

**ДИНАМИКА РАЗМЕРОВ ТЕЛА И УПИТАННОСТИ СЕГОЛЕТКОВ
PELOBATES FUSCUS (ANURA, PELOBATIDAE)
В УСЛОВИЯХ ТРАНСФОРМАЦИИ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА
ПОЙМЕННЫХ ОЗЁР**

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин²

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: tabachishinvg@sevin.ru*

Поступила в редакцию 28.09.2018 г., после доработки 17.10.2018 г., принята 29.10.2018 г.

Проанализирована многолетняя динамика размерно-весовых характеристик и упитанности сеголетков *Pelobates fuscus* в пяти локальных популяциях поймы р. Медведица (Саратовская область). Установлены пределы изменения длины тела, живого и сухого веса, а также индекса упитанности (*W/SVL*) самцов и самок. В 2009 – 2018 гг. размерно-весовые параметры сеголетков *P. fuscus* имели значительный уровень межгодовой вариации. Длина тела составляла у самцов от 21.0 до 44.0 мм, у самок от 22.1 до 44.0 мм. Вес живых особей находился в пределах от 1.05 до 13.34 г у самцов и от 1.28 до 13.65 г у самок. Содержание воды в теле достигало в среднем 80%, сухой вес был 0.124 – 2.979 г и 0.155 – 3.256 г у самцов и самок соответственно. Упитанность сеголетков по живому весу составляла 44.1 – 305.2 мг/мм у самцов и 50.6 – 342.1 мг/мм у самок, а по сухому весу – 4.6 – 71.4 и 3.9 – 77.0 мг/мм для самцов и самок соответственно. Обнаружено существенное влияние водности озёр на эти параметры. Все показатели имеют наибольшие значения в годы с высокими паводками и максимальным наполнением озёрных котловин водой (2012, 2018 гг.), а наименьшие – в маловодные годы, сопровождающиеся резким уменьшением их объема и пересыханием (2009 г.). Наименьшая вариабельность показателей установлена в популяциях озёр, функционирующих в режиме постоянных водоёмов, наибольшая – во временных. Полученные данные подтверждают гипотезу о низком уровне обмена особями между популяциями, что способствует возникновению локальных адаптаций к особенностям гидрологического режима конкретного водоёма.

Ключевые слова: чесночница обыкновенная, сеголетки, длина тела, упитанность, гидрологический режим.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-101-117>

ВВЕДЕНИЕ

Размерно-весовые характеристики и упитанность метаморфов бесхвостых амфибий относятся к параметрам, определяющим вероятность выживания и достижения особями половозрелости. Поэтому они во многом связаны с реальными перспективами воспроизводства и поддержания численности популяций многих видов амфибий.

Размеры и упитанность сеголетков амфибий формируются под воздействие многокомпонентного комплекса факторов (Petranka, 1984), который включает условия развития головастиков в водоёме (Leips et al., 2000; Morey, Reznick, 2001; Loman, 2002; Loman, Claesson, 2003; Richter-Boix et al., 2006; Márquez-García et al., 2009; Orizaola, Laurila, 2009; Amburgey et al., 2012; Székely et al., 2017), в том числе наличие в нем хищников (Vonesh, Warkentin, 2006; Indermaur et al., 2010; Marino Jr., Werner, 2013; Shanbhag et al., 2016), степень зараженности паразитами (Goater, 1994; Mari-

no Jr., Werner, 2013) и доступность пищи (Pfennig et al., 1991; Dmitriew, Rowe, 2011).

Происходящие изменения климата сопровождаются существенным и негативным для популяций амфибий преобразованием гидрологических и погодных факторов. Эти изменения касаются как трансформации гидрологического режима нерестовых водоёмов, так и временных сдвигов фенологии размножения амфибий на более ранние сроки (Ермохин и др., 2013, 2014 а, 2016 а; Yermokhin et al., 2015, 2017). Такие сдвиги определяют не только более раннее начало нерестовых миграций, но и сроки расселения метаморфов в наземные биотопы. Поэтому происходит заметное удлинение периода наземной активности до наступления зимовки.

Бесхвостые амфибии характеризуются сложным жизненным циклом, сопровождающимся сменой среды обитания. Чесночница обыкновенная – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – обладает наиболее длительным периодом личиноч-

ного развития среди амфибий европейской части России, достигающим 90 – 120 сут. Поэтому чаще всего в качестве нерестовых водоёмов обычно используются озёра, функционирующие в режиме постоянных водоёмов. Однако во второй половине XX – в начале XXI в. наблюдается устойчивая тенденция к сокращению водности рек бассейна Дона, которая сопровождается деградацией их паводкового режима (Киреева, 2013). Сложившаяся гидрологическая и метеорологическая обстановка привела к значительному изменению режима питания пойменных озёр, используемых амфибиями в качестве нерестовых биотопов. Более 90% таких водоёмов в долине р. Медведица резко сократили продолжительность гидропериода и стали функционировать в режиме временных. Такие изменения ухудшили условия воспроизводства популяций многих амфибий. На фоне происходящего потепления климата именно временные водоёмы оказываются более уязвимыми экосистемами, воздействие на которые гораздо сильнее, чем на постоянные, из-за большего риска высыхания в период развития головастиков амфибий (Matthews et al., 2012).

Тенденция к сокращению численности популяций амфибий имеет глобальный характер (Alford, 2010), однако причины таких изменений в конкретном регионе, как правило, имеют региональную специфику (Grant et al., 2016). На юго-востоке европейской части России обитает восточная форма *P. fuscus* (Боркин и др., 2001; Полуконова и др., 2013 а, б), которая считается одним из наиболее массовых видов бесхвостых амфибий (Шляхтин и др., 2014, 2015; Ермохин и др., 2017). Однако в локальных популяциях бесхвостых амфибий, размножающихся в пойменных озёрах левобережных притоков Дона, наблюдается устойчивое сокращение её численности (в 4 – 22 раза за 4 – 9 лет: Ермохин и др., 2017; в 5 раз за год: Bashinsky et al., 2019), а также уменьшение размерно-весовых параметров особей (Ермохин и др., 2016 б).

Динамичность изменений условий развития сеголетков амфибий в регионе делает весьма актуальным исследование многолетних изменений их размерно-весовых параметров и упитанности.

Цель данной работы – определить тенденции многолетней динамики размерно-весовых параметров и упитанности метаморфов *P. fuscus* в локальных популяциях долины р. Медведица в условиях деградации системы пойменных водоёмов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал основан на данных полевых исследований в 2009 – 2018 гг. в левобережной пойме р. Медведица (окрестности с. Урицкое, Лысогорский район, Саратовская область). Выборки сеголетков *P. fuscus* получены из пяти локальных популяций, нерестящихся в озёрах Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" 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.). Сеголетков отлавливали в период их расселения из нерестовых водоёмов в период с последней декады июня – до третьей декады сентября методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Corn, Bury, 1990). При проведении учетов использована модификация этого метода, позволяющая проводить учёт с приемлемым уровнем точности в условиях неполного огораживания нерестового водоёма (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011; Ермохин и др., 2012 а; Ермохин, 2014).

Всего за период исследования были проанализированы 6119 экз. *P. fuscus*. Объёмы выборок по отдельным популяциям в различные годы показан в табл. 1.

Длину тела (*SVL*, мм) амфибий измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, а живой вес (W_{live} , г) устанавливали на электронных весах CM 60–2N (KERN, Германия) с точностью до 10 мг. Пол сеголетков в полевых условиях определяли неинвазивно с использованием дискриминантных моделей (Ермохин и др., 2012 б). У 12 – 15% особей с ненадежной дискриминацией пола его устанавливали биоакустически (ten Hagen et al., 2016) или методом вскрытия по строению гонад (Гаранин, Панченко, 1987). Анестезию особей проводили в 20%-ном растворе этилового спирта (Pisani, 1973; McDiarmid, 1994), а затем образцы фиксировали 70%-ным этиловым спиртом. Сухой вес *P. fuscus* (W_{dry}) устанавливали после высушивания до постоянного веса при температуре 90°C на электронных весах АВТ 120-50М (KERN, Германия) с точностью до 0.1 мг.

Упитанность особей оценивали индексом W_{live}/SVL (Bell, 2004), для которого подтвержден наиболее высокий уровень статистически значимой корреляции (Ермохин и др., 2014 б, 2015) с жиротельно-соматическим индексом (fat body somatic index – *FBSI*, % (Iela et al., 1979; Kanamadi et al., 1989; Guarino et al., 1992; Huang et al.,

Таблица 1. Объем выборки сеголетков *Pelobates fuscus* из различных популяций
Table 1. Sample size of *Pelobates fuscus* metamorphs from several populations

Год	Популяции									
	Оз. Садок		Оз. Лебяжье		Оз. Коблово		Оз. Кругленькое		Оз. Черепашье	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
2009	41	36	0	0	–	–	–	–	–	–
2010	154	337	0	0	31	21	–	–	–	–
2011	198	546	0	0	0	0	215	127	–	–
2012	109	147	119	178	0	0	110	48	–	–
2013	49	53	779	915	–	–	386	371	–	–
2015	0	0	–	–	–	–	0	0	37	42
2016	0	0	0	0	–	–	0	0	5	11
2017	0	0	0	0	–	–	0	0	13	19
2018	173	142	–	–	–	–	159	277	110	160
Всего	724	1261	898	1093	31	21	871	823	165	232

1996, 1997)). Этот показатель был рассчитан для живого и сухого веса. Использование двух показателей связано с высокой вариабельностью содержания воды в теле бесхвостых амфибий, прижизненные колебания которого могут достигать у различных видов от 30 до 54% (Warburg, 1997), а у представителей рода *Pelobates* около 30 – 40% (40% у *P. syriacus* (Warburg, 1971); у *P. fuscus* – 30 – 35%: наши неопубликованные данные).

По каждому выборочному параметру определяли характер распределения (гипотеза о нормальности не отклоняется: критерий Колмогорова – Смирнова), среднюю арифметическую (M), стандартное отклонение (SD) и размах варьирования ($min - max$).

Множественные сравнения выполняли с помощью одномерного дисперсионного анализа (one-way ANOVA). Однородность выборочных дисперсий проверяли тестом Левена. При подтверждении гипотезы гомогенности дисперсий ($P > 0.05$) применяли дисперсионный анализ Фишера, в альтернативном случае – дисперсионный анализ в модификации Уэлча. Post-hoc тесты выполнены с помощью критерия Тьюки (Q). Различия между средними признавали значимыми при $P < 0.05$ (с учетом поправки Бонферони).

Проведенное ранее многолетнее исследование выживаемости *P. fuscus* на основании данных о средних размерах особей метаморфов (SVL и вес тела), достигших половозрелости, и выборочных значениях стандартного отклонения (Schmidt et al., 2012: Appendix A, Table A2) позволило рассчитать критические значения этих параметров, а также упитанности метаморфов (W_{live}/SVL). На основании этих данных была

определена доля особей каждого пола (%), которые с высокой степенью вероятности были элиминированы из популяции до достижения ими половозрелости и первого размножения. Статистическую обработку выборочных параметров проводили с использованием пакетов программ Statistica 6.0 и PAST 2.17 (Hummer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований размерно-весовые параметры сеголетков *P. fuscus* имели значительный уровень межгодовой вариации. Длина тела составляла у самцов от 21.0 до 44.0 мм, у самок от 22.1 до 44.0 мм. Вес живых особей находился в пределах от 1.05 до 13.34 г у самцов и от 1.28 до 13.65 г у самок. Содержание воды в теле достигало в среднем 80%, а сухой вес был 0.124 – 2.979 г и 0.155 – 3.256 г у самцов и самок соответственно (табл. 2). Упитанность сеголетков по индексу W_{live}/SVL составляла от 44.1 до 305.2 мг/мм у самцов и от 50.6 до 342.1 мг/мм у самок, а по сухому весу – от 4.6 до 71.4 мг/мм и от 3.9 до 77.0 мг/мм для самцов и самок соответственно (табл. 3).

Межгодовые различия размерно-весовых параметров и упитанности сеголетков *P. fuscus* обоих полов установлены во всех популяциях, исследованных в течение двух и более лет (ANOVA, F -критерий Фишера, $P < 0.0001$, табл. 4, 5). Средняя длина тела сеголетков в популяции оз. Садок в 2009 – 2018 гг. варьировала у самцов в диапазоне от 23.1 до 36.1 мм, а у самок – 24.9 – 35.9 мм. Наименьшие размеры тела у особей обоих полов были зарегистрированы в 2009 г., который характеризовался засушливо-

Таблица 2. Размерно-весовые характеристики сеголетков *Pelobates fuscus* из популяций долины р. Медведица в 2009 – 2018 гг.

Table 2. Body length, live and dry weight of *Pelobates fuscus* metamorphs from populations of the Medveditsa River valley in 2009 – 2018

Год	SVL, мм		W _{live} , г		W _{dry} , г	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Оз. Садок						
2009	<u>23.5±1.1</u> 21.4–26.1	<u>24.9±1.3</u> 22.1–28.8	<u>1.45±0.19</u> 1.05–1.76	<u>1.80±0.20</u> 1.40–2.24	<u>0.232±0.030</u> 0.168–0.280	<u>0.288±0.032</u> 0.224–0.360
2010	<u>31.1±2.4</u> 25.1–38.0	<u>33.7±1.9</u> 29.3–42.1	<u>2.94±0.68</u> 1.25–4.50	<u>4.23±0.58</u> 3.05–6.20	<u>0.703±0.232</u> 0.281–1.278	<u>1.060±0.196</u> 0.620–1.958
2011	<u>27.8±1.9</u> 21.3–31.9	<u>29.1±1.8</u> 24.8–34.7	<u>2.42±0.36</u> 1.35–3.40	<u>2.74±0.43</u> 2.05–3.90	<u>0.397±0.73</u> 0.124–0.595	<u>0.463±0.087</u> 0.327–0.682
2012	<u>29.7±1.7</u> 25.7–33.9	<u>30.0±2.0</u> 25.6–35.6	<u>2.71±0.51</u> 1.64–5.04	<u>2.89±0.63</u> 1.88–4.90	<u>0.477±0.110</u> 0.256–1.067	<u>0.523±0.145</u> 0.292–1.126
2013	<u>26.9±1.8</u> 22.8–30.6	<u>27.4±1.8</u> 23.3–30.5	<u>2.22±1.83</u> 1.50–3.15	<u>2.22±0.43</u> 1.34–3.09	<u>0.366±0.074</u> 0.223–0.508	<u>0.370±0.082</u> 0.228–0.513
2018	<u>36.1±1.5</u> 29.3–39.9	<u>35.9±1.5</u> 31.4–39.4	<u>6.36±1.02</u> 3.63–8.75	<u>6.24±0.96</u> 4.10–8.46	<u>1.347±0.231</u> 0.593–2.006	<u>1.337±0.269</u> 0.631–2.094
Оз. Лебязье						
2012	<u>36.2±2.6</u> 29.0–42.2	<u>36.1±2.4</u> 27.6–44.0	<u>5.52±1.7</u> 2.39–11.64	<u>5.50±1.45</u> 2.87–12.97	<u>1.163±0.405</u> 0.367–2.742	<u>1.166±0.364</u> 385.4–2.902
2013	<u>32.3±2.4</u> 24.0–39.4	<u>32.4±2.5</u> 25.5–39.8	<u>4.27±1.05</u> 1.88–7.93	<u>4.31±1.21</u> 1.80–7.86	<u>0.938±0.345</u> 0.316–2.137	<u>0.952±0.414</u> 0.247–2.518
Оз. Коблово						
2010	<u>28.9±1.0</u> 27.1–31.6	<u>31.3±1.0</u> 29.9–33.4	<u>2.16±0.25</u> 1.50–2.55	<u>2.61±0.19</u> 2.25–2.90	<u>0.446±0.059</u> 0.281–0.551	<u>0.554±0.068</u> 0.451–0.680
Оз. Кругленькое						
2011	<u>34.4±1.9</u> 27.6–38.6	<u>36.5±1.5</u> 32.1–40.0	<u>4.87±0.56</u> 1.70–6.85	<u>5.47±0.55</u> 4.25–7.45	<u>0.907±0.113</u> 0.277–1.112	<u>1.054±0.116</u> 0.733–1.291
2012	<u>37.5±3.1</u> 31.1–41.1	<u>38.8±3.3</u> 29.6–44.0	<u>7.01±2.31</u> 3.26–11.44	<u>8.47±2.51</u> 2.94–12.84	<u>1.605±0.599</u> 0.553–2.749	<u>1.970±0.682</u> 0.524–3.256
2013	<u>26.7±1.7</u> 21.0–32.2	<u>26.9±1.8</u> 23.1–34.0	<u>2.05±0.34</u> 1.13–3.49	<u>2.12±0.47</u> 1.28–5.18	<u>0.324±0.068</u> 0.178–0.624	<u>0.340±0.115</u> 0.155–1.159
2018	<u>37.5±1.9</u> 32.8–44.0	<u>36.9±1.8</u> 28.1–42.3	<u>7.66±1.52</u> 4.32–13.34	<u>7.27±1.48</u> 2.98–13.65	<u>1.700±0.405</u> 0.920–2.979	<u>1.598±0.382</u> 0.542–3.020
Оз. Черепашье						
2015	<u>25.3±1.4</u> 21.5–29.5	<u>25.4±1.5</u> 22.6–29.3	<u>2.00±0.27</u> 1.40–2.80	<u>2.00±0.39</u> 1.37–2.88	<u>0.274±0.046</u> 0.170–0.359	<u>0.274±0.059</u> 0.182–0.424
2016	<u>28.6±1.5</u> 26.7–30.8	<u>27.9±1.7</u> 25.7–30.2	<u>3.60±0.91</u> 2.38–4.82	<u>3.11±0.64</u> 2.17–4.16	<u>0.403±0.67</u> 0.342–0.507	<u>0.376±0.050</u> 0.292–0.475
2017	<u>32.9±1.6</u> 30.2–35.6	<u>32.8±1.4</u> 30.2–35.1	<u>4.95±0.74</u> 4.10–6.71	<u>5.07±0.59</u> 4.11–5.90	<u>0.961±0.163</u> 0.748–1.356	<u>0.961±0.109</u> 0.797–1.127
2018	<u>36.7±1.5</u> 28.6–40.1	<u>36.5±1.3</u> 31.7–40.4	<u>7.10±0.98</u> 3.01–9.08	<u>6.99±0.93</u> 3.47–9.70	<u>1.559±0.272</u> 0.424–2.201	<u>1.528±0.255</u> 0.649–2.137

стью и высокой температурой воды в течение периода развития головастиков. В это время происходило резкое уменьшение объема воды в озере, завершившееся полным пересыханием его котловины. Наибольшая длина тела наблюдалась в 2018 г. (см. табл. 2).

Многолетние изменения длины тела сеголетков *P. fuscus* демонстрируют в популяции

оз. Садок отчетливую периодизацию, которая включает четыре периода, отличающихся по особенностям гидрологического режима: 1) аномально малой водности (2009 г.); 2) нестабильного водного режима (2010 – 2013 гг.); 3) пересыхания до начала метаморфоза и расселения сеголетков (функционирование в режиме временного водоёма в 2014 – 2017 гг.); 4) восстановления

Таблица 3. Упитанность сеголетков *Pelobates fuscus* из популяций долины р. Медведица в 2009 – 2018 гг.**Table 3.** Body condition of *Pelobates fuscus* metamorphs from populations of the Medveditsa River valley in 2009 – 2018

Год	W_{live}/SVL , мг/мм		W_{dry}/SVL , мг/мм	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Оз. Садок				
2009	61.6 ± 7.7 44.1–75.1	72.4 ± 7.1 53.6–85.6	9.9 ± 1.2 7.0–12.0	11.6 ± 1.1 8.6–13.7
2010	93.7 ± 17.2 49.8–131.2	125.5 ± 14.1 87.2–163.2	22.3 ± 6.4 10.9–37.3	31.6 ± 5.8 18.0–53.4
2011	86.8 ± 9.9 60.0–121.0	94.0 ± 11.6 72.2–125.4	14.2 ± 2.1 4.6–20.4	15.9 ± 2.4 11.3–21.1
2012	90.9 ± 14.9 58.4–157.5	95.9 ± 17.0 62.5–173.0	16.0 ± 3.2 8.8–33.3	17.3 ± 4.0 10.4–33.6
2013	82.1 ± 10.9 62.8–105.7	80.1 ± 11.8 52.3–107.1	13.5 ± 2.1 9.5–17.5	13.4 ± 2.4 9.8–19.1
2018	175.6 ± 22.3 118.9–232.7	173.3 ± 20.8 121.9–217.6	37.2 ± 6.2 20.2–53.2	37.1 ± 6.4 17.3–54.4
Оз. Лебяжье				
2012	150.7 ± 35.5 82.4–279.1	151.1 ± 31.1 90.0–303.7	31.7 ± 8.9 12.7–65.8	31.9 ± 8.1 14.0–68.0
2013	130.9 ± 24.6 66.9–212.6	131.5 ± 28.6 50.6–217.3	28.6 ± 8.8 11.1–71.4	28.8 ± 10.6 3.9–68.0
Оз. Коблово				
2010	75.3 ± 6.9 51.7–83.3	83.3 ± 5.6 72.8–91.1	15.6 ± 1.8 10.2–19.1	17.7 ± 2.2 14.6–21.7
Оз. Кругленькое				
2011	141.5 ± 15.4 61.6–200.3	149.9 ± 14.3 116.8–190.5	26.4 ± 3.3 10.0–33.1	28.9 ± 3.2 20.8–36.8
2012	183.5 ± 50.9 102.2–284.6	214.8 ± 52.5 92.5–303.5	41.9 ± 13.6 16.8–68.4	49.7 ± 14.7 13.6–77.0
2013	76.4 ± 9.5 50.2–112.2	78.3 ± 12.8 52.7–157.9	12.1 ± 2.0 7.9–22.7	12.5 ± 3.4 6.4–35.3
2018	203.1 ± 30.5 131.7–305.2	195.8 ± 31.7 106.0–342.1	45.0 ± 8.8 28.1–67.7	43.0 ± 8.9 16.8–71.4
Оз. Черепашье				
2015	78.9 ± 8.5 60.6–96.2	78.2 ± 12.4 56.0–101.1	10.9 ± 1.7 7.0–15.1	10.7 ± 1.9 7.1–14.9
2016	124.9 ± 26.3 89.1–126.5	111.3 ± 21.3 81.9–137.7	14.1 ± 1.8 11.8–16.5	13.5 ± 1.3 11.0–13.5
2017	150.3 ± 20.3 123.3–195.6	154.3 ± 15.6 129.7–179.9	29.2 ± 4.3 24.4–39.5	29.3 ± 2.8 24.3–34.4
2018	192.5 ± 21.1 105.2–239.0	190.7 ± 20.0 109.5–242.5	42.3 ± 6.7 14.8–57.8	41.7 ± 6.2 20.5–56.1

нормального уровня водности (наибольший уровень наполнения озёрной котловины после паводья в 2018 г.). Длина тела сеголетков при переходе от одного периода к следующему изменялась скачкообразно в среднем на 23 – 25% у самцов и 19 – 21% у самок. Весовые характеристики сеголетков при переходе к следующему периоду увеличивались почти в 1.8 – 2.5 раза у самцов и 1.7 – 2.1 раза у самок по живому весу.

По сухому весу эти изменения были еще более отчетливыми: увеличивалась у самцов в 2.1 – 2.8 раза, у самок – в 2.1 – 2.2 раза (см. табл. 2).

Упитанность сеголетков *P. fuscus* также увеличивалась при переходе от одного периода к следующему по живому весу у самцов в 1.4 – 1.5 раза, у самок – в 1.4 – 1.8 раза, а по сухому весу 1.7 – 2.3 раза и в 1.4 – 1.9 раза соответственно (см. табл. 3). Увеличение степени упитанности у обоих полов сопровождалось сокращением содержания воды в теле с 84% у в 2009 г. до 80 – 81% в 2010 – 2013 гг. и 79% в 2018 г.: этот параметр изменялся при переходе от одного периода к следующему скачкообразно на 3 – 4% и 1 – 2% у самцов и самок соответственно. Общее увеличение содержания сухого вещества в теле составило за период с 2009 по 2018 гг. около 5%.

В популяции оз. Лебяжье, расположенного в притеррасном понижении, развитие сеголетков чесночниц до стадии метаморфоза и расселения происходило нестабильно в связи с частым пересыханием озёрной котловины в мае – июне. В годы со значительным уровнем подъема паводковых вод сеголетки *P. fuscus* обоих полов достигали длины тела 32 – 36 мм (см. табл. 2). При уменьшении объема водной массы их размеры уменьшались по сравнению с более водными годами. Сходные изменения претерпевают и весовые параметры, а также уровень упитанности сеголетков.

В притеррасных озёрах Лебяжье и Коблово наблюдался сопоставимый уровень содержания воды в теле сеголетков чесночниц – 78–79%. Причем в первом озере он слабо изменялся в течение периода исследований у особей обоих полов.

В популяции *P. fuscus* оз. Кругленькое в течение ряда лет наблюдались три периода с различными условиями развития сеголетков: аномально малой водности (2014 – 2017 гг.), среднего уровня водности (2011 и 2013 гг.) и аномально высокой водности (2012 и 2018 гг.). В течение первого периода озеро характеризуется гидрологическим режимом временного водоёма. В такие годы наблюдался очень низкий уровень подъема паводковых вод, которые не выходили в пойму р. Медведица. При таких условиях котловина озера имеет только снеговое и дождевое питание, недостаточное для формирования продолжительного гидропериода, необходимого для завершения метаморфоза *P. fuscus*. В годы, относимые ко второму периоду, котловина озера, кроме снегового, получает также частичное питание паводковыми водами. Причем этот водоём

Таблица 4. Межгодовые различия размерно-весовых характеристик сеголетков *Pelobates fuscus* в локальных популяциях долины р. Медведица
Table 4. Interannual differences of the body length, live and dry weight of *Pelobates fuscus* metamorphs in local populations of the Medveditsa River valley

Популяция	SVL		W _{live}		W _{dry}	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Оз. Садок	<i>697.8</i> <0.0001	<i>910.6</i> <0.0001	<i>985.6</i> <0.0001	<i>663.3</i> <0.0001	<i>1208.0</i> <0.0001	<i>666.5</i> <0.0001
Оз. Лебязье	<i>256.6</i> <0.0001	<i>351.5</i> <0.0001	<i>62.6</i> <0.0001	<i>134.4</i> <0.0001	<i>41.9</i> <0.0001	<i>48.9</i> <0.0001
Оз. Кругленькое	<i>2068.0</i> <0.0001	<i>2721.0</i> <0.0001	<i>1161.0</i> <0.0001	<i>1860.0</i> <0.0001	<i>1008.0</i> <0.0001	<i>1680.0</i> <0.0001
Оз. Черепашье	<i>589.0</i> <0.0001	<i>833.6</i> <0.0001	<i>768.7</i> <0.0001	<i>917.0</i> <0.0001	<i>744.6</i> <0.0001	<i>1168.0</i> <0.0001

Примечание. Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, *P* < 0.05).

Note. The values of the *F*-test after one-way analysis of variance (ANOVA) in Welch's modification are shown in italics (for nonequality of variances: Leven test, *P* < 0.05).

оказывается транзитным для их продвижения в далее расположенные в пойме реки озёра. Оз. Кругленькое в такие годы может пересыхать, но, как правило, уже после окончания метаморфоза и расселения сеголетков *P. fuscus*. В течение третьего периода наблюдалось наиболее существенное влияние паводковых вод на формирование гидрологического режима в данной озёрной котловине. Весеннее половодье в такие годы было не только высоким, но и более продолжительным, чем в рамках второго периода. Озеро функционировало по типу постоянного водоёма и не пересыхало до формирования ледостава поздней осенью.

Выделяемые периоды характеризовались специфическими особенностями размерно-весовых параметров сеголетков *P. fuscus* и их упитанности. Так, в годы, относящиеся ко второму периоду, длина тела самцов в среднем составляла 30.6 мм, самок – 31.7 мм. При увеличении водности в годы с высокими паводками этот показатель вырос в 1.2 раза у сеголетков обоих полов, достигая в среднем 37.5 у самцов и 37.9 мм у самок. Живой вес сеголетков в течение второго периода был в среднем 3.45 г (самцы) и 3.80 г (самки), а в течение третьего – 7.34 и 7.87 г соответственно. Средний вес особи увеличивался при возрастании водности в 2.1 раза у каждого из полов. Средний сухой вес сеголетков изменялся в условиях увеличения водности более существенно: с 0.62 и 0.70 г у самцов до 1.65 и 1.78 г у самок (см. табл. 2), т.е. в 2.7 и 2.6 раза

для самцов и самок соответственно. Показатели упитанности, рассчитанные по живому и сухому весу, также претерпели существенные изменения при восстановлении гидрологического режима нерестового водоёма. Причем следует обратить внимание на большие изменения в содержании сухого вещества. У самцов *P. fuscus* упитанность живых особей увеличилась с 109.0 до 193.3 мг/мм (в 1.8 раза), у самок – с 114.1 и 205.3 мг/мм (в 1.8 раза). Индекс упитанности (см. табл. 3) по сухому весу вырос в 2.3 раза у самцов (с 19.3 до 43.5 мг/мм) и, несколько менее, в 2.2 раза у самок (с 20.7 и 46.4 мг/мм). Анализ удельного содержания сухого вещества в теле сеголетков демонстрирует

уменьшение содержания воды в теле на 5% у самцов (с 82 до 77%) и на 6% у самок (с 82 до 76%).

Таблица 5. Межгодовые различия упитанности сеголетков *Pelobates fuscus* в локальных популяциях долины р. Медведица

Table 5. Interannual differences of the body condition of *Pelobates fuscus* metamorphs in local populations of the Medveditsa River valley

Популяция	W _{live} /SVL		W _{dry} /SVL	
	♂♂	♀♀	♀♀	Самки
Оз. Садок	<i>731.5</i> <0.0001	<i>553.5</i> <0.0001	<i>952.3</i> <0.0001	<i>537.3</i> <0.0001
Оз. Лебязье	<i>59.2</i> <0.0001	<i>67.9</i> <0.0001	<i>12.8</i> 0.0004	<i>19.44</i> <0.0001
Оз. Кругленькое	<i>1406.0</i> <0.0001	<i>1987.0</i> <0.0001	<i>1184.0</i> <0.0001	<i>1738.0</i> <0.0001
Оз. Черепашье	<i>669.4</i> <0.0001	<i>429.7</i> <0.0001	<i>670.2</i> <0.0001	<i>1091.0</i> <0.0001

Примечание. Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, *P* < 0.05).

Note. The values of the *F*-test after one-way analysis of variance (ANOVA) in Welch's modification are shown in italics (for non equality of variances: Leven test, *P* < 0.05).

Оз. Черепашье характеризуется наиболее низким уровнем расположения дна котловины,

поэтому, в отличие от других озёр центральной поймы (Садок и Кругленькое), пересыхает позже даже в самые маловодные и засушливые годы. Возможно, поэтому динамика размерно-весовых параметров и упитанности сеголетков *P. fuscus* имеет более выраженный градуальный характер изменчивости: все исследованные показатели изменяются постепенно, без заметных скачков (см. табл. 2, 3). В течение 2014 – 2018 гг. происходило некоторое увеличение глубины и объема водного тела оз. Черепашье. Такое изменение условий развития головастика определило относительно постепенный переход от перегретого пересыхающего водоёма в 2015 г. к максимально заполненной озёрной котловине, сохранявшей свой объем до завершения расселения сеголетков в 2018 г. Длина тела сеголетков в такой обстановке увеличилась у особей обоих полов в среднем в 1.5 раза, живой вес – в 3.5 раза, сухой вес – в 5.7 раза. Упитанность сеголетков *P. fuscus*, рассчитанная по живому весу самцов, выросла с 78.9 до 192.5 мг/мм, а у самок – с 78.2 до 190.7 мг/мм (в 2.4 раза). Трансформация этого же параметра по сухому весу была более существенной (см. табл. 3) в среднем в 3.9 раза (у самцов – с 10.9 до 42.3 мг/мм, у самок – с 10.7 до 41.7 мг/мм). Как и в популяции оз. Кругленькое, происходило значительное сокращение содержания воды в теле: у особей обоих полов оно достигало 8% (с 86 до 78%).

Межпопуляционные различия определяли для популяций, исследованных в течение конкретного года. В течение 2010 – 2018 гг. ежегодные различия по всем параметрам были статистически высоко значимыми (табл. 6, 7: ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.0001$).

Пороговые значения длины тела, минимально необходимые для выживания метаморфов *P. fuscus* и достижения ими половозрелости (рассчитаны, исходя из средних и параметров распределения, приведенных Шмидтом с соавторами (Schmidt et al., 2012)), составили по длине тела 25.1 мм для самцов и 25.6 мм для самок, по живому весу тела 1.74 г для самцов и 1.84 г для самок. Рассчитанные по этим данным пороговые значения индекса упитанности для каждого пола были равны 69.4 и 66.3 мг/мм соответственно. На основании этих значений смертность метаморфов до достижения ими половозрелости варьировала в широких пределах в различных локальных популяциях (табл. 8). Она была максимальной для когорты *P. fuscus* популяции оз. Садок в 2009 г. (до 95% метаморфов, рассе-

лившихся в наземные биотопы) и минимальной (около 0) во всех когортах, развивавшихся в условиях водности озёр в годы с высокими паводками (2012 и 2018 гг.), а также в годы, следовавшие за ними (2013 г.).

Таблица 6. Межпопуляционные различия размерно-весовых характеристик сеголетков *Pelobates fuscus*
Table 6. Differences between populations by the body length, live and dry weight of *Pelobates fuscus* metamorphs

Годы	<i>SVL</i>		<i>W_{live}</i>		<i>W_{dry}</i>	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
2010	194.8	96.4	42.2	967.3	142.6	760.5
2011	1858.0	1603.0	3499.0	2457.0	3784.0	2426.0
2012	324.0	471.0	224.4	452.2	233.2	438.0
2013	1119.0	1048.0	1432.0	1110.0	1136.0	4779.0
2018	26.3	22.0	42.3	46.1	46.3	40.6

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.05$). Уровень его значимости при всех сравнениях был < 0.0001 .

Note. The values of the *F*-test after one-way analysis of variance (ANOVA) in Welch's modification are shown in italics (for non equality of variances: Leven test, $P < 0.05$). The significance level in all comparisons was < 0.0001 .

Таблица 7. Межпопуляционные различия упитанности сеголетков *Pelobates fuscus*
Table 7. Differences between populations by the body condition of *Pelobates fuscus* metamorphs

Год	<i>W_{live}/SVL</i>		<i>W_{dry}/SVL</i>	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
2010	97.2	849.6	120.7	574.4
2011	2349.0	1485.0	2454.0	1520.0
2012	200.5	407.8	230.8	422.5
2013	1477.0	1103.0	1227.0	887.0
2018	44.0	49.6	44.9	38.7

Примечание. Курсивом показаны значения *F*-критерия после применения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в модификации Уэлча (при неоднородных дисперсиях: тест Левена, $P < 0.05$). Уровень его значимости при всех сравнениях был < 0.0001 .

Note. The values of the *F*-test after one-way analysis of variance (ANOVA) in Welch's modification are shown in italics (for non equality of variances: Leven test, $P < 0.05$). The significance level in all comparisons was < 0.0001 .

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди ключевых факторов, оказывающих влияние на размерно-весовые характеристики и

упитанность метаморфов бесхвостых амфибий, чаще всего указываются условия, формирующиеся в водоёме в период развития головастиков (Rudolf, Rödel, 2007; Márquez-García et al., 2009). Модели, включающие продолжительность гидропериода и плотность популяций личинок в период развития в качестве предикторов длины тела при метаморфозе амфибий, определяют две трети (68%) дисперсии фактических данных (Scott et al., 2007). Причем длина тела метаморфов амфибий положительно коррелирует с первым фактором и отрицательно – со вторым (Denver et al., 1998; Leips et al., 2000; Loman, 2002; Scott et al., 2007).

Таблица 8. Доля сеголетков *Pelobates fuscus* (%) с размерно-весовыми параметрами и упитанностью ниже пороговых значений (рассчитаны по данным из Schmidt с соавторами (2012)) (оценка потенциальной смертности до достижения половозрелости)

Table 8. Proportion of *Pelobates fuscus* metamorphs (%) with their body size, weight parameters and condition below the threshold values (calculated according to data from Schmidt et al. (2012)) (estimation of potential mortality before maturity)

Год	SVL		W _{live}		W _{live} /SVL	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Оз. Садок						
2009	95.1	75.0	95.1	55.6	87.8	14
2010	0	0	5.8	0	9.7	0
2011	8.8	2.0	1.3	0	0	0.5
2012	0	0	2.8	0	2.8	0
2013	16.3	18.9	8.2	24.5	17.9	0
2018	0	0	0	0	0	0
Оз. Лебязье						
2012	0	0	0	0	0	0
2013	0	0.1	0	0	0.6	0.3
Оз. Коблово						
2010	0	0	6.5	0	10	0
Оз. Кругленькое						
2011	0	0	0.5	0	0.5	0
2012	0	0	0	0	0	0
2013	16.6	21.3	18.4	25.6	23.1	13.5
2018	0	0	0	0	0	0
Оз. Черепашье						
2015	37.8	59.5	10.8	33.3	10.8	22.0
2016	0	0	0	0	0	0
2017	0	0	0	0	0	0
2018	0	0	0	0	0	0

Кроме того, условия развития оказывают значительное влияние на объем запасенной метаморфами энергии (Stump, 1981). У многих видов амфибий упитанность (содержание липидов

в теле) значимо положительно связана с размерами тела при метаморфозе (Scott et al., 2007). Обобщающая схема сопряженной динамики различных компонентов тела бесхвостых амфибий (вода, углеводы и белки, зола, липиды), полученная С. R. Blem (1992), показала, что при уменьшении содержания липидов в теле, они, очевидно, в том числе замещаются водой. Кроме того, уменьшение содержания воды сопровождается ростом зольности организма (Blem, 1992), что свидетельствует о более высокой степени окостенения скелета, об увеличении содержания минеральных солей в нем.

Подобные закономерности, вероятно, действуют для большинства видов амфибий, ведущих во взрослом состоянии преимущественно наземный образ жизни, а исключения из этого правила относительно редки. Немногие виды амфибий, например, *Pseudacris maculata*, оказываются неспособными ускорять развитие головастиков в ответ на сокращение гидропериода (Amburgey et al., 2012), а *Scaphiopus multiplicatus* реагируют уменьшением размеров тела метаморфов при ухудшении трофических условий, сопряженных с увеличением гидропериода водоёма и продолжительности развития головастиков (Pfennig et al., 1991). У видов, ведущих в течение года в основном околородный образ жизни, например, у лягушек из рода *Rana*, продолжительность гидропериода и плотность головастиков в период их развития в водоёме, напротив, не оказывают значимого влияния на размеры тела метаморфов (*Rana sphenoccephala*: Ryan, Winne, 2001).

P. fuscus относится к видам, которые, имея самый длительный период развития среди бесхвостых амфибий Европы, чаще нерестятся в постоянных водоёмах. Однако в условиях деградации паводкового режима рек бассейна Дона во второй половине XX – начале XXI в. (Киреева, 2013) пойменные нерестовые озёра проявляют высокую динамику гидрологического режима. Часто они функционируют как временные водоёмы. В таких перегретых усыхающих водоёмах в течение ряда лет головастики некоторых локальных популяций чесночниц либо не завершают метаморфоз, либо имеют аномально низкие размерно-весовые показатели. Однако существуют данные, показывающие способность когорт метаморфов этого вида компенсировать низкий уровень упитанности в течение последующего наземного обитания сеголетков. Существование подобной фенотипической пластично-

сти может, по крайней мере, в оптимальных для развития головастика условиях водоёмов Центральной Европы компенсировать низкую упитанность метаморфов. В таких условиях упитанность особей в момент прохождения метаморфоза может не оказывать существенного влияния на выживаемость сеголетков и вероятность достижения ими возраста первого размножения (Schmidt et al., 2012).

Особь с большей длиной и весом тела имеют высокую приспособленность, а также вероятность дожить до половозрелости и первого размножения (Терентьев, 1960; Wilbur, Collins 1973; Berven, Hill, 1983; Semlitch, 1988; Berven, 1990; Morey, Reznick, 2001; Chelgren et al., 2006; Rudolf, Rödel, 2007; Márquez-García et al., 2009; Cabrera-Guzmán et al., 2013). Причем смертность сеголетков, имеющих небольшие размерно-весовые характеристики, наиболее вероятна еще в течение начального периода жизни в наземных условиях (Goater, 1994). Различия в размерах сеголетков в период завершения метаморфоза определяют выживаемость более крупных особей только в течение первых недель жизни на суше (Beck, Congdon, 1999). Очевидно, после элиминации из популяции наименее жизнеспособных особей дальнейшее влияние стартовых размеров метаморфов на оставшуюся часть когорты прекращается (позднее размерно-весовые характеристики сеголетков уже не оказывают существенного влияния на их выживаемость). Поэтому есть основания предполагать наличие некоторых пороговых значений, характеризующих возможность выживания метаморфов конкретного вида амфибий после смены среды обитания и расселения в наземные биотопы.

Впрочем, предиктивные возможности размеров тела как меры приспособленности не всегда оказываются пригодными для использования, а их роль возрастает в связи с положительной корреляцией с продолжительностью периода между метаморфозом и достижением половозрелости (Earl, Whiteman, 2015). *P. fuscus*, обычно впервые размножающиеся начиная с третьего, намного реже второго года жизни, относятся к такой категории видов, для которых использование данного комплекса показателей представляется весьма целесообразным.

Размеры тела при метаморфозе могут иметь особое значение для видов бесхвостых амфибий с преимущественно наземным образом жизни и способных заселять относительно засушливые биотопы. Так, для чесночниц *Scaphio-*

pus couchi установлено, что более крупные размеры метаморфов повышают вероятность их выживания за счет большего времени до достижения пороговых значений потерь воды при испарении с поверхности тела, а следовательно, для поиска микробиотопа со степенью увлажнения, близкой к оптимальным значениям (Newman, Dunham, 1994). Существенное положительное влияние размеров тела при метаморфозе на подвижность метаморфов и дистанцию их расселения показано также для других видов наземных амфибий (Chelgren et al., 2006; Cabrera-Guzmán et al., 2013).

Головастики многих видов бесхвостых амфибий, обитающих в аридных и семиаридных условиях, реагируют проявлением фенотипической пластичности на пересыхание нерестового водоёма. При уменьшении объема водной массы формируются сеголетки меньшего размера, с меньшим объемом жировых тел (Kulkarni et al., 2011). Поскольку масса жировых тел проявляет высокую статистически значимую положительную корреляцию с упитанностью сеголетков (Ермохин и др., 2014 б), становится очевидным, что уменьшение объема водного тела в период развития оказывает существенное влияние не только на размерно-весовые характеристики, но и на упитанность сеголетков амфибий. Поэтому при прогрессирующем сокращении водности нерестовых водоёмов сокращается уровень приспособленности метаморфов и вероятности их выживания в наземных условиях до достижения половозрелости.

Оценка ожидаемого уровня смертности метаморфов *P. fuscus*, исходя из их размеров и упитанности, отчасти подтверждает такие закономерности (см. табл. 8). Высокая выживаемость метаморфов до половозрелости возможно только в годы, когда нерестовый водоём функционирует в режиме постоянного. В регионах с континентальным климатом малая водность озёр закономерно повторяется с периодичностью 36 – 38 лет (цикл Брикнера: Шнитников, 1950). Во второй половине XX – в начале XXI в. частота лет с аномально низкими паводками, при которых невозможен выход воды из русла р. Медведица в пойму, заметно выросла. Если в 1970 – 1990-х гг. низкие паводки были один раз в 4–5 лет (Ермохин, 2000), то в 2000-х гг. паводковые воды выходили в пойму раз в 2-3 года, а в 2010 – 2018 гг. высокие паводки были один раз в 6 лет. В период с 2009 по 2018 г. высокие паводки, сопровождавшиеся наибольшим заполнением

озёрных котловин, наблюдались дважды (в 2012 и 2018 гг.). Объем водной массы в нерестовых озёрах в такие годы во много определяет крупные размеры и высокую упитанность метаморфов *P. fuscus* (см. табл. 2, 3), а также отсутствие лимитирующего действия этих факторов на прогнозируемую выживаемость их до наступления половозрелости (см. табл. 8).

Размах варьирования размерно-весовых характеристик метаморфов в условиях динамичных условий развития в водоёмах во многом зависит от способности вида обитать в таких условиях и оказывается выше у видов более приспособленных к развитию головастиков в водоёмах с нестабильными гидрологическими параметрами (Richter-Voix et al., 2006). Установлено, что головастики, взятые для экспериментов из постоянных водоёмов, завершают метаморфоз быстрее, чем таковые из временных водоёмов (Amburgey et al., 2012).

Такая адаптация становится возможна при высоком уровне репродуктивного консерватизма (*P. fuscus* возвращается после достижения половозрелости для размножения в тот водоём, в котором эти особи проходили метаморфоз (Hels, 2002)). Таким образом, формируются локальные популяции с относительно низким уровнем обмена генами со смежными популяциями (Togdoff, Pettus, 1977; Sinsch, 1990), что создает основу для формирования локальных адаптаций к гидрологическому режиму конкретного водоёма (Amburgey et al., 2012). Поэтому продолжительность периода развития головастиков до метаморфоза и их особенности на этой стадии могут быть детерминированы генетически в связи с обитанием локальной популяции амфибий в водоёме со сложившимися и устойчивыми во времени особенностями гидропериода (Lind et al., 2008).

О валидности действия подобных механизмов формирования адаптаций локальных популяций *P. fuscus* свидетельствует различная степень variability параметров упитанности метаморфов, развивающихся в водоёмах, расположенных на различных позициях в ряду постоянные водоёмы – временные водоёмы. В результате ранжирования по такому принципу получен ряд озёр, в которых возрастает частота пересыхания котловины. Следует отметить, что изменение гидрологического режима сопряжено с variability упитанности (CV, %) метаморфов *P. fuscus* (корреляционный анализ, коэффициент ранговой корреляции Спирмена: $r_s =$

$= 0.90 - 1.00$, $P = 0.02$): оз. Коблово (7 – 13%) – оз. Черепашье (13 – 15%) – оз. Садок (14 – 17%) – оз. Кругленькое (16 – 21%) – оз. Лебяжье (21 – 31%). Variability упитанности минимальна у метаморфов в популяции оз. Коблово, которое функционировало в режиме постоянного водоёма в течение 2009 – 2018 гг., а максимальна – в популяции оз. Лебяжье с преобладанием гидрологического режима временного водоёма (не пересыхало до выхода сеголетков *P. fuscus* только в течение трех лет).

Существование репродуктивного консерватизма и сформированных адаптаций локальных популяций *P. fuscus* к особенностям гидрологического режима конкретного водоёма, очевидно, объясняет способность вида сохраняться в условиях неустойчивого воспроизводства из-за пересыхания нерестовых водоёмов до завершения метаморфоза головастиков и полной гибели когорт в засушливые маловодные годы.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01248) и плановой научной темы (проект № 0109-2018-00010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов К. М., Халтурин М. Д. 2001. Критическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические биохимические доказательства // Докл. РАН. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.
- 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. 2000. Экологическая структура маргинальных участков речных биоценозов в переходной зоне вода – суша : дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 192 с.
- 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. / 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. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном ого- раживании нерестового водоёма заборчиками с лов- чими цилиндрами // Современная герпетология. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2012 а. Оптимизация методики учета земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами // Проблемы изу- чения краевых структур биоценозов : материалы 3-й Международ. науч. конф. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та. С. 157 – 163.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Богослов- ский Д. С., Иванов Г. А. 2012 б. Неинвазивная диагно- стика пола сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelo- bates fuscus*) по размерно-весовым характеристикам // Со- временная герпетология. Т. 12, вып. 1/2. С. 40 – 48.
- Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. 2013. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская об- ласть) // Современная герпетология. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014 а. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphi- bia) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Поволж. экол. журн. № 3. С. 342 – 350.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2014 б. Сравнительный анализ эффективности индек- сов упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 92 – 102.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2015. Динамика упитанности сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) в период расселения из нерестовых водоёмов // Современная герпетология. Т. 15, вып. 1/2. С. 39 – 54.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016 а. Фенологические изменения зимовки чесноч- ницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в условиях трансформации климата на се- вере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. № 2. С. 167 – 185.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2016 б. Многолетняя динамика размерно-весовой и половой структуры в популяциях *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в долине р. Медведица (Саратов- ская область) // Современная герпетология. Т. 16, вып. 3/4. С. 113 – 122.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. 2017. Динамика структуры нерестовых таксоценозов бесхвостых амфибий пойменных озёр в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная гер- петология. Т. 17, вып. 3/4. С. 147 – 156.
- Киреева М. Б. 2013. Водный режим рек бас- сейна Дона в условиях меняющегося климата : дис. ... канд. геогр. наук. М. 211 с.
- 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 герпетоло- гия. Т. 13, вып. 3/4. С. 117 – 121.
- Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2013 б. Новые гаплотипы обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) из популяций в долине р. Медведица (Саратовская область) // Биология внутренних вод : материалы XV шк.-конф. молодых ученых. Кострома : Костром. печат. дом, С. 304 – 308.
- Терентьев П. В. 1960. Некоторые количествен- ные особенности икры и головастиков лягушек // Зоол. журн. Т. 39, № 5. С. 779 – 781.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2014. История и основные направления изучения гер- петофауны севера Нижнего Поволжья (к 105-летию кафедры морфологии и экологии животных Саратов- ского 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 // Современ- ная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 153 – 159.
- Шнитников А. В. 1950. Внутривековые колеба- ния уровня степных озёр Западной Сибири и Северно- го Казахстана и их зависимость от климата // Тр. лабора- тории озероведения АН СССР. Т. 1. С. 28 – 129.
- Alford R. A. 2010. Declines and the global status of amphibians // Ecotoxicology of amphibians and rep- tiles. Boca Raton : CRC Press. P. 13 – 45.
- Amburgey S., Funk W. C., Murphy M., Muphs E. 2012. Effects of hydroperiod duration on survival, devel- opmental rate, and size at metamorphosis in boreal chorus frog tadpoles (*Pseudacris maculata*) // Herpetologica. Vol. 68, iss. 4. P. 456 – 467.
- Bashinskiy I. V., Senkevich V. A., Stoyko T. G., Katsman E. A., Korkina S. A., Osipov V. V. 2019. Forest- steppe oxbows in limnophase – Abiotic features and bio- diversity // Limnologia. Vol. 74, iss. 1. P. 14 – 22. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.limno.2018.10.005>
- Beck C. W., Congdon J. D. 1999. Effects of indi- vidual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo ter- restris*) metamorphs // Canadian J. of Zoology. Vol. 77, iss. 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. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. Vol. 71, № 4. P. 1599 – 1608.

- Berven K. A., Gill D. E. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // *American Zoologist*. Vol. 23, № 1. P. 85 – 97.
- Blaustein A. R., Walls S. C., Bancroft B. A., Lawler J. J., Searle C. L., Gervasi S. S. 2010. Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations // *Diversity*. Vol. 2, № 2. P. 281 – 313.
- Blem C. R. 1992. Lipid reserves and body composition in postreproductive anurans // *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol. 103A, № 4. P. 653–656.
- Cabrera-Guzmán E., Crossland M. R., Brown G. P., Shine R. 2013. Larger body size at metamorphosis enhances survival, growth and performance of young cane toads (*Rhinella marina*) // *PLoS ONE*. Vol. 8, iss. 7. P. e70121.
- 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.
- 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 PNWGTR-275. 34 p.
- Crump M. L. 1981. Energy accumulation and amphibian metamorphosis // *Oecologia*. Vol. 49, № 2. P. 167 – 169.
- Denver R. J., Mirhadi N., Phillips M. 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis : Response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation // *Ecology*. Vol. 79, № 6. P. 1859 – 1872.
- Dmitriew C., Rowe L. 2011. The effects of larval nutrition on reproductive performance in a food-limited adult environment // *PLoS ONE*. Vol. 6, iss. 3. P. e17399.
- Earl J. E., Whiteman H. H. 2015. Are commonly used fitness predictors accurate? A meta-analysis of amphibian size and age at metamorphosis // *Copeia*. Vol. 103, iss. 2. P. 297 – 309.
- Goater C. P. 1994. Growth and survival of postmetamorphic toads : interactions among larval history, density, and parasitism // *Ecology*. Vol. 75, № 8. P. 2264 – 2274.
- Grant E. H. C., Miller D. A. W., Schmidt B. R., Adams M. J., Amburgey S. M., Chambert T., Cruickshank S. S., Fisher R. N., Green D. M., Hossack B. R., Johnson P. T. J., Joseph M. B., Rittenhouse T. A. G., Ryan M. E., Waddle J. H., Walls S. C., Bailey L. L., Fellers G. M., Gorman T. A., Ray A. M., Pilliod D. S., Price S. J., Saenz D., Sadinski W., Muths E. 2016. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines // *Scientific Reports*. Vol. 6. P. 25625. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep25625>
- 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.
- Hels T. 2002. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus* // *Ecography*. Vol. 25, № 3. P. 303 – 313.
- Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu-Lin Yu J. 1996. The male reproductive cycle of the toad, *Bufo bankorensis*, in Taiwan // *Zoological Studies*. Vol. 35, № 2. P. 128 – 137.
- Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu-Lin Yu J. 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.
- 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 // *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*. Vol. 55, № 4. P. 261 – 264.
- Kulkarni S. S., Gomez-Mestre I., Moskalik C. L., Storz B. L., Buchholz D. R. 2011. Evolutionary reduction of developmental plasticity in desert spadefoot toads : Comparative developmental plasticity in frogs // *J. of Evolutionary Biology*. Vol. 24, № 11. P. 2445 – 2455.
- Leips J., McManus M. G., Travis J. 2000. Response of treefrog larvae to drying ponds : Comparing temporary and permanent pond breeders // *Ecology*. Vol. 81, № 11. P. 2997 – 3008.
- Lind M. I., Persbo F., Johansson F. 2008. Pool desiccation and developmental thresholds in the common frog, *Rana temporaria* // *Proceedings of the Royal Society B*. Vol. 275, iss. 1638. P. 1073 – 1080.
- Loman J. 2002. Temperature, genetic and hydroperiod 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.
- Marino Jr. J. A., Werner E. E. 2013. Synergistic effects of predators and trematode parasites on larval green frog (*Rana clamitans*) survival // *Ecology*. Vol. 94, № 12. P. 2697 – 2708.
- Márquez-García M., Correa-Solis M., Salla-berry M., Méndez M. A. 2009. Effects of pond drying and life-history traits in the anuran *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae) // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 11, iss. 5. P. 803 – 815.
- Matthews J. H., Funk W. C., Ghalambor C. 2012. Demographic approaches to assessing climate change impacts: An application to pond-breeding frogs and shifting hydroperiods // *Wildlife Conservation in a Changing*

Climate / eds. J. F. Brodie, E. Post, D. Doak. Chicago : University of Chicago Press. P. 58 – 85.

McDiarmid R. W. 1994. Preparing amphibians as scientific specimens // Measuring and monitoring biological diversity : standard methods for amphibians / eds. W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, M. S Foster. Washington ; London : Smithsonian Institution Press. P. 289 – 297.

Morey S., Reznick D. 2001. Effects of larval density on postmetamorphic spadefoot toads (*Spea hammondi*) // Ecology. Vol. 82, № 2. P. 510 – 522.

Newman R. A., Dunham A. E. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchii*) // Copeia. Vol. 1994, iss. 2. P. 372 – 381. DOI: 10.2307/1446984

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.

Petranka J. W. 1984. Sources of interpopulational variation in growth responses of larval salamanders // Ecology. Vol. 65, № 6. P. 1857 – 1865.

Pfennig D. W., Mabry A., Orange D. 1991. Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in *Scaphiopus multiplicatus* // Ecology. Vol. 72, № 6. P. 2240 – 2248.

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.

Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A. 2006. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient // Evolutionary Ecology Research. Vol. 8, № 6. P. 1139 – 1154.

Rudolf V. H. W., Rödel M. 2007. Phenotypic plasticity and optimal timing of metamorphosis under uncertain time constraints // Evolutionary Ecology. Vol. 21, № 1. P. 121 – 142.

Ryan T. J., Winne C. T. 2001. Effects of hydroperiod on metamorphosis in *Rana sphenoccephala* // The American Midland Naturalist. Vol. 145, iss. 1. P. 46 – 53.

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.

Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. D., Lynch T. K. 2007. Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival // Oecologia. Vol. 153, № 3. P. 521 – 532.

Semlitch R. D. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum* // Ecology. Vol. 69, № 1. P. 184 – 192.

Shanbhag B., Mogali S., Saidapur S. 2016. Influence of desiccation, predatory cues, and density on metamorphic traits of the bronze frog *Hylarana temporalis* // Amphibia – Reptilia. Vol. 37, № 2. P. 199 – 205.

Sinsch U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians // Ethology, Ecology, and Evolution. Vol. 2, № 1. P. 65 – 79.

Székely D., Denoël M., Székely P., Cogălniceanu D. 2017. Pond drying cues and their effects on growth and metamorphosis in a fast developing amphibian // J. of Zoology. Vol. 303, № 2. P. 129 – 135.

ten Hagen L., Rodríguez A., Menke N., Göcking C., Bisping M., Frommolt K.-H., Ziegler T., Bonkowski M., Vences M. 2016. Vocalizations in juvenile anurans : common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) regularly emit calls before sexual maturity // The Science of Nature. Vol. 103, № 9–10. P. 75. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1401-0>

Tordoff W., Pettus D. 1977. Temporal stability of phenotypic frequencies in *Pseudacris triseriata* (Amphibia, Anura, Hylidae) // J. of Herpetology. Vol. 11, № 2. P. 161 – 168.

Vonesh J. R., Warkentin K. M. 2006. Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators // Ecology. Vol. 87, № 3. P. 556 – 562.

Warburg M. R. 1971. On the water economy of Israel amphibians : the anurans // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A : Physiology. Vol. 40, iss. 4. P. 911 – 924.

Warburg M. R. 1997. Ecophysiology of amphibians inhabiting xeric environments. Berlin ; Heidelberg : Springer. 192 p.

Wilbur H. M., Collins J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis // Science. Vol. 182, iss. 4119. P. 1305 – 1314.

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.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., 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. Vol. 44, № 10. P. 1215 – 1227.

Образец для цитирования:

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2018. Динамика размеров тела и упитанности сеголетков *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в условиях трансформации гидрологического режима пойменных озёр // Современная герпетология. Т. 18, вып. 3/4. С. 101 – 117. DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-101-117>

**BODY SIZE AND CONDITION DYNAMICS
OF *PELOBATES FUSCUS* (ANURA, PELOBATIDAE)
METAMORPHS UNDER TRANSFORMATION
OF FLOODPLAIN LAKES HYDROLOGICAL REGIME**

Mikhail V. Yermokhin¹ and Vasily G. Tabachishin²

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*

Received 28 September 2018, revised 17 October 2018, accepted 29 October 2018

The long-term dynamics of size and weight characteristics and body condition of *Pelobates fuscus* metamorphs in five local populations of the Medveditsa river floodplain (Saratov region) are analyzed. The limits of changes in body length, live and dry weight, and the body condition index (W/SVL) of males and females were established. In 2009 – 2018 the size and weight parameters of the *P. fuscus* metamorphs had a significant level of interannual variation. The body length was 21.0 to 44.0 mm in males and 22.1 to 44.0 mm in females. The weight of live individuals ranged from 1.05 to 13.34 g in males and from 1.28 to 13.65 g in females. The water content in the body reached 80% (on average), and the dry weight was 0.124 – 2.979 g and 0.155 – 3.256 g for males and females, respectively. The body condition of metamorphs in live weight was 44.1 – 305.2 mg/mm in males and 50.6 – 342.1 mg/mm in females, while that in dry weight was 4.6 – 71.4 and 3.9 – 77.0 mg/mm for males and females, respectively. A significant effect of the water content of the lakes on these parameters was found. All indicators had their highest values in years with high floods and the maximum filling of lake basins with water (2012, 2018), and the smallest ones were observed in dry years, accompanied by a sharp decrease in their volume and drying (2009). The lowest variability of the indicators was established in the populations of the lakes operating in the regime of permanent waterbodies, the highest one was in temporary waterbodies. The data obtained confirm our hypothesis of a low level of exchange of individuals between populations, which contributes to the emergence of local adaptations to features of the hydrological regime of a particular waterbody.

Key words: common spadefoot toad, metamorphs, body size, body condition, hydrological regime.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-101-117>

Acknowledgements: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 16-04-01248) and the planned research topic (project no. 0109-2018-00010).

REFERENCES

- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Milto K. D., Rosanov J. M., Khalturin M. D. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): cytometrical and biochemical evidences. *Doklady Biological Sciences*, 2001, vol. 376, pp. 86–88.
- Garanin V. I., Panchenko I. M. Methods of the study of amphibians in nature reserves. In: *Amphibians and reptiles of protected areas*. Moscow, TsNIL Glavokhoty RSFSR Publ., 1987, pp. 8–26 (in Russian).
- Yermokhin M. V. *Ekologicheskaya struktura marginalnykh uchastkov rechnykh biotsenozov v perekhodnoy zone voda – susha* [Ecological Structure of Marginal Patches of River Biocenoses in Water – Land Transitional Zone]. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Saratov, 2000. 192 p. (in Russian).
- Yermokhin M. V. Methods for Studying the Flows of Matter and Energy Formed by Animals Between Aquatic and Terrestrial Ecosystems in the River Valleys. *Ecosystems of Small Rivers: Biodiversity, Ecology, Conservation. Proceedings of lectures of II All-Russia School-Conference*. Yaroslavl, Filigran Publ., 2014, vol. 1, pp. 42–56 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Size and sex structure dynamics of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) toadlets in the Medveditsa river floodplain. *Current Studies in Herpetology*, 2010, vol. 10, iss. 3–4, pp. 101–108 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Abundance Accounting Result Convergence of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) Migrating Toadlets at Full and Partial Enclosing of Spawning Waterbody by Drift Fences with

- Pitfalls. *Current Studies in Herpetology*, 2011, vol. 11, iss. 3–4, pp. 121–131 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Optimisation of Method of Amphibians Accounting by Drift Fences with Pitfalls. In: *Problems of Marginal Structures of Biocenoses Investigations*. Saratov, Izdatelstvo Saratovskogo universiteta, 2012, pp. 157–163 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Bogoslovsky D. S., Ivanov G. A. Noninvasive sex determination of spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) toadlets by morphometric and weigh characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2012, vol. 12, iss. 1–2, pp. 40–48 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Ivanov G. A., Tabachishin V. G. Spawning Migration Phenology of Anuran Amphibians in the Medveditsa River Valley (Saratov Region). *Current Studies in Herpetology*, 2013, vol. 13, iss. 3–4, pp. 101–111 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Spawning Migration Phenology of Spadefoot Toad – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in Medveditsa River Valley (Saratov Region). *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2014 a, no. 3, pp. 342–350 (in Russian)
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Comparative analysis of body condition indexes efficiency of *Pelobates fuscus* toadlets. *Current Studies in Herpetology*, 2014 b, vol. 14, iss. 3–4, pp. 92–102 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Body condition dynamics of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) toad-lets during their migration from spawning waterbodies. *Current Studies in Herpetology*, 2015, vol. 15, iss. 1–2, pp. 39–54 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Phenological Changes of the Wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the Climate Transformation Conditions of the Northern Lower-Volga Region. *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2016 a, no. 2, pp. 167–185 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Long-term Dynamics of the Size-Weight and Sexual Structure in Populations of *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) in the Medveditsa River Valley (Saratov Region). *Current Studies in Herpetology*, 2016 b, vol. 16, iss. 3–4, pp. 113–122 (in Russian).
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Structural Dynamics of the Spawning Anuran Taxocenoses in Floodplain Lakes of the Medveditsa River Valley (Saratov Region). *Current Studies in Herpetology*, 2017, vol. 17, iss. 3–4, pp. 147–156 (in Russian).
- Kireeva M. B. *Vodnyi rezhim rek basseina Dona v usloviakh meniaiushchegosia klimata* [Water regime of Don basin rivers in climate change conditions]. Diss. Cand. Sci. (Geogr.). Moscow, 2013. 211 p. (in Russian).
- Polukonova A. V., Djomin A. G., Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. A Molecular-Genetic Study of Spadefoot Toad *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) Local Populations from the Medveditsa River Valley (Saratov Region) by mtDNA – CytB gene. *Current Studies in Herpetology*, 2013 a, vol. 13, iss. 3–4, pp. 117–121 (in Russian).
- Polukonova A. V., Djomin A. G., Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. New Gaptypes of Spadefoot Toad *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) from Populations in Medveditsa River Valley (Saratov District). In: *Inland Water Biology. Proceedings XV School-Conference of Young Scientists*. Kostroma, Kostromskoy pechatny dom, 2013 b, pp. 304–308 (in Russian).
- Terentyev P. V. Some quantitative peculiarities of frog eggs and tadpoles. *Zoologicheskii zhurnal*, 1960, vol. 39, no. 5, pp. 779–781 (in Russian).
- Schlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. History and Main Directions of Herpetofauna Investigations at Northern Part of Lower Volga Region (to 105-year of Department of Animal Morphology and Ecology of Saratov State University). *Current Studies in Herpetology*, 2014, vol. 14, iss. 3–4, pp. 137–146 (in Russian).
- Shlyakhtin G. V., Tabachishin V. G., Kaybeleva E. I., Mosolova E. Yu., Yermokhin M. V. Current Status of the Batrachological Collection of the Zoological Museum of Saratov University. *Current Studies in Herpetology*, 2015, vol. 15, iss. 3–4, pp. 153–159 (in Russian).
- Shnitnikov A. V. Intrasecular fluctuations in the level of steppe lakes of Western Siberia and Northern Kazakhstan and their dependence on climate. *Transactions of the Laboratory of Limnology, USSR Academy of Sciences*. Moscow, 1950, vol. 1, pp. 28–129 (in Russian).
- Alford R. A. Declines and the global status of amphibians. In: *Ecotoxicology of amphibians and reptiles*. Boca Raton, CRC Press, 2010, pp. 13–45.
- Amburgey S., Funk W. C., Murphy M., Muphs E. Effects of hydroperiod duration on survival, developmental rate, and size at metamorphosis in boreal chorus frog tadpoles (*Pseudacris maculata*). *Herpetologica*, 2012, vol. 68, iss. 4, pp. 456–467.
- Bashinskiy I. V., Senkevich V. A., Stoyko T. G., Katsman E. A., Korkina S. A., Osipov V. V. Forest-steppe oxbows in limnophase – Abiotic features and biodiversity. *Limnologica*, 2019, vol. 74, iss. 1, pp. 14–22. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.limno.2018.10.005>
- Beck C. W., Congdon J. D. Effects of individual variation in age and size at metamorphosis on growth and survivorship of southern toad (*Bufo terrestris*) metamorphs. *Canadian J. of Zoology*, 1999, vol. 77, iss. 6, pp. 944–951.
- Bell B. 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*, 2004, vol. 120, no. 2, pp. 189–199.
- Berven K. A. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*, 1990, vol. 71, no. 4, pp. 1599–1608.
- Berven K. A., Gill D. E. Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist*, 1983, vol. 23, no. 1, pp. 85–97.
- Blaustein A. R., Walls S. C., Bancroft B. A., Lawler J. J., Searle C. L., Gervasi S. S. Direct and Indi-

rect Effects of Climate Change on Amphibian Populations. *Diversity*, 2010, vol. 2, no. 2, pp. 281–313.

Blem C. R. Lipid reserves and body composition in postreproductive anurans. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1992, vol. 103A, no. 4, pp. 653–656.

Cabrera-Guzmán E., Crossland M. R., Brown G. P., Shine R. Larger body size at metamorphosis enhances survival, growth and performance of young cane toads (*Rhinella marina*). *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, iss. 7, pp. e70121.

Chelgren N. D., Rosenberg D. K., Heppell S. S., Gitelman A. I. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration. *Ecological Applications*, 2006, vol. 16, no. 1, pp. 250–261.

Corn P. S., Bury R. B. *Sampling Methods for Terrestrial Amphibians and Reptiles* / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland. General Technical Report PNW-GTR-275, 1990. 34 p.

Crump M. L. Energy Accumulation and Amphibian Metamorphosis. *Oecologia*, 1981, vol. 49, no. 2, pp. 167–169.

Denver R. J., Mirhadi N., Phillips M. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: Response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology*, 1998, vol. 79, no. 6, pp. 1859–1872.

Dmitriew C., Rowe L. The effects of larval nutrition on reproductive performance in a food-limited adult environment. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, iss. 3, pp. e17399.

Earl J. E., Whiteman H. H. Are commonly used fitness predictors accurate? A meta-analysis of amphibian size and age at metamorphosis. *Copeia*, 2015, vol. 103, iss. 2, pp. 297–309.

Goater C. P. Growth and survival of postmetamorphic toads: interactions among larval history, density, and parasitism. *Ecology*, 1994, vol. 75, no. 8, pp. 2264–2274.

Grant E. H. C., Miller D. A. W., Schmidt B. R., Adams M. J., Amburgey S. M., Chambert T., Cruickshank S. S., Fisher R. N., Green D. M., Hossack B. R., Johnson P. T. J., Joseph M. B., Rittenhouse T. A. G., Ryan M. E., Waddle J. H., Walls S. C., Bailey L. L., Fellers G. M., Gorman T. A., Ray A. M., Pilliod D. S., Pritch S. J., Saenz D., Sadinski W., Muths E. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. *Scientific Reports*, 2016, vol. 6, pp. 25625. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep25625>

Guarino F. M., Caputo V., Angelini F. The reproductive cycle of the newt *Triturus italicus*. *Amphibia-Reptilia*, 1992, vol. 13, no. 2, pp. 121–133.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.

Hels T. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus*. *Ecography*, 2002, vol. 25, no. 3, pp. 303–313.

Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu-Lin Yu J. The male reproductive cycle of the toad, *Bufo bankorensis*, in Taiwan. *Zoological Studies*, 1996, vol. 35, no. 2, pp. 128–137.

Huang W.-S., Lin J.-Y., Yu-Lin Yu J. Male reproductive cycle of the toad *Bufo melanostictus* in Taiwan. *Zoological Science*, 1997, vol. 14, no. 3, pp. 497–503.

Iela L., Milone M., Caliendo M. F., Rastogi R. K., Chieffi G. 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*, 1979, vol. 46, no. 1–2, pp. 11–16.

Indermaur L., Schmidt B. R., Tockner K., Schaub M. Spatial variation in abiotic and biotic factors in a floodplain determine anuran body size and growth rate at metamorphosis. *Oecologia*, 2010, vol. 163, no. 3, pp. 637–649.

Kanamadi R. D., Saidapur S. K., Bhuttewadkar N. U., Yamakanamaradi S. M. Annual changes in the fat body of the male toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) inhabiting the tropical zone of South India. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*, 1989, vol. 55, no. 4, pp. 261–264.

Kulkarni S. S., Gomez-Mestre I., Moskalik C. L., Storz B. L., Buchholz D. R. Evolutionary reduction of developmental plasticity in desert spadefoot toads: Comparative developmental plasticity in frogs. *J. of Evolutionary Biology*, 2011, vol. 24, no. 11, pp. 2445–2455.

Leips J., McManus M. G., Travis J. Response of treefrog larvae to drying ponds: Comparing temporary and permanent pond breeders. *Ecology*, 2000, vol. 81, no. 11, pp. 2997–3008.

Lind M. I., Persbo F., Johansson F. Pool desiccation and developmental thresholds in the common frog, *Rana temporaria*. *Proceedings of the Royal Society B*, 2008, vol. 275, iss. 1638, pp. 1073–1080.

Loman J. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. *J. of Zoology*, 2002, vol. 258, no. 1, pp. 115–129.

Loman J., Claesson D. Plastic response to pond drying in tadpoles *Rana temporaria*: tests of cost models. *Evolutionary Ecology Research*, 2003, vol. 5, no. 2, pp. 179–194.

Marino Jr. J. A., Werner E. E. Synergistic effects of predators and trematode parasites on larval green frog (*Rana clamitans*) survival. *Ecology*, 2013, vol. 94, no. 12, pp. 2697–2708.

Márquez-García M., Correa-Solis M., Sallaberry M., Méndez M. A. Effects of pond drying and life-history traits in the anuran *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae). *Evolutionary Ecology Research*, 2009, vol. 11, iss. 5, pp. 803–815.

Matthews J. H., Funk W. C., Ghalambor C. Demographic approaches to assessing climate change impacts: An application to pond-breeding frogs and shifting hydroperiods. In: J. F. Brodie, E. Post, D. Do, eds. *Wildlife Conservation in a Changing Climate*. Chicago, University of Chicago Press, 2012, pp. 58–85.

McDiarmid R. W. Preparing amphibians as scientific specimens. In: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, M. S. Foster, eds. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for*

- amphibians*. Washington, London, Smithsonian Institution Press, 1994, pp. 289–297.
- Morey S., Reznick D. Effects of larval density on postmetamorphic spadefoot toads (*Spea hammondi*). *Ecology*, 2001, vol. 82, no. 2, pp. 510–522.
- Newman R. A., Dunham A. E. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchii*). *Copeia*, 1994, vol. 1994, iss. 2, pp. 372–381. DOI: <https://doi.org/10.2307/1446984>
- Orizaola G., Laurila A. Intraspecific variation of temperature-induced effects on metamorphosis in the pool frog (*Rana lessonae*). *Canadian J. of Zoology*, 2009, vol. 87, no. 7, pp. 581–588.
- Pfennig D. W., Mabry A., Orange D. Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in *Scaphiopus multiplicatus*. *Ecology*, 1991, vol. 72, no. 6, pp. 2240–2248.
- Pisani G. R. *A guide to preservation techniques for amphibians and reptiles*. Salt Lake City, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1973. 24 p.
- Richter-Boix A., Llorente G. A., Montori A. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. *Evolutionary Ecology Research*, 2006, vol. 8, no. 6, pp. 1139–1154.
- Rudolf V. H. W., Rödel M. Phenotypic plasticity and optimal timing of metamorphosis under uncertain time constraints. *Evolutionary Ecology*, 2007, vol. 21, no. 1, pp. 121–142.
- Ryan T. J., Winne C. T. Effects of hydroperiod on metamorphosis in *Rana sphenoccephala*. *The American Midland Naturalist*, 2001, vol. 145, iss. 1, pp. 46–53.
- Petranka J. W. Sources of interpopulational variation in growth responses of larval salamanders. *Ecology*, 1984, vol. 65, no. 6, pp. 1857–1865.
- Schmidt B. R., Hödl W., Schaub M. From metamorphosis to maturity in complex life cycles: equal performance of different juvenile life history pathways. *Ecology*, 2012, vol. 93, no. 3, pp. 657–667.
- Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. D., Lynch T. K. Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival. *Oecologia*, 2007, vol. 153, no. 3, pp. 521–532.
- Semlitch R. D. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology*, 1988, vol. 69, no. 1, pp. 184–192.
- Shanbhag B., Mogali S., Saidapur S. Influence of desiccation, predatory cues, and density on metamorphic traits of the bronze frog *Hylarana temporalis*. *Amphibia-Reptilia*, 2016, vol. 37, no. 2, pp. 199–205.
- Sinsch U. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology, Ecology, and Evolution*, 1990, vol. 2, no. 1, pp. 65–79.
- Székely D., Denoël M., Székely P., Cogălniceanu D. Pond drying cues and their effects on growth and metamorphosis in a fast developing amphibian. *J. of Zoology*, 2017, vol. 303, no. 2, pp. 129–135.
- ten Hagen L., Rodríguez A., Menke N., Göckling C., Bisping M., Frommolt K.-H., Ziegler T., Bonkowski M., Vences M. Vocalizations in juvenile anurans: common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) regularly emit calls before sexual maturity. *The Science of Nature*, 2016, vol. 103, no. 9–10, pp. 75. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1401-0>
- Tordoff W., Pettus D. Temporal stability of phenotypic frequencies in *Pseudacris triseriata* (Amphibia, Anura, Hylidae). *J. of Herpetology*, 1977, vol. 11, no. 2, pp. 161–168.
- Vonesh J. R., Warkentin K. M. Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators. *Ecology*, 2006, vol. 87, no. 3, pp. 556–562.
- Warburg M. R. On the water economy of Israel amphibians: the anurans. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, 1971, vol. 40, iss. 4, pp. 911–924.
- Warburg M. R. *Ecophysiology of amphibians inhabiting xeric environments*. Berlin, Heidelberg, Springer, 1997. 192 p.
- Wilbur H. M., Collins J. P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 1973, vol. 182, iss. 4119, pp. 1305–1314.
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast). *Biology Bulletin*, 2015, vol. 42, no. 10, pp. 931–936.
- Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Phenological changes in the wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions in the Northern Lower Volga Region. *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44, no. 10, pp. 1215–1227.

Cite this article as:

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Body Size and Condition Dynamics of *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) Metamorphs under Transformation of Floodplain Lakes Hydrological Regime. *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 3–4, pp. 101–117 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-101-117>