сеголетков и во второй его половине после прохождения периода депрессии, очевидно, могут более полно использовать пространство, ограниченное



Садок



Кругленькое



Лебяжье

Рис. 5. Динамика упитанности сеголеток *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по индексу W/L (мг/мм) по живому (слева) и сухому весу (справа). Условные обозначения см. рис. 1

ДИНАМИКА УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

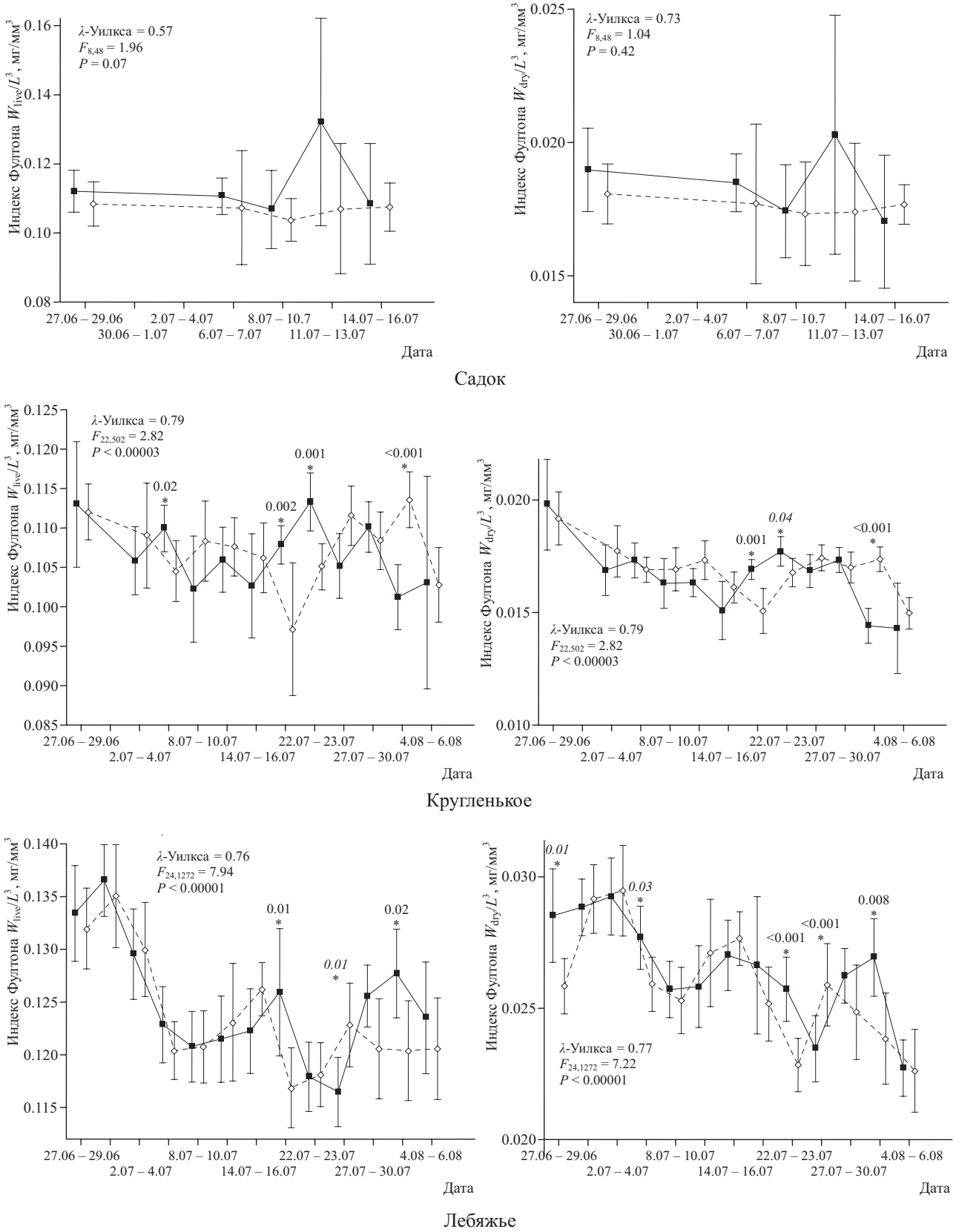


Рис. 6. Динамика упитанности сеголетков *P. fuscus* в течение периода расселения из нерестовых водоёмов по индексу Фултона W/L^3 (mg/mm^3) по живому (слева) и сухому весу (справа). Условные обозначения см. рис. 1

возможностями расселения данного вида (в радиусе до 600 м от нерестового водоёма (Blab, 1986)). Размеры тела особи на стадии, осуществляющей расселение (у амфибий – сеголетки), оказывают также существенное влияние на формирование наземных сообществ и взаимосвязей внутри метапопуляций (Bie et al., 2012).

Бимодальный характер динамики большинства показателей упитанности проявляется в наибольшей степени в постоянных водоёмах, к которым в период исследований относилось озеро Лебяжье). В этом водоёме гидропериод превышал по продолжительности время, необходимое для выхода сеголетков (более 90 сут.), развивавшихся из икры, отложенной в конце нерестового периода (Ермохин и др., 2013, 2014 б). Высыхание относят наряду со смертностью от других причин (хищничество, гибель на дорогах, грибковые инфекции и т.п.) к ключевым факторам, определяющим уровень смертности сеголетков видов амфибий с преобладанием наземного образа жизни (Bull, 2009). Озёра Кругленькое и Садок в 2013 г. пересыхали, поэтому часть головастиков не завершили метаморфоза. По крайней мере, вторая половина периода расселения сеголетков из озера Садок и последняя треть – из озера Кругленькое происходила из уже пересохших озёрных котловин за счёт пула особей, накопленного в период водной фазы существования этих водоёмов. Поэтому для двух локальных популяций сеголетков *P. fuscus* нами получены, очевидно, неполночленные ряды данных по динамике анализируемых показателей. Размерно-весовые параметры и упитанность сеголетков данного вида закономерно убывали в ряду озёр Лебяжье – Кругленькое – Садок и прямо зависели от продолжительности их гидропериода.

Величина гидропериода водоёма, в котором происходит развитие головастиков, и содержание жира в теле сеголетков чесночниц (упитанность) положительно коррелируют (Moгеу, 1998). Поэтому, вероятно, сеголетки *P. fuscus* из популяции озера Садок с наиболее коротким гидропериодом обладали наименьшим уровнем упитанности.

Высокая температура в период развития головастиков ускоряет рост и сокращает размеры сеголетков, при низкой температуре наблюдаются противоположные тенденции (Merilä et al., 2000; Orizaola, Laurila, 2009). Кроме того, установлено, что развитие при более высокой температуре воды может существенно снижать упитанность сеголетков (Reading, Clarke, 1995; Rea-

ding, 2010). Плотность населения головастиков в нерестовом водоёме также оказывает существенное влияние на упитанность сеголетков бесхвостых амфибий. Накопление запасов энергии в период личиночного развития, а также продолжительность развития головастиков и сроки наступления метаморфоза находятся в обратной зависимости от плотности популяции (Cump, 1981). Только у некоторых видов (например, *Rana arvalis*) обнаружено отсутствие влияния плотности головастиков в водоёме на упитанность сеголетков (Loman, Lardner, 2009).

Вместе с тем чесночницы относительно устойчивы к высокой температуре воды в период развития головастиков. Причем эта особенность возникла у них на уровне семейства и определяет возможность выживания в широком диапазоне условий в нерестовых водоёмах (Buchholz et al., 2002). Однако в условиях высокой температуры воды, которая в озерах сопровождается их пересыханием, высокая плотность популяции головастиков, также возникающая в этот период, ограничивает их рост и размеры при метаморфозе (Indermaur et al., 2010). Кроме того, сокращение гидропериода водоёма ведет к более раннему метаморфозу при меньших размерах тела, что подтверждает наличие некоторого уровня пластичности развития головастиков в различных условиях среды (Loman, 1999, 2002; Loman, Claesson, 2003; Székely et al., 2010). Очевидно поэтому размерно-весовые характеристики сеголетков *P. fuscus* из пересыхавших озёр Кругленькое и Садок оказались меньше, чем в популяции озера Лебяжье.

Установленная по коэффициенту вариации неоднородность выборок сеголетков *P. fuscus* в совокупности с бимодальностью динамики большинства параметров упитанности и размерно-весовых характеристик позволяют предполагать наличие некоторой части особей с отличной от основной массы когорты реакцией на особенности среды, в которой происходило развитие головастиков. Причем данная закономерность в наибольшей степени выражена в водоёмах с более продолжительным гидропериодом, достаточным для выхода большинства сеголетков, совершающих метаморфоз в течение данного года. В популяциях из пересыхающих озёр Кругленькое и Садок подобная неоднородность выражена гораздо слабее, а по неинвазионным индексам упитанности отсутствует. Хотя ранее было установлено, что при более высокой плотности головастиков в водоёме, которая, очевидно, форми-

руется при пересыхании, наблюдается большая дисперсия параметров головастика по сравнению с их развитием в условиях низкой плотности популяции (Stump, 1981).

Наблюдаемая неоднородность, очевидно, возникает не за счёт различий в содержании воды в теле, которые можно было предполагать. Так, содержание воды оказалось более консервативным показателем ($CV = 0.13 - 5.69\%$), чем длина тела ($CV = 2.30 - 9.54$) (см. табл. 2). В большей степени она, вероятно, обусловлена вариацией в структуре сухого вещества тела (см. табл. 2). Наиболее вероятной причиной такой вариативности можно предполагать различия в относительном вкладе скелетных структур в формирование веса тела сеголетков. Однако данное предположение нуждается в дополнительном исследовании.

Сравнительный анализ неинвазионных индексов упитанности показал, что индекс Фултона, в отличие от индекса W/L , как правило, сглаживает различия упитанности в действительности существующие в выборках. Поэтому при проведении сравнительных исследований различных популяций, а также внутривидового анализа динамики упитанности в течение одного года предпочтение следует отдавать второму показателю. Кроме того, индекс W/L , как было показано ранее (Ермохин и др., 2014 а), более согласованно варьирует с содержанием жира в теле, определенным по жиротельно-соматическому индексу ($FBSI$).

Таким образом, проведенное исследование динамики упитанности сеголетков *P. fuscus* в период их расселения из нерестовых водоёмов выявило бимодальность большинства параметров, описывающих данный показатель. В этот период наблюдается формирование двух пиков размерно-весовых показателей и упитанности сеголетков. Наличие периода депрессии упитанности сеголетков из популяции озера Лебяжье, возникающей после прохождения двух третей периода расселения, позволяет предполагать относительно низкий уровень выживаемости особей, проходящих метаморфоз и расселяющихся в данный период. Неоднородность когорты сеголетков, а также уровень их упитанности закономерно убывают в ряду водоёмов в прямой зависимости от величины их гидропериода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филиппов А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Та-

бачишин В. Г., Емельянов А. В. 2014. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 148 с.

Гаранин В. И., Панченко И. М. 1987. Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 8 – 26.

Ермохин М. В. 2014. Методы изучения потоков вещества и энергии, формируемых животными между водными и наземными экосистемами в долинах рек // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : материалы лекций II Всерос. шк.-конф. / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. Ярославль : Филигрань. Т. 1. С. 42 – 56.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2010. Динамика размерной и половой структуры сеголетков чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы // Современная герпетология. Т. 10, № 3/4. С. 101 – 108.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 а. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 11, № 1/2. С. 28 – 39.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 б. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголетков чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. Т. 11, № 3/4. С. 121 – 131.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Богословский Д. С., Иванов Г. А. 2012 а. Неинвазивная диагностика пола сеголетков чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) по размерно-весовым характеристикам // Современная герпетология. Т. 12, № 1/2. С. 40 – 48.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012 б. Оптимизация методики учета земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : материалы 3-й междунар. науч. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. С. 157 – 163.

Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. 2013. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, № 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014 а. Сравнительный анализ эффективности индексов упитанности сеголетков *Pelobates fuscus* // Современная герпетология. Т. 14, № 1/2. С. 92 – 102.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014 б. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Поволж. экол. журн. № 3. С. 342 – 350.

Коломыц Э. Г. 2003. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М. : Наука. 371 с.

- Корн П. С. 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия : стандартные методы для земноводных. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 117 – 127.
- Левицкая Н. Г., Шаталова О. В., Иванова Г. Ф. 2009. Обзор средних и экстремальных характеристик климата Саратовской области во второй половине XX – начале XXI века // Аграрный вестник Юго-Востока. № 1. С. 30 – 33.
- Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2013. Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК – CytB // Современная герпетология. Т. 13, № 3/4. С. 117 – 121.
- Altwegg R., Reyer H. U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // Evolution. Vol. 57, № 4. P. 872 – 882.
- Beck C. W., Congdon J. D. 1999. Effects of individual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo terrestris*) metamorphs // Canadian J. of Zoology. Vol. 77, № 6. P. 944 – 951.
- Bell B. 2004. The recent decline of a New Zealand endemic: how and why did populations of Archey's frog *Leiopelma archeyi* crash over 1996 – 2001? // Biological Conservation. Vol. 120, № 2. P. 189 – 199.
- Berven K. A., Gill D. E. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // American Zoologist. Vol. 23, № 1. P. 85 – 97.
- Bie T., Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., Hampel H., Denys L., Vanhecke L., Gucht K., Wichelen J., Vyverman W., Declerck S. A. J. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms // Ecology Letters. Vol. 15, № 7. P. 740 – 747.
- Blab J. 1986. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien // Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. Bonn : Kilda Verlag. Heft 18. 150 s.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) : evidence from DNA flow cytometry // Amphibia – Reptilia. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.
- Buchholz D. R., Hayes T. B., Gatten Jr. R. E., 2002. Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae) // Copeia. Vol. 2002, № 1. P. 180 – 189.
- Bull E. 2009. Dispersal of newly metamorphosed and juvenile Western Toads (*Anaxyrus boreas*) in North-eastern Oregon, USA // Herpetological Conservation and Biology. Vol. 4, № 2. P. 236 – 247.
- Chelgren N. D., Rosenberg D. K., Heppell S. S., Gitelman A. I., 2006. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration // Ecological Applications. Vol. 16, № 1. P. 250 – 261.
- Clarke G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness : application for conservation biology // Conservation Biology. Vol. 9, № 1. P. 18 – 24.
- Corn P. S. 1994. Straight-line drift fences and pit-fall traps // Measuring and monitoring biological diversity : standard methods for amphibians / eds. W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. C. Heyek, M. S. Foster. Washington : Smithsonian Institution Press. P. 109 – 117.
- Corn P. S., Bury R. B. 1990. Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland. General Technical Report PNW-GTR-275. 34 p.
- Crump M. L. 1981. Energy accumulation and amphibian metamorphosis // Oecologia. Vol. 49, № 2. P. 167 – 169.
- Fulton T. W. 1904. The rate of growth of fishes // Fish Board of Scotland. Annual Report. Vol. 22, № 3. P. 141 – 241.
- Goater C. P. 1994. Growth and survival of post-metamorphic toads : interactions among larval history, density, and parasitism // Ecology. Vol. 75, № 8. P. 2264 – 2274.
- Gray M. J., Smith L. M. 2005. Influence of land use on postmetamorphic body size of playa lake amphibians // J. of Wildlife Management. Vol. 69, № 2. P. 515 – 524.
- Green A. J. 2001. Mass/length residuals : measures of body condition or generators of spurious results? // Ecology. Vol. 82, № 5. P. 1473 – 1483.
- Guarino F. M., Caputo V., Angelini F. 1992. The reproductive cycle of the newt *Triturus italicus* // Amphibia – Reptilia. Vol. 13, № 2. P. 121 – 133.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST : Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.
- Hansen M. J., Nate N. A. 2005. A method for correcting the relative weight (Wr) index for seasonal patterns in relative condition (Kn) with length as applied to walleye in Wisconsin // North American J. of Fisheries Management. Vol. 25, № 4. P. 1256 – 1262.
- Hayes J. P., Shonkwiler J. S. 2001. Morphometric indicators of body condition : worthwhile or wishful thinking? // Body composition analysis of animals : a handbook of non-destructive methods / ed. J. R. Speakman. New York ; Cambridge : Cambridge University Press. P. 8 – 38.
- Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu J. Y.-L. 1996. The Male Reproductive Cycle of the Toad, *Suto bankorensis*, in Taiwan // Zoological Studies. Vol. 35, № 2. P. 128 – 137.
- Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu J. Y.-L. 1997. Male Reproductive cycle of the toad *Bufo melanostictus* in Taiwan // Zoological Science. Vol. 14, № 3. P. 497 – 503.
- Iela L., Milone M., Caliendo M. F., Rastogi R. K., Chieffi G. 1979. Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta* : Annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma // Bolletino di Zoologia. Vol. 46, № 1 – 2. P. 11 – 16.
- Indermaur L., Schmidt B. R., Tockner K., Schaub M. 2010. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and

- growth rate at metamorphosis // *Oecologia*. Vol. 163, № 3. P. 637 – 649.
- Jakob E. M., Marshall S. D., Uetz G. W. 1996. Estimating fitness : a comparison of body condition indices // *Oikos*. Vol. 77, № 1. P. 61 – 67.
- Jehle R., Hödl W. 1998. Pit versus pattern : effects of transponders on recapture rate and body condition of Danube crested newts (*Triturus doboronicus*) and common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) // *Herpetological J.* Vol. 8, № 2. P. 181 – 186.
- Kanamadi R. D., Saidapur S. K., Bhuttewadkar N. U., Yamakanamaradi S. M. 1989. Annual changes in the fat body of the male toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) inhabiting the tropical zone of South India // *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.* Vol. 55, № 4. P. 261 – 264.
- Kaufman S. D., Johnston T. A., Leggett W. C., Moles M. D., Casselman J. M., Schulte-Hostedde A. I. 2007. Relationships between body condition indices and proximate composition in adult walleyes // *Transactions of the American Fisheries Society*. Vol. 136. P. 1566 – 1576.
- Labocha M. K., Schutz H., Hayes J. P. 2013. Which body condition index is best? // *Oikos*. Vol. 123, № 1. P. 111 – 119.
- Levey R., Shambaugh N., Fort D., Andrews J. 2003. Investigations into the causes of amphibian malformations in the Lake Champlain Basin of New England / Vermont Department of Environmental Conservation. Waterbury. 239 p.
- Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // *Organisms Diversity & Evolution*. Vol. 13, № 9. P. 433 – 451.
- Loman J. 1999. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying : an experimental demonstration // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 20, № 4. P. 421 – 430.
- Loman J. 2002. Temperature, genetic and hydrop-eriod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field // *J. of Zoology*. Vol. 258, № 1. P. 115 – 129.
- Loman J., Claesson D. 2003. Plastic response to pond drying in tadpoles *Rana temporaria* : tests of cost models // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 5, № 2. P. 179 – 194.
- Loman J., Lardner B. 2009. Density dependent growth in adult brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* – a field experiment // *Acta Oecologica*. Vol. 35, № 6. P. 824 – 830.
- Marangoni F., Tejedo M. 2008. Variation in body size and metamorphic traits of Iberian spadefoot toads over a short geographic distance // *J. of Zoology*. Vol. 275, № 2. P. 97 – 105.
- McDiarmid R. W. 1994. Preparing amphibians as scientific specimens // *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians* / eds. W. R. Heyer, R. W. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, M. S. Foster. Washington ; London : Smithsonian Institution Press. P. 289 – 297
- McClanahan L. Jr. 1967. Adaptations of the spadefoot toad *Scaphiopus couchii*, to desert environments // *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol. 20, № 1. P. 73 – 99.
- Morey S. R. 1998. Pool duration influences age and body mass at metamorphosis in the western spadefoot toad : implications for vernal pool conservation // *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems : proceedings from a 1996 Conference* / eds. C. W. Witham, E. T. Bauder, D. Belk, W. R. Ferren Jr., R. Ornduff. Sacramento : California Native Plant Society. P. 86 – 91
- Merilä J., Laurila A., Laugen A. T., Räsänen K., Pakkala M. 2000. Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria* – comparison of high and low latitude populations // *Ecography*. Vol. 23, № 4. P. 457 – 465.
- Newman R. A., Dunham A. E. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchii*) // *Copeia*. Vol. 1994, № 2. P. 372 – 381.
- Orizaola G., Laurila A. 2009. Intraspecific variation of temperature-induced effects on metamorphosis in the pool frog (*Rana lessonae*) // *Canadian J. of Zoology*. Vol. 87, № 7. P. 581 – 588.
- Pisani G. R. 1973. A guide to preservation techniques for amphibians and reptiles. Salt Lake City : Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 24 p.
- Reading C. 2010. The impact of environmental temperature on larval development and metamorph body condition in the common toad, *Bufo bufo* // *Amphibia – Reptilia*. Vol. 31, № 4. P. 483 – 488.
- Reading C. J., Clarke R. T. 1995. The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo* // *Oecologia*. Vol. 102, № 4. P. 453 – 459.
- Schulte-Hostedde A. I., Zinner B., Millar J. S., Hickling G. J. 2005. Restitution of mass-size residuals : validating body condition indices // *Ecology*. Vol. 86, № 1. P. 155 – 163.
- Schmidt B. R., Hödl W., Schaub M. 2012. From metamorphosis to maturity in complex life cycles : equal performance of different juvenile life history pathways // *Ecology*. Vol. 93, № 3. P. 657 – 667.
- Semlitsch R. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // *Ecology*. Vol. 69, № 1. P. 184 – 192.
- Seymour R. S. 1973. Energy metabolism of dormant spadefoot toads (*Scaphiopus*) // *Copeia*. Vol. 1973, № 3. P. 435 – 445.
- Stevenson R. D., Woods W. A. 2006. Condition indices for conservation : new uses for evolving tools // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 46, № 6. P. 1169 – 1190.

Székely P., Tudor M., Cogălniceanu D. 2010. Effect of habitat drying on the development of the Eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) tadpoles // Amphibia – Reptilia. Vol. 31, № 3. P. 425 – 434.

Whitford W. G., Meltzer K. H. 1976. Changes in O₂ consumption, body water and lipid in burrowed desert juvenile anurans // Herpetologica. Vol. 32, № 1. P. 23 – 25.

BODY CONDITION DYNAMICS OF *PELOBATES FUSCUS* (PELOBATIDAE, ANURA) TOADLETS DURING THEIR MIGRATION FROM SPAWNING WATERBODIES

M. V. Yermokhin¹, V. G. Tabachishin², and G. A. Ivanov¹

¹ *Saratov State University
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: ecoton@rambler.ru*

² *Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru*

The body condition dynamics of *Pelobates fuscus* toadlets from three local populations (namely, Lakes Sadok, Kruglen'koe and Lebyazhye: the Medveditsa river valley, Saratov region) in the period of their migration from spawning lakes in 2013 is characterized by the bimodality of most parameters. In the population from the waterbody with a constant hydrological regime (Lake Lebyazhye), two peaks of the size and weight traits and body condition of toadlets are formed in this period. A depression period of toadlets body condition arising on the passage of two-thirds of the migration period is also characteristic. Under the conditions of drying-up water bodies (the population from Lakes Kruglen'koe and Sadok), the body condition extremes are less pronounced or absent. The heterogeneity of the *P. fuscus* juvenile cohort and their body condition level naturally decrease in the row of water bodies in direct proportion to their hydroperiod duration.

Key words: *Pelobates fuscus*, toadlets, fat bodies, body condition indexes, hydroperiod.