

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ *PELOBATES FUSCUS* (ANURA, PELOBATIDAE) В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦА (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

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

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени 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: tabachishinv@sevin.ru

Поступила в редакцию 18.10.2016 г.

Проанализирована размерная, весовая и половая структура популяций половозрелых особей чесночницы обыкновенной в течение 2009–2016 гг. в пяти озерах поймы р. Медведица (Саратовская область, Лысогорский район). Длина тела самцов, принимавших участие в размножении, варьировала от 29.0 до 56.0 мм (вес – от 2.35 до 20.87 г), а самок – от 29.3 до 59.2 мм (вес – 2.64 до 22.33 г). В большинстве популяций установлен выраженный половой диморфизм с преобладанием самок по размерно-весовым параметрам (от 1 до 18% по длине тела и от 7 до 74% по живому весу). В локальных популяциях *P. fuscus* вблизи русла реки длина тела обоих полов более стабильна в течение ряда лет по сравнению с популяциями, удалёнными от русла, а также по сравнению с многолетней динамикой веса тела. Сбалансированное соотношение полов наблюдалось относительно редко – в 30% случаев исследования (в 14% – преобладали самки, в 56% – самцы). Соотношение самцов и самок в популяциях варьировало от 2.76 : 1 до 1 : 1.92. Во многих популяциях с преобладанием самцов наблюдается временная тенденция к формированию равного соотношения полов на фоне увеличения количества самок.

Ключевые слова: *Pelobates fuscus*, популяции, длина тела, вес тела, половой диморфизм, половая структура, Саратовская область.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-113-122

ВВЕДЕНИЕ

Чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*) относится к наиболее массовым видам бесхвостых амфибий в долинах рек Саратовской области (Шляхтин и др., 2005, 2014, 2015; Ермохин, Табачишин, 2010, 2011 а). На территории региона обитает восточная форма *P. fuscus* (Полуконова и др., 2013 а, б), выделенная ранее по массе ядерной ДНК (Боркин и др., 2001; Borkin et al., 2001, 2003).

Однако в условиях потепления и аридизации климата на Юго-Востоке европейской части России (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009) возможно существенное изменение условий размножения и наземного обитания данного вида (Шляхтин и др., 2016; Stuart et al., 2004; Reading, 2007). Происходят значительные изменения параметров годового цикла *P. fuscus* на территории севера Нижнего Поволжья, причем особенно заметно трансформировались фенологические особенности периода зимовки и начала нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, б, 2014, 2016 а; Yermokhin et al., 2015).

Структура популяций бесхвостых амфибий способна оказать существенное влияние на ус-

пешность воспроизводства их популяций. В условиях устойчивого повышения температуры среды в период развития головастиков возможно смещение соотношения полов среди сеголетков (Ермохин, Табачишин, 2010; Monnet, Cherry, 2002), которое в долгосрочной перспективе способно привести к возникновению дисбаланса половой структуры популяций. Кроме того, разработка проблемы динамики размерно-весовой и половой структуры популяций наиболее массовых видов бесхвостых амфибий необходима для количественной оценки роли этих животных в формировании процессов переноса вещества и энергии между водными и наземными экосистемами (Ермохин, 2007, 2014). Поэтому многолетнее исследование тенденций изменения этих параметров структуры в популяциях *P. fuscus* следует считать необходимой составляющей частью мониторинга в различных частях ареала.

Цель настоящей работы – проанализировать многолетнюю динамику размерно-весовых параметров и половой структуры в популяциях чесночницы обыкновенной в условиях долины р. Медведица (Саратовская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельных были использованы популяции *P. fuscus*, нерестящиеся в пяти озерах, расположенных в пойме р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области): Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.), Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Коблово (51°18'38" с.ш., 44°50'01" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.) и Черепашье (51°21'52" с. ш., 44°49'05" в. д.).

Отлов сеголеток производили заборчиками из полиэтиленовой пленки длиной 10 м и высотой 0.5 м с 4 ловчими цилиндрами (по 2 с каждой стороны по краям заборчика) объемом 10 л (Корн, 2003). Применяли модификацию метода линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Ермохин, Табачишин, 2011 б; Ермохин и др., 2012; Беляченко и др., 2014). Ловчие цилиндры осматривали и очищали ежедневно. Вокруг каждого озера были установлены не менее 10 заборчиков. Пол амфибий определяли при помощи анализа вторичных половых признаков (наличие мозолей на предплечьях у *P. fuscus*).

Длину тела (*SVL*) отловленных особей измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли, взвешивая их на электронных весах KERN CM60-2N с точностью до 0.01 г.

Совокупность особей *P. fuscus*, прибывающих на нерест в конкретное пойменное озеро, рассматривали как локальную популяцию и определяли размерные и весовые параметры для выборок из каждого водоёма отдельно, т.е. выборки были стратифицированы по нерестовым водоёмам и по году исследования. Такой методический подход обусловлен высокой степенью репродуктивного консерватизма этого вида: половозрелые особи чесночниц возвращаются на нерест в тот водоём, в котором они появились из икры и проходили метаморфоз, а миграционный обмен между даже близко расположенными нерестовыми озерами практически отсутствует (Hels, 2002).

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней длины тела самцов и самок отдельно (*M*), стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (*min – max*); нормальность распределения определяли по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по *F*-критерию Фишера. Поскольку распределение оказалось нормальным, а дисперсии в некоторых случаях были не гомогенны (тест Левена), для проверки гипотезы равенства

средних между самцами и самками в каждой выборке использовали однофакторный дисперсионный анализ (*ANOVA*), при негомогенных дисперсиях выборок в модификации Уэлча. Уровень значимости при множественных сравнениях по этому критерию определяли с учетом поправки Бонферрони.

Индекс полового диморфизма рассчитывали по формуле:

$$SDI = \left(\frac{SVL_f}{SVL_m} - 1 \right) \times 100,$$

где *SDI* – индекс полового диморфизма, %; *SVL_f* – длина тела самки, мм; *SVL_m* – длина тела самца, мм (Lovich, Gibbons, 1992). Сходный способ расчета был применен для оценки полового диморфизма по живому весу тела. Отличие распределения полов от 1 : 1 устанавливали с помощью критерия χ^2 . Различия признавали значимыми при *P* < 0.05. Все вычисления в ходе статистической обработки выполнены с использованием пакетов программ PAST 2.17 и MS Excel (модуль AtteStat 12.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина тела самцов *P. fuscus*, принимавших участие в нерестовых миграциях в локальных популяциях долины р. Медведица, варьировала от 29.0 до 56.0 мм (в среднем от 35.7 до 43.2 мм). Наибольшие линейные размеры были характерны для самцов популяции оз. Лебяжье в 2009 г., наименьшие – для популяции, размножающейся в оз. Садок в 2011 г. (табл. 1). Вес тела самцов из пяти популяций находился в период исследований в пределах от 2.35 до 20.87 г (в среднем от 4.91 до 9.00 г). Наибольший вес тела отмечался у самца из популяции озера Садок в 2015 г., наименьший – там же в 2011 г. (см. табл. 1).

Длина тела половозрелых самок *P. fuscus* в исследованных популяциях составляла в 2009 – 2016 гг. от 29.3 до 59.2 мм (в среднем 40.0 – 45.4 мм). Наибольшие размеры были характерны для популяции озера Садок в 2016 г., наименьшие – в оз. Кругленькое в 2013 г. Вес тела самок варьировал в пределах от 2.64 до 22.33 г (в среднем от 6.57 – 12.17 г). Особи наименьшего и наибольшего веса были зарегистрированы в популяции оз. Садок в 2013 и 2016 гг. соответственно (см. табл. 1).

Половые различия *P. fuscus* по размерно-весовым показателям были статистически значимы во всех локальных популяциях (*ANOVA*, *F*-критерий, *P* < 0.02) за исключением длины тела

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ

Таблица 1

Длина (SVL , мм), живой вес (W_{live} , г) и половой диморфизм в популяциях *Pelobates fuscus*

Год	Размерно-весовые параметры				SDI , %	
	Самцы		Самки			
	SVL , мм	W_{live} , г	SVL , мм	W_{live} , г	SVL	W_{live}
Лебязье						
2009	43.2 ± 4.1 33.0 – 54.6	8.76 ± 1.35 4.21 – 14.92	44.7 ± 4.1 33.5 – 53.6	10.53 ± 4.18 3.84 – 15.27	3.47	20.21
2010	37.1 ± 2.3 32.7 – 47.1	5.75 ± 0.75 3.45 – 7.60	43.8 ± 3.6 33.1 – 59.1	10.00 ± 2.14 6.55 – 17.75	18.06	73.91
2013	40.6 ± 3.1 34.1 – 52.7	7.08 ± 1.52 3.99 – 13.86	44.5 ± 5.9 32.2 – 58.7	10.36 ± 4.29 3.63 – 22.11	9.55	46.29
Садок						
2010	38.4 ± 3.8 30.2 – 53.9	6.41 ± 1.84 2.65 – 13.50	42.9 ± 5.4 34.0 – 54.3	9.42 ± 3.88 3.85 – 18.85	11.72	46.96
2011	35.7 ± 2.3 30.5 – 43.5	4.91 ± 0.89 2.75 – 9.50	41.3 ± 4.3 31.2 – 52.3	8.30 ± 2.50 3.35 – 19.30	15.69	69.04
2012	37.4 ± 2.1 30.9 – 45.4	6.13 ± 1.82 2.92 – 9.81	43.2 ± 4.4 32.7 – 53.1	8.94 ± 2.65 3.92 – 18.23	15.51	45.84
2013	41.2 ± 3.4 31.6 – 50.5	7.17 ± 1.79 3.08 – 15.10	44.6 ± 3.8 32.1 – 53.9	10.41 ± 2.90 2.64 – 19.04	8.05	45.31
2014	41.2 ± 3.2 35.5 – 56.0	8.11 ± 2.06 4.70 – 20.87	44.9 ± 3.5 35.1 – 58.6	11.80 ± 2.88 3.46 – 21.00	8.15	45.53
2015	42.4 ± 3.3 34.8 – 49.9	8.81 ± 1.69 3.70 – 13.25	44.6 ± 3.4 35.8 – 55.7	10.92 ± 2.60 4.96 – 22.33	5.10	23.92
2016	42.4 ± 2.6 35.6 – 46.8	9.00 ± 1.58 5.12 – 12.70	45.4 ± 3.3 40.8 – 53.4	12.17 ± 2.79 8.04 – 19.95	7.08	35.22
Коблово						
2010	40.2 ± 2.3 35.8 – 44.5	6.29 ± 1.22 4.45 – 8.75	43.4 ± 2.7 37.7 – 48.2	9.09 ± 1.72 6.54 – 12.93	7.96	44.52
2011	37.6 ± 3.4 29.0 – 43.1	6.03 ± 1.65 2.35 – 10.50	44.1 ± 5.1 29.4 – 59.2	10.24 ± 2.67 3.55 – 16.95	17.29	69.82
2012	38.1 ± 2.8 31.2 – 44.3	6.15 ± 1.72 4.03 – 8.64	44.6 ± 4.8 35.8 – 54.1	9.36 ± 2.31 4.12 – 14.76	17.06	52.20
Кругленькое						
2011	36.1 ± 2.9 29.1 – 46.2	5.15 ± 1.15 2.68 – 8.52	41.6 ± 3.6 33.4 – 52.6	8.32 ± 2.16 4.40 – 16.05	15.24	61.55
2012	37.4 ± 3.1 30.2 – 48.1	5.82 ± 1.24 2.74 – 8.96	40.5 ± 3.1 33.1 – 50.3	7.24 ± 2.23 3.96 – 15.12	8.29	24.40
2013	39.6 ± 3.0 32.7 – 52.8	6.13 ± 1.46 2.87 – 13.40	40.0 ± 3.8 29.3 – 51.2	6.57 ± 2.31 3.05 – 15.96	1.02	7.20
2014	40.6 ± 2.8 33.1 – 50.5	7.20 ± 1.28 3.79 – 12.48	43.3 ± 3.2 35.5 – 55.1	10.05 ± 2.46 4.89 – 19.93	6.40	39.54
2015	39.6 ± 2.6 32.5 – 50.6	6.80 ± 2.05 2.70 – 11.92	41.6 ± 3.5 30.4 – 58.0	8.24 ± 2.76 3.50 – 19.52	4.90	21.26
2016	40.8 ± 2.8 34.6 – 47.3	7.87 ± 1.78 4.84 – 11.70	42.0 ± 2.6 38.5 – 47.1	9.71 ± 1.67 7.61 – 13.09	2.94	23.38
Черепашье						
2014	39.8 ± 2.9 32.5 – 48.6	7.21 ± 1.52 3.90 – 13.60	43.0 ± 3.6 33.1 – 54.5	10.04 ± 2.50 4.71 – 18.14	8.04	39.25
2015	39.0 ± 2.5 30.4 – 51.5	6.66 ± 1.36 2.90 – 12.74	41.4 ± 3.0 32.9 – 51.2	8.60 ± 2.14 4.00 – 15.4	6.15	29.27
2016	40.3 ± 2.2 33.6 – 47.7	7.80 ± 1.35 5.00 – 13.15	42.7 ± 3.0 35.3 – 48.4	10.41 ± 2.10 5.83 – 15.61	5.96	33.46

Половые различия длины и веса тела *Pelobates fuscus* по результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Год	Популяции									
	Лебяжье		Садок		Коблово		Кругленькое		Черепашье	
	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г	<i>SVL</i> , мм	<i>W</i> _{live} , г
2009	<u>17.02</u> 0.00004	<u>34.47</u> <0.00001	–	–	–	–	–	–	–	–
2010	<u>567.90</u> <0.00001	<u>1242.00</u> <0.00001	<u>28.97</u> <0.00001	<u>28.96</u> <0.00001	<u>24.32</u> 0.00001	<u>50.19</u> <0.00001	–	–	–	–
2011	–	–	<u>464.70</u> <0.00001	<u>514.10</u> <0.00001	<u>97.95</u> <0.00001	<u>149.70</u> <0.00001	<u>185.80</u> <0.00001	<u>147.80</u> <0.00001	–	–
2012	–	–	<u>286.20</u> <0.00001	<u>296.40</u> <0.00001	<u>112.81</u> <0.00001	<u>186.40</u> <0.00001	<u>92.83</u> <0.00001	<u>214.10</u> <0.00001	–	–
2013	<u>110.60</u> <0.00001	<u>160.30</u> <0.00001	<u>107.30</u> <0.00001	<u>201.30</u> <0.00001	–	–	<u>2.09</u> 0.15	<u>6.17</u> 0.01	–	–
2014	–	–	<u>81.55</u> <0.00001	<u>182.50</u> <0.00001	–	–	<u>43.26</u> <0.00001	<u>148.20</u> <0.00001	<u>100.80</u> <0.00001	<u>204.30</u> <0.00001
2015	–	–	<u>15.78</u> 0.00008	<u>19.92</u> 0.00001	–	–	<u>11.91</u> 0.0006	<u>5.09</u> 0.02	<u>79.49</u> <0.00001	<u>58.97</u> <0.00001
2016	–	–	<u>22.05</u> 0.00001	<u>30.81</u> <0.00001	–	–	<u>2.17</u> 0.15	<u>12.47</u> 0.0009	<u>38.83</u> <0.00001	<u>99.15</u> <0.00001

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.03$).

самцов и самок в популяции озера Кругленькое в 2013 и 2016 г. (табл. 2).

Половой диморфизм по длине тела при наличии значимых различий варьировал в популяциях долины р. Медведица в диапазоне от 3.47 до 18.06%, достигая минимума и максимума в популяции притеррасного оз. Лебяжье (см. табл. 1). Он был относительно ниже в озерах центральной поймы Кругленькое и Черепашье. В трех популяциях он претерпевал незначительные разнонаправленные межгодовые колебания. Диморфизм самцов и самок *P. fuscus* по весу тела в период нерестовых миграций был более существенно выражен и находился в пределах от 7 до 74%. Данный показатель также достигал максимума в популяции оз. Лебяжье и был минимальным в популяции оз. Кругленькое в 2013 г. В целом в трех популяциях, исследованных в течение ряда лет, происходило заметное снижение половых различий по весу тела (см. табл. 1).

Межгодовые различия размерно-весовых показателей в популяциях, исследованных в течение ряда лет, были статистически значимы (ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.00001$) в течение 2009 – 2016 гг., за исключением длины тела самок в популяции оз. Коблово, а также веса тела самцов озёр Коблово и Лебяжье (табл. 3).

Соотношение полов в локальных популяциях *P. fuscus* варьировало от сбалансированного

(1 : 1) до значительного преобладания самцов (от 1.32 : 1 в популяции оз. Кругленькое в 2015 г. до 2.76 : 1 в популяции оз. Черепашье в 2016 г.) (табл. 4). Сбалансированное соотношение полов наблюдалось приблизительно в трети случаев исследования. Оно было более характерно для популяциях озёр Садок в 2014 – 2015 г. и Кругленькое – в 2014 и 2016 гг. Наиболее распространенный вариант половой структуры популяции – статистически значимое преобладание самцов. Однако их доля в популяции имела довольно значительные колебания. Так, в оз. Садок наблюдался обратимый переход от типичной маскулинизированной популяции в начале периода исследований к сбалансированному варианту половой структуры в 2014 и 2015 гг. В популяциях озёр Садок, Коблово и Черепашье межгодовые изменения соотношения полов были разнонаправлены и статистически значимы (см. табл. 4). В то же время в популяции оз. Кругленькое маскулинизированный статус половой структуры сохранялся относительно устойчиво в течение четырёх лет. В двух из пяти популяций происходило постепенное возрастание доли самок популяции вплоть до формирования сбалансированного соотношения полов в популяции оз. Садок.

Дисбаланс полов у сеголеток *P. fuscus* с преобладанием самок – относительно обычное явление в годы с аномально жарким летом (Ермохин,

Межгодовые различия размерно-весовых параметров *P. fuscus*, принимавших участие в нерестовых миграциях

Популяция	Межгодовые различия (<i>F/P</i>)				Годы с парными различиями (post-hoc тесты, критерий Тьюки <i>Q</i> , <i>P</i> < 0.04)			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>	<i>SVL</i>	<i>W_{live}</i>
Лебязье	<u>231.90</u> <0.00001	<u>274.30</u> <0.00001	<u>4.73</u> 0.009	<u>2.75</u> 0.17	2009, 2010, 2013	2009, 2010, 2013	2009–2010	–
Садок	<u>397.20</u> <0.00001	<u>427.30</u> <0.00001	<u>33.84</u> <0.00001	<u>60.28</u> <0.00001	2010–2013	2010–2015	2010–2011	2010–2011
Коблово	<u>25.71</u> 0.00004	<u>1.01</u> 0.40	<u>1.15</u> 0.38	<u>6.72</u> 0.04	2010–2012	–	–	2010–2011
Кругленькое	<u>76.30</u> <0.00001	<u>78.44</u> <0.00001	<u>20.54</u> <0.00001	<u>63.42</u> <0.00001	2011–2014	2014–2015	2013–2014, 2016	2011 и 2015, 2014–2015
Черепашье	<u>28.32</u> <0.00001	<u>55.40</u> <0.00001	<u>15.55</u> <0.00001	<u>35.67</u> <0.00001	2014–2016	2014–2016	2014–2015, 2015–2016	2014–2015, 2015–2016

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия и уровень его значимости после применения однофакторного дисперсионного анализа (*ANOVA*) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, *P* < 0.03).

Табачишин, 2010). Очевидно, что в условиях высокой температуры воды в нерестовых водоёмах в период развития головастиков (выше 27°C) наблюдается заметная феминизация когорты сеголеток вплоть до соотношения 3 : 1 в пользу самок, а при температуре ниже 21 °C, напротив, происходит маскулинизация. Изменения в соотношении полов происходят, вероятно, в связи с дифференциальной выживаемостью особей более крупного размера в условиях возрастания затрат на обмен у пойкилотермных животных. Феминизирующее влияние высокой температуры воды ранее было отмечено для популяций многих видов бесхвостых амфибий, характеризующихся выраженным размерным половым диморфизмом с более крупными самками (Monnet, Cherry, 2002; Eggert, 2004; Hulin et al., 2009).

Сравнительный анализ и обобщение данных многих исследователей показал, что в большинстве популяций *P. fuscus* из Западной и Центральной Европы наблюдается сбалансированное соотношение полов или преобладают самцы (табл. 5). Преобладание самок отмечено только на западе Украины (Щербак, Щербань, 1980) и в отдельных популяциях Юго-Востока Европы (Rot-Nilčević et al., 2001). В целом вариабельность соотношения полов в популяциях Pelobatidae в пределах ареала вида следует считать широко распространенным обычным явлением (Scali, Gentilli, 2003).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Отсутствие значимых различий по длине тела между полами – относительно редкое явление

в популяциях данного вида. Так, например, оно было ранее обнаружено в популяции *P. fuscus in-subricus* на севере Италии (Andreone et al., 1993). Однако размерные характеристики самцов и самок исследованных популяций *P. fuscus* в долине р. Медведица соответствуют таковым в других частях ареала, например в Германии, Венгрии (Andreone et al., 1993) и в Европе в целом (Nöllert, 1990; Nöllert et al., 2012).

Анализ изменений в течение ряда лет показал, что длина тела была относительно консервативным показателем размерной структуры. В отличие от других видов бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Ермохин и др., 2016 б) длина тела чесночниц претерпевала относительно небольшие межгодовые колебания в различных локальных популяциях, составлявшие не более 2 – 3% у самцов и, в несколько большем диапазоне, 0.7 – 8% у самок. Вес тела в среднем варьировал в различные годы, изменяясь у самцов на 8 – 19%, а у самок – на 13 – 35%. В локальных популяциях *P. fuscus*, вблизи русла реки длина тела обоих полов более стабильна в течение ряда лет по сравнению с популяциями, удалёнными от русла, а также по сравнению с многолетней динамикой веса тела. Большой размах межгодовых колебаний веса тела самок, очевидно, может быть обусловлен различным объемом половых продуктов, формируемых ими в течение периода активности особей в предыдущем году и степени их упитанности.

Половая структура популяции представляет собой соотношение особей разных полов. Обычно выделяют первичную, вторичную и третичную половую структуру. Под первичной половой

Таблица 4

Соотношение полов в популяциях *Pelobates fuscus*

Год	Число особей, экз.		Соотношение полов (самцы : самки)	Различия в соотношении полов (χ^2/P)	
	Самцы	Самки		В течение года	Межгодовые
Лебяжье					
2009	230	297	1 : 1.29	<u>4.27</u> 0.04	104.59 <0.0001
2010	204	392	1 : 1.92	<u>30.40</u> <0.0001	
2013	512	330	1.55 : 1	<u>19.90</u> <0.0001	
Садок					
2010	474	336	1.41 : 1	<u>11.84</u> 0.0006	102.26 <0.0001
2011	623	306	2.04 : 1	<u>55.71</u> <0.0001	
2012	426	228	1.86 : 1	<u>30.68</u> <0.0001	
2013	334	193	1.73 : 1	<u>19.21</u> <0.0001	
2014	152	177	1 : 1.16	<u>0.85</u> 0.33	
2015	236	282	1 : 1.19	<u>2.05</u> 0.15	
2016	67	34	1.97 : 1	<u>5.54</u> 0.01	
Коблово					
2010	192	162	1.18 : 1	<u>1.27</u> 0.26	19.44 0.00006
2011	63	113	1 : 1.79	<u>7.25</u> 0.01	
2012	72	107	1 : 1.49	<u>3.46</u> 0.06	
Кругленькое					
2011	177	91	1.95 : 1	<u>14.16</u> 0.0002	10.27 0.07
2012	305	180	1.69 : 1	<u>16.38</u> 0.00005	
2013	327	225	1.45 : 1	<u>9.51</u> 0.002	
2014	231	177	1.30 : 1	<u>3.59</u> 0.07	
2015	343	259	1.32 : 1	<u>5.89</u> 0.02	
2016	34	26	1.31 : 1	<u>0.54</u> 0.46	
Черепашье					
2014	232	226	1.02 : 1	<u>0.04</u> 0.84	45.94 <0.00001
2015	637	322	1.95 : 1	<u>50.31</u> <0.00001	
2016	204	77	2.76 : 1	<u>30.25</u> <0.00001	

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены статистически значимые внутри- и межгодовые различия в соотношении полов.

Половая структура популяций *Pelobates fuscus* в различных частях ареала

№ п/п	Популяция	Год	Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)	χ^2	<i>P</i>	Источник
1	Украина	2005	178:141 (1.26:1)	4.29	0.04	Писанец, 2006
2	Украина, Карпаты	1980	41 : 59 (1 : 1.4)	–	–	Щербак, Щербань, 1980
3	Германия, Северный Берлин	1992	218 : 82 (2.7 : 1)	61.6	<0.001	Schonert, 2008
		2004	185 : 115 (1.6 : 1)	16.3	<0.001	
		2007	204 : 95 (2.1 : 1)	39.7	<0.001	
4	Сербия, Утрины Каволдж Лесино	2000	5 : 26 (1 : 5.2)	14.2	<0.001	Rot-Nilčević et al., 2001
			39 : 28 (1.3 : 1)	1.8	0.17	
			16 : 27 (1 : 1.6)	2.81	0.09	
5	Австрия	1997	427 : 199 (2.1 : 1)	83.04	<0.001	Wiener, 1999
6	Германия	1997	866 : 289 (2.9 : 1)	288.25	<0.001	Tobias, 2000
7	Восточная Румыния	2002	80 : 15 (5.3 : 1)	44.47	<0.001	Székely, Nemes, 2003
8	Западная Румыния Река Кирик	2006	18 : 7 (2.5 : 1)	4.84	0.03	Nicoara A., Nicoara M., 2008
		2008	10 : 5 (2 : 1)	1.66	0.19	
9	Дания	1994	80 : 42 (1.9 : 1)	11.8	<0.001	Hels, 2002
		1995	104 : 120 (1 : 1.15)	1.14	0.28	
		1996	168 : 75 (2.24 : 1)	35.59	<0.001	
		1997	250 : 118 (2.11 : 1)	47.34	<0.001	
10	Франция	2000	76 : 25 (3.04 : 1)	25.7	<0.001	Eggert, Guyetant, 2002
11	Северо-Восток Франции (р. Саре)	1996	87 : 29 (3 : 1)	29	<0.001	Eggert, Guyetant, 1999

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия в соотношении полов.

структурой понимают соотношение полов, возникающее на стадии зиготы сразу после оплодотворения яйцеклетки; вторичное соотношение полов – у неполовозрелых особей; третичное соотношение – в совокупности половозрелых особей популяции, участвующих в размножении (Геодакян В. А., Геодакян С. В., 1985).

В популяциях земноводных сбалансированное соотношение полов 1 : 1 встречается относительно редко (см. табл. 4, 5). Обычно оно смещается в пользу одного из полов и отражает условия, в которых происходило формирование популяции (Wallace et al., 1999; Weiner, 1997; Eggert, 2004; Hulin et al., 2009). Поэтому анализ половой структуры популяций амфибий представляет необходимый материал для оценки их состояния и перспектив развития в условиях трансформации климата. В популяциях *P. fuscus* в долине р. Медведица сбалансированное соотношение полов наблюдалось относительно редко – в 30% случаев исследования (в 14% – преобладали самки, в 56% – самцы). Соотношение самцов и самок в различных популяциях в течение периода исследований варьировало от 2.76 : 1 до 1 : 1.92.

В условиях потепления климата феминизация популяций *P. fuscus* будет только усиливаться, что при сохранении существующего тренда изменения температуры в период размножения и раз-

вития в водоёмах, очевидно, может привести к нарушению репродукции вида. Так, например, в 2009 – 2014 гг. в период нереста в популяциях, обитающих в долине р. Медведица (Саратовская область), до 5% самок покидали нерестовые водоёмы, не выметав икру (Иванов и др., 2015). Поэтому для формирования обоснованного прогноза состояния популяций *P. fuscus* требуется продолжение многолетнего мониторинга их половой структуры, особенно на аридных и семиаридных территориях.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01248).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филиппов А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Емельянов А. В. 2014. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных : учеб. пособие. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 148 с.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов К. М., Халтурин М. Д. 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae) : цитометрические биохимические доказательства // Докл. РАН. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.

Геодакян В. А., Геодакян С. В. 1985. Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола? // Журн. общ. биологии. Т. 46, № 2. С. 201 – 216.

Ермохин М. В. 2007. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейобентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : тематические лекции и материалы 1-й междунар. shk.-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС. С. 101 – 129.

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. shk.-конф. / Ин-т 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 сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы // Современная герпетология. Т. 10, вып. 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, вып. 1/2. С. 28 – 39.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 б. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012. 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 а. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. 2013 б. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Современная герпетология. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.

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

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016 а. Фенологические изменения зимовки чесноч-

ницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 167 – 185.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. 2016 б. Зависимость репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 16, вып. 1/2. С. 3 – 13.

Иванов Г. А., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2015. Половая структура популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в долинах рек Саратовской области // XXIX Любимцевские чтения : сб. материалов междунар. конф. «Современные проблемы эволюции и экологии». Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та. С. 318 – 324.

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 а. 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, вып. 3/4. С. 117 – 121.

Полуконова А. В., Демин А. Г., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2013 б. Новые гаплотипы чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) из популяций в долине реки Медведица (Саратовская область) // Биология внутренних вод : материалы XV shk.-конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок. С. 304 – 308.

Писанец Е. М. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Зоол. музей ННПМ НАН Украины. Киев. 312 с.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. 2005. Животный мир Саратовской области : в 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 116 с.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2014. История и основные направления изучения герпетофауны севера Нижнего Поволжья (к 105-летию кафедры морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета) // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 137 – 146.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2015. Современное состояние батрахологической коллекции Зоологиче-

ского музея Саратовского университета // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 153 – 159.

Шляхтин Г. В., Беляченко А. В., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2016. Динамика разнообразия наземных и околоводных позвоночных Саратовской области по влиянию изменения климата // Сохранение биологического разнообразия – основа устойчивого развития : материалы Всерос. заочной науч.-практ. конф. с междунар. участием. Махачкала : АЛЕФ. С. 67 – 77.

Щербак Н. Н., Щербань М. И. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев : Наук. думка. 268 с.

Andreone F., Fortina R., Chiminello A. 1993. Natural History, Ecology and Conservation of the Italian Spadefoot Toad, *Pelobates fuscus insubricus*. Torino : Società Zoologica «La Torbiera». 96 p.

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. P. 387 – 396.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalaturin M. D., Lada G. A., Borissofsky A. G., Faizulin A. I., Kotserszhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Russ. J. Herpetology. Vol. 10, № 2. P. 115 – 122.

Eggert C. 2004. Sex determination: the amphibian models // Reproduction, Nutrition, Development. Vol. 44, № 6. P. 539 – 549.

Eggert C., Guyétant R. 1999. Age structure of a spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) population // Copeia. Vol. 1999. P. 1127 – 1130.

Eggert C., Guyétant R. 2002. Quelques observations sur la biologie des populations du Pélobate brun (*Pelobates fuscus*, Anoure) // Bull. de la Société Herpétologique de France. № 103. C. 53 – 58.

Hels T. 2002. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus* // Ecography. Vol. 25, № 3. P. 303 – 313.

Hulin V., Delmas V., Girondot M., Godfrey M. H., Guillon J.-M. 2009. Temperature-dependent sex determination and global change : are some species at greater risk? // Oecologia. Vol. 160, № 3. P. 493 – 506.

Lovich J., Gibbons J. W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // Growth, Development and Aging. Vol. 56. P. 269 – 281.

Monnet J. M., Cherry M. I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences. Vol. 269, № 1507. P. 2301 – 2307.

Nicoara A., Nicoara M. 2008. Surveying an isolated population of *Pelobates fuscus* (Anura, Amphibia)

in the Urban Area of the Town of Iasi (Romania) // Oceanological and Hydrobiological Studies. Vol. 37, Suppl. 1. P. 56 – 115.

Nöllert A. 1990. Die knoblauchkröte *Pelobates fuscus*. Wittenberg, Lutherstadt : Ziemsen. 144 s.

Nöllert A., Grossenbacher K., Lauscher H. 2012. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – Knoblauchkröte // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 5/I. Froschlurche (Anura) I (Alytidae, Bombinatoridae, Pelodytidae, Pelobatidae). Wiebelsheim : Aula-Verlag. S. 465 – 562.

Reading C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship // Oecologia. Vol. 151, № 1. P. 125 – 131.

Rot-Nikčević I., Sidorovska V., Džukić G., Kalezić M. L. 2001. Sexual size dimorphism and life history traits of two european spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry // Annales, Series Historia Naturalis. Vol. 11, № 1. P. 107 – 120.

Scali S., Gentilli A. 2003. Biology aspects in a population of *Pelobates fuscus insubricus* Cornalia, 1873 (Anura: Pelobatidae) // Herpetozoa. Vol. 16, № 1/2. P. 51 – 60.

Schonert B. 2008. Vergleichende Untersuchungen an einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus*) unter geänderten Landnutzungsbedingungen im Norden von Berlin // Rana. Bd. 5, № 2. S. 161 – 179.

Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., Waller R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide // Science. Vol. 306, № 5702. P. 1783 – 1786.

Székely P., Nemes Sz. 2003. The incidence of mutilations and malformations in a population of *Pelobates fuscus* // Russ. J. of Herpetology. Vol. 10, № 2. P. 145 – 148.

Tobias M. 2000. Zur Populationsökologie von Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) aus unterschiedlichen Agrarökosystemen : diss. Dr. der. nat. sci. Braunschweig. S. 103 – 122.

Wallece H., Badawy G. M. I., Wallace B. M. N. 1999. Amphibian sex determination and sex reversal // Cellular and Molecular Life Science. Vol. 55, № 5–6. P. 901 – 909.

Wiener A. K. 1997. Phänologie und Wanderverhalten einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti, 1768) auf der Wiener Donauinsel – ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989 – 1995 // Stapfia. Bd. 51, № 2. S. 151 – 164.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. 2015. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast) // Biology Bulletin. Vol. 42, № 10. P. 931 – 936.

**LONG-TERM DYNAMICS OF THE SIZE-WEIGHT AND SEXUAL STRUCTURE
IN POPULATIONS OF PELOBATES FUSCUS (ANURA, PELOBATIDAE)
IN THE MEDVEDITSA RIVER VALLEY (SARATOV REGION)**

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 size, weight and sexual structure of several populations of mature individuals of the common spadefoot was analyzed in five lakes of the Medveditsa floodplain (Saratov Region, Lysogorsky District) in 2009 – 2016. The body length of the males participating in reproduction ranged from 29.0 to 56.0 mm (the weight from 2.35 to 20.87 g), and that of females ranged from 29.3 to 59.2 mm (the weight from 2.64 to 22.33 g). In most *P. fuscus* populations, a pronounced sexual dimorphism was established with female predominance by size-weight parameters (from 1 to 18% of the body length and from 7 to 74% by the living weight). In the local *P. fuscus* populations close to the river bed, the body length of both sexes is more stable for a number of years, as compared to the populations remote from the bed, as well as compared to the long-term body weight dynamics. The balanced sex ratio was observed relatively rarely: in 30% studies (females and males predominated in 14 and 56%, respectively). The male-to-female ratio in the populations varied from 2.76:1 to 1:1.92. In many *P. fuscus* populations with male predominance, a temporal trend towards the formation of an equal sex ratio is observed, with an increasing number of females.

Key words: *Pelobates fuscus*, populations, body length, body weight, sexual dimorphism, sexual structure, Saratov Region.