

ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ САМОК *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768) ОТ РАЗМЕРНЫХ И ВЕСОВЫХ ХАРАКТЕРИСТИК

М. В. Ермохин ¹, В. Г. Табачишин ²

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

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

Поступила в редакцию 19.10.2010 г.

На основании полевых исследований в 2009 – 2011 гг. четырех локальных популяций чесночницы обыкновенной на нерестовых озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область) установлено, что длина тела размножающихся самок варьировала от 39.7 до 54.8 мм, а масса – от 5.3 до 19.3 г. Причем самки, нерестящиеся в водоёмах прирусловой части поймы, оказались крупнее, чем в более отдаленных от русла водоёмах. Величина кладки составляла от 366 до 2308 яиц (в среднем 946). Установлены существенные различия в основных репродуктивных показателях самок, использующих для нереста различные озёра. Показано большее влияние на репродуктивные параметры веса тела самки по сравнению с длиной. Обнаружены заметные межгодовые и межпопуляционные различия по величине кладки, массе половых продуктов и доле их от массы самки. Получены регрессионные модели, связывающие репродуктивные параметры с длиной тела и массой самки. Приведенные уравнения могут быть использованы для определения массы половых продуктов и плодовитости неинвазивными методами при мониторинге данного вида и прогнозирования состояния его популяций.

Ключевые слова: *Pelobates fuscus*, величина кладки, масса кладки, вес яйца.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время для многих земноводных различных таксономических групп выявлена зависимость динамики репродуктивных показателей в опосредованной связи с экологическими условиями местообитаний (Crump, 1974; Duellman, 1989; Tejedo, 1992; Duellman, Trueb, 1994; Gilbert et al., 1994; Perotti, 1997; Jaafar et al., 1999; Kusano, Hayashi, 2002; Camargo et al., 2005; Prado, Haddad, 2005; Gunzburger, 2006). Наиболее наглядно данная связь проявляется в отношении обитателей открытых пространств, преимущественно специализированных видов, что в немалой степени характерно для чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)). Чесночница обыкновенная относится к земноводным, чей образ жизни в наименьшей степени связан с водной средой; взрослые особи проводят в водоёме не более двух недель в период нереста (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005, 2007). Обитая большую часть времени на суше, чесночницы испытывают значительное влияние неблагоприятных для них факторов наземной среды (низкая влажность воздуха), что во

многом определяет их эколого-физиологическое состояние и репродуктивный потенциал.

Вместе с тем, несмотря на широкое распространение и относительно высокие значения обилия вида, в конце XX – начале XXI в. в условиях глобального потепления климата наблюдаются существенные отрицательные изменения состояния их популяций. Так, например, западно- и южноевропейские популяции *P. fuscus* уже значительно сократили численность (Hels, 2002; Džukić et al., 2005; Eggert et al., 2006).

На современном этапе происходит аридизация климата в Нижнем Поволжье, которая привела к нестабильности гидрологического режима нерестовых водоёмов амфибий, а в будущем, возможно, к деградации их популяций в течение ближайших десятилетий. Именно поэтому современное изучение биологии *P. fuscus*, анализ ее распределения и динамики численности дают возможность выявить требования вида к среде обитания и факторы, лимитирующие его обилие, что в конечном итоге необходимо для разработки основополагающих принципов стратегии ее сохранения.

ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ САМОК *PELOBATES FUSCUS*

Цель настоящего исследования – определение репродуктивного потенциала самок чесночницы обыкновенной (величина кладки и масса половых продуктов) и его взаимосвязь с размерами и весовыми характеристиками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика репродуктивного потенциала самок чесночницы обыкновенной основана на данных полевых исследований, проведенных в период нерестовых миграций *P. fuscus* в первой декаде апреля – второй декаде мая 2009 – 2011 гг. Исследовали четыре локальных популяции вида, нерестящиеся в пойменных озёрах долины 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.) и Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.).

Водоём 1 (озеро Садок) – небольшое (площадь 0.95 га), хорошо прогреваемое озеро центральной поймы в 200 м от русла р. Медведица; водоём 2 (озеро Коблово) – притеррасное пойменное озеро в 500 м от русла р. Медведица (площадь около 2.8 га) (более подробное описание см.: Ермохин, Табачишин, 2010).

Водоём 3 (озеро Лебяжье) – относительно крупное, мелководное притеррасное озеро в 1100 м от русла р. Медведица. Площадь данного водоёма в период максимального заполнения в начале 2000-х гг. составляла более 12 га. Однако со второй половине первого десятилетия в связи с понижением уровня грунтовых вод данное озеро характеризуется нестабильным гидрологическим режимом (его площадь в период максимального наполнения сократилась до 4.5 га); гидропериод сократился до 1.5 мес. в 2010 г.

Водоём 4 (озеро Кругленькое) – мелководное притеррасное пойменное озеро в 1100 м от русла р. Медведица (площадь около 0.45 га). В период максимального наполнения в апреле 2011 г. глубина составляла около 1.5 м. Озеро полностью пересыхало в межень в течение последних 4 лет. Большая часть площади котловины имеет глубину менее 1 м и пригодна для нереста чесночницы обыкновенной. Температура воды в период метаморфоза составляла 22 – 24°C.

Отлов самок чесночницы обыкновенной 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) объёмом 10 л (Корн, 2003). Ловчие цилиндры осматривали и очищали ежедневно. Вокруг каждого озера были установлены по 10 заборчиков.

Длину тела (*SVL*) отловленных особей измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли, взвешивая их на электронных весах с точностью до 0.05 г.

Сухой вес самок ($W_{dry♀}$) и половых продуктов устанавливали по стандартной методике (высушивание до постоянного веса при температуре 100 °С в сушильном шкафу с последующим взвешиванием на электронных весах с точностью до 1 мг). Долю половых продуктов от веса самки подсчитывали как отношение веса половых продуктов к весу самки с половыми продуктами.

Сухой вес одного яйца определяли, отделив небольшой фрагмент кладки (50 – 100 яиц), просчитывая число яиц в нем, высушивая до постоянного веса и рассчитывая отношение веса данного фрагмента к числу яиц в нем. Количество яиц в кладке получали, вычисляя отношение сухого веса кладки к сухому весу одного яйца.

Всего было исследовано 170 самок *P. fuscus*. Объём выборок из различных локальных популяций в различные годы показан в табл. 1.

Таблица 1

Объём выборок самок обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) из нерестовых озёр долины р. Медведица

Год	Водоём			
	Лебяжье	Садок	Коблово	Кругленькое
2009	15	0	0	0
2010	49	21	18	0
2011	0	17	35	15

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической, стандартного отклонения (*SD*) и размаха варьирования (*min – max*); нормальность распределения определяли по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по *F*-критерию Фишера. Поскольку распределение во всех случаях оказалось нормальным, а дисперсии не равны, для проверки гипотезы равенства средних между выборками использовали *t*-критерий Саттерзвайта (Орлов, 2004). Для множественных сравнений критический уровень значимости критерия определяли с учетом поправки Бонферони (Гланц, 1998).

Взаимосвязь размерно-весовых (длина тела, сухой вес) и репродуктивных параметров

(количество яиц в кладке, сухой вес одного яйца, вес половых продуктов, доля половых продуктов от сухого веса самки) устанавливали методом корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона r считали значимым при $p < 0.05$). При наличии значимой корреляции между параметрами для получения количественной меры связи проводили регрессионный анализ. Гипотезу линейности связи между параметрами проверяли с помощью дисперсионного анализа (F -критерий Фишера признавали значимым при $p < 0.05$). Адекватность полученных линейных моделей вида $y = a + bx$ оценивали по коэффициенту детерминации R^2 . Качественную интерпретацию силы связи для коэффициентов корреляции и детерминации производили по шкале Чеддока. Наличие значимых различий между регрессионными коэффициентами уравнений, полученных для различных озёр в течение одного года, а также для одного озера при сравнении результатов различных лет, устанавливали по t -критерию Стьюдента (различия признавали значимыми при $p < 0.05$) (Гланц, 1998). Все вычисления выполнены с использованием статистических пакетов Statistica 6.0 и Exel (модуль AtteStat 12.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры тела. Длина тела самок, отловленных вблизи нерестовых водоёмов, находится в пределах от 39.7 до 54.8 мм (табл. 2). Причем

средние размеры особей, участвующих в размножении, несколько снижаются при парном сравнении значений, полученных в различные следующие друг за другом годы исследования на озёрах Лебяжье (2009 и 2010 гг.: $t = 1.81, p = 0.04$) и Садок (2010 и 2011 гг.: $t = 2.61, p = 0.01$), но остаются относительно стабильными на оз. Коблово (2010 и 2011 гг.: $t = 1.43, p = 0.16$). Кроме того, самки, обитающие в прирусловой части поймы и нерестящиеся в оз. Садок наиболее близком к руслу р. Медведица, оказались несколько крупнее, чем нерестящиеся в более отдаленных от русла водоёмах и соответственно обитающие в менее влажных биотопах.

Весовые характеристики самок, принимающих участие в размножении, варьировали от 5.3 до 19.3 г по живому весу и от 937 до 3807 мг по сухому весу (см. табл. 2). Причем средняя доля сухого вещества в теле самок составляла 25 – 27% от живого веса. Содержание сухого вещества остается величиной относительно стабильной в популяциях на озёрах Лебяжье (2009 – 2010 гг.: $t = 1.06, p = 0.30$) и Коблово (2010 – 2011 гг.: $t = 0.95, p = 0.35$), тогда как на оз. Садок значительно снижается (2010 – 2011: $t = 3.60, p < 0.001$). Данная тенденция косвенно свидетельствует об уменьшении упитанности самок в преднерестовый период, которое могло быть обусловлено сильными пирогенными нарушениями кормовых биотопов вокруг данного озера в начале августа

Таблица 2

Размерно-весовые показатели самок обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в нерестовых озёрах долины р. Медведица

Год	Водоём			
	Лебяжье	Садок	Коблово	Кругленькое
<i>SVL_{♀♀}, мм</i>				
2009	<u>48.0±2.7</u> 43 – 52.3	–	–	–
2010	<u>46.5±3.3</u> 39.7 – 54.8	<u>48.9±2.7</u> 42.7 – 54.3	<u>46.1±3.4</u> 39.8 – 53.8	–
2011	–	<u>46.3±3.2</u> 40.2 – 52.5	<u>47.9±3.1</u> 41.3 – 53.1	<u>46.4±3.3</u> 42.0 – 53.6
<i>W_{♀♀} (сырой), мг</i>				
2009	<u>11256±2532</u> 5520 – 15540	–	–	–
2010	<u>10243±1870</u> 5350 – 14900	<u>11450±2635</u> 5450 – 15550	<u>13450±2150</u> 8400 – 16550	–
2011	–	<u>10864±3169</u> 6100 – 19250	<u>10781±2215</u> 6800 – 16350	<u>9847±2524</u> 6600 – 15850
<i>W_{♀♀} (сухой), мг</i>				
2009	<u>2704±655</u> 1946 – 3807	–	–	–
2010	<u>1768±339</u> 937 – 2446	<u>2502±371</u> 1555 – 3104	<u>1941±409</u> 1080 – 2736	–
2011	–	<u>1878±581</u> 992 – 3318	<u>2002±478</u> 1257 – 3290	<u>1749±390</u> 1194 – 2630

2010 г. Парное сравнение трех популяций (на озёрах Лебяжье, Садок и Коблово) по сухому весу самок указывает на значимые различия самок по сухому весу (при $p < 0.016$), а в 2011 г. межпопуляционные различия не обнаружены (сравнивали популяции озёр Садок, Коблово и Кругленькое).

Величина кладки варьирует в диапазоне от 366 до 2308 яиц (табл. 3). Этот показатель относительно стабилен в течение двух лет исследования на озёрах Лебяжье ($t = 0.41, p = 0.68$) и Коблово ($t = 0.26, p = 0.79$), но сильно снижается на оз. Садок после аномально жаркого и засушливого 2010 г. (почти на 30%: $t = 3.19, p = 0.003$), что совершенно не пропорционально уменьшению средних размеров самок. Парное сравнение величины кладки на трех исследованных озёрах продемонстрировало значимо большую величину кладки у самок, нерестящихся в оз. Садок в 2010 г.,

ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ САМОК *PELOBATES FUSCUS*

по сравнению с озёрами Лебязье ($t = 5.25$, $p < 0.001$) и Кóбблово ($t = 3.85$, $p < 0.001$), а в 2011 г. отличия от других исследованных озёр отсутствуют.

Сухой вес 1 яйца чесночницы обыкновенной составлял от 0.32 до 1.60 мг (см. табл. 3). Данный показатель относительно стабилен в течение двух лет на оз. Садок ($t = 1.02$, $p = 0.32$), но снижается на 20% на озёрах Лебязье ($t = 2.65$, $p = 0.02$) и Кóбблово ($t = 4.10$, $p < 0.001$). Наиболее крупные яйца формируются у самок, нерестящихся в оз. Кóбблово (парные сравнения по данным 2010 г. с оз. Садок и оз. Лебязье соответственно: $t = 2.10$, $p = 0.04$ и $t = 2.58$, $p = 0.02$). Однако в 2011 г., после аномальной засухи летом 2010 г., наблюдается сглаживание различий по весу яиц между популяциями, размножающимися в различных озёрах.

Сухой вес кладки самок *P. fuscus* находится в пределах от 261 до 1896 мг (см. табл. 3). Наиболее велика масса кладки, формируемой самками популяции, нерестящейся в оз. Садок, а наименьшие значения обнаружены в оз. Лебязье (2010 г. по сравнению с оз. Садок ($t = 4.29$, $p < 0.001$) и Кóбблово ($t = 2.90$, $p = 0.008$)). Данный показатель значительно варьирует в различные годы на всех исследованных озёрах: достоверное снижение массы половых продуктов наблюдалось на озёрах Лебязье (2009 и 2010 гг.: $t = 2.01$, $p = 0.05$), Садок (2010 и 2011 гг.: $t = 2.88$, $p = 0.007$) и Кóбблово (2010 и 2011 гг.: $t = 2.53$, $p = 0.02$).

Доля сухого веса кладки от сухого веса самки характеризует допустимый в конкретных экологических условиях репродуктивный вклад особи. В период исследований данный показатель составлял от 20 до 50% (см. табл. 3). Наибольшая стабильность доли половых продуктов от веса самки в течение двух лет исследования обнаружена на оз. Садок ($t = 1.05$, $p = 0.30$), а на озёрах Лебязье и Кóбблово наблюдается заметное снижение этого показателя в 2011 г. по сравнению с 2010 г. соответственно на 16 и 17% ($t = 2.53$, $p = 0.02$ и $t = 4.38$, $p < 0.001$). Наиболее велик вклад самок в размножение в популяции, нерестящейся в оз. Кóбблово в 2010 г., однако он заметно снижается до уровня сходного с другими озёрами после года с аномально засушливыми условиями лета.

Зависимость величины кладки от длины тела. Взаимосвязь между этими параметрами обнаружена лишь в некоторых популяциях *P. fuscus* и в отдельные годы. В таких популяциях величина кладки положительно коррелирует с длиной тела самок, демонстрируя заметный и достаточно высокий уровень связи (табл. 4). Полученные регрессионные модели линейны и объясняют около половины дисперсии данного параметра. Увеличение длины тела самки на 1 мм ведет к увеличению числа яиц в кладке на 63 – 128 штук. Причем чем далее нерестовое озеро расположено от русла реки в долине, тем большее влияние оказывают размеры тела самки на величину кладки. Так, при сравнении плодовитости самок из популяций на озёрах Садок и Кругленькое в 2011 г. на основе анализа коэффициентов регрессии было установлено более сильное влияние длины тела на величину кладки в популяции, нерестящейся на оз. Кругленькое, более удаленном от русла р. Медведица ($t = 2.05$, $p < 0.05$).

Зависимость количества яиц в кладке от сухого веса самки. Во всех исследованных популяциях в течение ряда лет обнаружена высокая

Таблица 3
Репродуктивные показатели самок чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в нерестовых озёрах долины р. Медведица

Год	Водоём			
	Лебязье	Садок	Коблово	Кругленькое
Сухой вес икры, мг				
2009	$\frac{967 \pm 393}{525 - 1896}$	–	–	–
2010	$\frac{752 \pm 205}{350 - 1395}$	$\frac{1134 \pm 389}{445 - 1871}$	$\frac{996 \pm 307}{459 - 1659}$	–
2011	–	$\frac{790 \pm 346}{261 - 1787}$	$\frac{773 \pm 256}{318 - 1413}$	$\frac{734 \pm 368}{326 - 1635}$
Доля икры от сухого веса самки, %				
2009	$\frac{34.9 \pm 7.4}{25.8 - 49.9}$	–	–	–
2010	$\frac{29.8 \pm 3.6}{20.3 - 37.5}$	$\frac{30.4 \pm 5.3}{20.9 - 39.7}$	$\frac{33.1 \pm 4.6}{23.7 - 38.6}$	–
2011	–	$\frac{28.9 \pm 3.8}{20.8 - 35.0}$	$\frac{27.4 \pm 3.6}{20.1 - 37.1}$	$\frac{28.3 \pm 4.6}{21.4 - 38.3}$
Сухой вес 1 икринки, мг				
2009	$\frac{1.097 \pm 0.248}{0.764 - 1.600}$	–	–	–
2010	$\frac{0.91 \pm 0.17}{0.32 - 1.29}$	$\frac{0.88 \pm 0.29}{0.46 - 1.59}$	$\frac{1.05 \pm 0.18}{0.80 - 1.35}$	–
2011	–	$\frac{0.81 \pm 0.16}{0.64 - 1.24}$	$\frac{0.84 \pm 0.13}{0.61 - 1.19}$	$\frac{0.78 \pm 0.16}{0.55 - 1.20}$
Величина кладки, шт.				
2009	$\frac{875 \pm 263}{568 - 1511}$	–	–	–
2010	$\frac{843 \pm 236}{398 - 1755}$	$\frac{1317 \pm 373}{660 - 2091}$	$\frac{944 \pm 210}{546 - 1383}$	–
2011	–	$\frac{964 \pm 309}{373 - 1443}$	$\frac{924 \pm 304}{366 - 1854}$	$\frac{969 \pm 530}{458 - 2308}$

Таблица 4

Зависимость количества яиц в кладке от длины тела и сухого веса самки чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*)

Водоём	Год	$\frac{r \pm SE}{p}$	$\frac{F}{p}$	Параметры уравнения регрессии		R^2
				$\frac{a \pm SE}{t(p)}$	$\frac{b \pm SE}{t(p)}$	
Зависимость количества яиц в кладке от длины тела самки, мм						
Лебяжье	2009	$\frac{0.72 \pm 0.19}{0.002}$	$\frac{13.95}{0.003}$	$\frac{-2524 \pm 911}{-2.77 (0.02)}$	$\frac{70.86 \pm 18.97}{3.74 (0.003)}$	0.52
Садок	2011	$\frac{0.66 \pm 0.21}{0.004}$	$\frac{11.70}{0.004}$	$\frac{-1964 \pm 858}{-2.29 (0.04)}$	$\frac{63.26 \pm 18.49}{3.42 (0.004)}$	0.44
Кругленькое	2011	$\frac{0.79 \pm 0.17}{<0.001}$	$\frac{21.33}{<0.001}$	$\frac{-4820 \pm 1256}{-3.84 (0.002)}$	$\frac{127.74 \pm 27.00}{4.62 (<0.001)}$	0.62
Зависимость количества яиц в кладке от сухого веса самки, мг						
Лебяжье	2009	$\frac{0.79 \pm 0.10}{<0.001}$	$\frac{21.6}{<0.001}$	$\frac{17.97 \pm 189.46}{0.09 (0.93)}$	$\frac{0.32 \pm 0.07}{4.65 (<0.001)}$	0.62
	2010	$\frac{0.81 \pm 0.15}{0.003}$	$\frac{61.64}{0.003}$	$\frac{113.42 \pm 91.42}{1.24 (0.22)}$	$\frac{0.30 \pm 0.04}{7.85 (<0.001)}$	0.65
Садок	2010	$\frac{0.77 \pm 0.17}{<0.001}$	$\frac{19.91}{<0.001}$	$\frac{179.96 \pm 174.73}{1.03 (0.32)}$	$\frac{0.26 \pm 0.06}{4.46 (<0.001)}$	0.59
	2011	$\frac{0.80 \pm 0.17}{<0.001}$	$\frac{26.77}{<0.001}$	$\frac{237.04 \pm 147.90}{1.60 (0.13)}$	$\frac{0.27 \pm 0.05}{5.17 (<0.001)}$	0.64
Коблово	2010	$\frac{0.77 \pm 0.15}{<0.001}$	$\frac{19.91}{<0.001}$	$\frac{179.96 \pm 174.72}{1.03 (0.32)}$	$\frac{0.26 \pm 0.06}{4.46 (<0.001)}$	0.59
	2011	$\frac{0.83 \pm 0.10}{<0.001}$	$\frac{70.59}{<0.001}$	$\frac{-58.29 \pm 120.65}{-0.48 (0.63)}$	$\frac{0.35 \pm 0.04}{8.40 (<0.001)}$	0.68
Кругленькое	2011	$\frac{0.94 \pm 0.10}{<0.001}$	$\frac{92.06}{<0.001}$	$\frac{-669.05 \pm 177.83}{-3.76 (0.002)}$	$\frac{0.66 \pm 0.06}{9.60 (<0.001)}$	0.88

Примечание. Заливкой показана характеристика силы связи между параметрами по шкале Чеддока (количественная мера тесноты связи – качественная характеристика силы связи):  – 0.10 – 0.30 (слабая),  – 0.31 – 0.50 (умеренная),  – 0.51 – 0.70 (заметная),  – 0.71 – 0.90 (высокая),  – 0.91 – 0.99 (весьма высокая).

положительная значимая корреляция между сухим весом самки и количеством яиц в кладке: $r = 0.77 - 0.83$ (см. табл. 4). Большинство полученных регрессионных моделей линейны и объясняют 60 – 70% дисперсии плодовитости. В отличие от других факторов они демонстрируют кратную связь между длиной тела и величиной кладки, поскольку свободный член уравнений не значим, а следовательно, может не учитываться в таких моделях (за исключением модели для популяции оз. Кругленькое в 2011 г.). Коэффициенты регрессии уравнений не имеют достоверных различий (t -критерий Стьюдента меньше критического значения при $p < 0.20$) для большинства исследованных популяций (на озёрах Лебяжье, Садок и Коблово). Они варьируют в диапазоне от 0.26 до 0.35, т.е. увеличение сухого веса самки на 1 г ведет к увеличению количества яиц в кладке на 260 – 350 штук. Однако в популяции на оз. Кругленькое в 2011 г. вес самки в большей степени влияет на плодовитость (см. табл. 4), чем на озёрах Коблово ($t = 4.10$, $df = 46$,

$p < 0.001$) и Садок ($t = 4.67$, $df = 28$, $p < 0.001$), при сравнении результатов, полученных в том же году. Увеличение сухого веса самок данной локальной популяции на каждый последующий 1 г позволяет им сформировать кладку на 660 яиц больше.

В целом зависимость числа яиц в кладке от сухого веса самок *P. fuscus* локальных популяций, исследованных в 2009 – 2011 гг., может быть представлена в виде обобщенного регрессионного уравнения. Данная зависимость аппроксимируется линейной функцией ($F_{(1, 153)} = 238.58$, $p < 0.001$, $r = 0.79 \pm 0.05$, $R^2 = 0.63$, коэффициенты уравнения значимы при $p < 0.001$): число яиц в кладке равно

$$157.56 \pm 49.68 + 0.27 \pm 0.01 W_{dry\varphi}$$

Зависимость сухого веса кладки от сухого веса самки. Масса половых продуктов в наибольшей степени зависит от сухого веса самки во всех исследованных популяциях. Коэффициенты корреляции между этими параметрами высоко значимы и варьируют в диапазоне от

ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ САМОК *PELOBATES FUSCUS*

0.86 до 0.99, а полученные линейные регрессионные уравнения объясняют от 74 до 98% дисперсии зависимой переменной (табл. 5).

По результатам регрессионного анализа установлено, что увеличение сухого веса самки на 1 г обеспечивает увеличение сухого веса половых продуктов на 338 – 517 мг. В период с 2008 по 2010 гг. наблюдалось значительное увеличение засушливости в летний период и, вероятно, по этой причине при повторном исследовании трех локальных популяций наблюдается достоверное снижение вклада самок в формирование половых продуктов. При парном сравнении коэффициентов регрессии соответствующих уравнений оно составляло 36% на оз. Кóбблово (2010 и 2011 гг.: $t = 2.60, df = 47, p < 0.02$), 39% на оз. Садок (2010 и 2011 гг.: $t = 2.89, df = 34, p < 0.01$) и 44% на оз. Лебязье (2009 и 2010 гг.: $t = 2.34, df = 47, p < 0.05$). Согласованное изменение данного репродуктивного параметра демонстрирует влияние погодно-климатических

тенденций в течение ряда лет на величину вещественного вклада самок *P. fuscus* в репродукцию.

На возможность большего вклада в размножение, очевидно, влияет также удаленность пойменного озера от русла реки. Так, популяции чесночницы обыкновенной, относительно близкие к руслу р. Медведица озёр Садок и Кóбблово в 2011 г. (следующем за аномально засушливым 2010 г.), не имеют достоверных отличий по коэффициентам регрессии ($t = 0.90, df = 48, p < 0.5$). Вместе с тем размеры самок, нерестящихся в оз. Кругленькое, в большей степени оказывают влияние на величину вклада вещества в формирование половых продуктов по сравнению таковыми в озёрах Садок ($t = 3.52, df = 28, p < 0.002$) и Кóбблово ($t = 4.18, df = 46, p < 0.001$).

В результате обобщения данных по четырем популяциям *P. fuscus* за 2009 – 2011 гг. было получено регрессионное уравнение зависимости сухого веса половых продуктов (мг) от сухого веса самки (мг). Данная зависимость хорошо аппроксимиру-

Таблица 5

Зависимость сухого веса кладки от длины тела и сухого веса самки *Pelobates fuscus*

Водоём	Год	$\frac{r \pm SE}{p}$	$\frac{F}{p}$	Параметры уравнения регрессии		R^2
				$\frac{a \pm SE}{t(p)}$	$\frac{b \pm SE}{t(p)}$	
Зависимость сухого веса кладки от сухого веса самки, мг						
Лебязье	2009	$\frac{0.86 \pm 0.14}{<0.001}$	37.66 <0.001	$\frac{-432 \pm 234}{-1.84 (0.09)}$	$\frac{0.517 \pm 0.084}{6.14 (<0.001)}$	0.74
	2010	$\frac{0.90 \pm 0.07}{<0.001}$	150.81 <0.001	$\frac{-143 \pm 74}{-1.93 (0.06)}$	$\frac{0.360 \pm 0.03}{12.28 (<0.001)}$	0.82
Садок	2010	$\frac{0.93 \pm 0.08}{<0.001}$	129.57 <0.001	$\frac{-734 \pm 167}{-4.39 (<0.001)}$	$\frac{0.514 \pm 0.045}{11.38 (<0.001)}$	0.87
	2011	$\frac{0.97 \pm 0.07}{<0.001}$	205.13 <0.001	$\frac{-192 \pm 72}{-2.65 (0.02)}$	$\frac{0.368 \pm 0.026}{14.32 (<0.001)}$	0.93
Кобблово	2010	$\frac{0.93 \pm 0.09}{<0.001}$	96.85 <0.001	$\frac{-363 \pm 141}{-2.57 (0.02)}$	$\frac{0.459 \pm 0.047}{9.84 (<0.001)}$	0.87
	2011	$\frac{0.93 \pm 0.06}{<0.001}$	225.54 <0.001	$\frac{-164 \pm 64}{-2.25 (0.02)}$	$\frac{0.338 \pm 0.022}{15.01 (<0.001)}$	0.87
Кругленькое	2011	$\frac{0.99 \pm 0.04}{<0.001}$	737.27 <0.001	$\frac{-470 \pm 46}{-10.18 (<0.001)}$	$\frac{0.485 \pm 0.018}{27.16 (<0.001)}$	0.98
Зависимость сухого веса кладки от длины тела самки, мм						
Лебязье	2009	$\frac{0.68 \pm 0.21}{0.007}$	10.32 0.007	$\frac{-2789 \pm 1151}{-2.42 (0.03)}$	$\frac{77.1 \pm 24.0}{3.21 (0.007)}$	0.46
Садок	2010	$\frac{0.51 \pm 0.20}{0.02}$	6.71 0.02	$\frac{-2414 \pm 1371}{-1.76 (0.05)}$	$\frac{72.6 \pm 28.0}{2.59 (0.02)}$	0.26
	2011	$\frac{0.77 \pm 0.16}{<0.001}$	21.96 <0.001	$\frac{-3031 \pm 817}{-3.70 (0.002)}$	$\frac{82.6 \pm 17.6}{4.69 (<0.001)}$	0.59
Кобблово	2011	$\frac{0.59 \pm 0.15}{<0.001}$	15.86 <0.001	$\frac{-909 \pm 407}{-2.54 (0.03)}$	$\frac{33.8 \pm 8.5}{3.98 (<0.001)}$	0.35
Кругленькое	2011	$\frac{0.88 \pm 0.13}{<0.001}$	43.39 <0.001	$\frac{-3737 \pm 680}{-5.49 (<0.001)}$	$\frac{96.4 \pm 14.6}{6.59 (<0.001)}$	0.77

Примечание. Условные обозначения см. табл. 4.

ется линейной функцией ($F_{(1,153)} = 748.43$, $p < 0.00001$, $r = 0.91 \pm 0.03$, $R^2 = 0.83$, коэффициенты уравнения значимы при $p < 0.00001$): сухой вес кладки = $-259.86 \pm 42.3 + 0.40 \pm 0.01 W_{dry\varnothing}$.

Зависимость сухого веса кладки от длины тела самки. Обнаружена заметная положительная корреляция между длиной тела самки и сухим весом кладки. Однако лишь для некоторых популяций получены значимые коэффициенты корреляции, которые варьируют в диапазоне от 0.51 до 0.88 (см. табл. 5). Полученные для таких популяций уравнения линейной регрессии определяют от 26 до 77% дисперсии зависимого признака. У самок, нерестящихся в оз. Садок, не обнаружено значимых различий влияния длины тела на массу половых продуктов в течение двух лет исследования ($t = 0.307$, $df = 34$, $p < 0.90$). При парных сравнениях трех локальных популяций, размножающихся в озёрах Садок, Коблово и Кругленькое в 2011 г., установлены следующие закономерности. Влияние длины тела самок популяции оз. Коблово значимо меньше, чем в популяциях озёр Садок ($t = 2.90$, $df = 44$, $p < 0.01$) и Кругленькое ($t = 4.08$, $df = 42$, $p < 0.001$), тогда как между двумя последними популяциями достоверных различий не обнаружено ($t = 0.616$, $df = 28$, $p < 0.6$). Исходя из значений коэффициентов регрессии следует, что увеличение длины тела самки на 1 мм ведет к формированию дополнительных 73 – 96 мг половых продуктов, лишь на оз. Коблово наблюдается вдвое меньший вклад самок сходного размера в репродукцию – 33.8 мг сухого вещества на 1 мм длины тела. Причем столь низкий уровень, вероятно,

воспроизводится в течение ряда лет. Например, в 2010 г. получены сопоставимые результаты, хотя параметры регрессионного уравнения имеют низкий уровень значимости ($b = 29.0$ мг/мм, $t = 1.44$, $df = 14$, $p = 0.25$). Еще более низкий вклад в репродукцию обнаружен в популяции оз. Лебяжье в 2010 г. (коэффициенты регрессии также очень низок и не значим: $b < 10.0$ мг/мм, $t = 1.20$, $df = 32$, $p = 0.16$). Данные популяции объединяет снижение численности в течение ряда лет из-за нестабильности гидрологического режима нерестовых водоёмов: мелководья обоих озёр, на которых происходит откладка икры, пересыхают в 2008 – 2011 гг., а в 2009 – 2011 гг. оз. Лебяжье пересыхало полностью еще до завершения метаморфоза и выхода сеголеток на сушу. В таких условиях, очевидно, длина тела не может выступать в качестве ведущего фактора в определении вклада самок в репродукцию, а этот вклад в большей степени лимитируется критическими значениями микроклиматических свойств биотопов в пострепродуктивный период.

Зависимость доли икры от сухого веса самки. Обнаружена высокозначимая положительная корреляция между сухим весом самок и долей вещества, которую они выделяли на формирование половых продуктов (табл. 6). Коэффициенты корреляции варьировали от 0.39 до 0.94. Полученные регрессионные модели линейны и определяют от 16 до 88% дисперсии зависимой переменной. Самки, нерестящиеся на различных пойменных озёрах в долине р. Медведица, выделяют на формирование половых продуктов от 2.3 до 8.4% сухого органического веществ

Таблица 6

Зависимость доли сухого веса икры от сухого веса самки *Pelobates fuscus*

Водоём	Год	$r \pm SE$ p	F p	Параметры уравнения регрессии	
				$a \pm SE$ $t(p)$	$b \pm SE$ $t(p)$
Лебяжье	2009	0.84 ± 0.16 <0.001	27.45 <0.001	0.125 ± 0.043 2.92 (0.01)	0.084 ± 0.02 5.24 (<0.001)
	2010	0.39 ± 0.16 <0.02	6.02 <0.02	0.241 ± 0.009 9.92 (<0.001)	0.023 ± 0.01 6.02 (<0.02)
Садок	2010	0.76 ± 0.15 <0.001	26.53 <0.001	0.095 ± 0.041 2.32 (0.03)	0.057 ± 0.011 5.15 (<0.001)
	2011	0.70 ± 0.19 0.002	13.65 0.002	0.221 ± 0.020 10.80 (<0.001)	0.027 ± 0.007 3.69 (0.002)
Коблово	2010	0.68 ± 0.20 0.005	11.59 0.005	0.207 ± 0.039 5.31 (<0.001)	0.044 ± 0.013 3.40 (0.005)
	2011	0.62 ± 0.14 <0.001	19.42 <0.001	0.198 ± 0.017 11.43 (<0.001)	0.026 ± 0.006 4.41 (<0.001)
Кругленькое	2011	0.94 ± 0.10 <0.001	95.19 <0.001	0.142 ± 0.015 9.41 (<0.001)	0.057 ± 0.006 9.76 (<0.001)

Примечание. Условные обозначения см. табл. 4.

ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ САМОК *PELOBATES FUSCUS*

ва на каждый г сухого веса тела. Было проведено парное сравнение коэффициентов регрессии уравнений, полученных в различные годы для популяций, нерестящихся в озёрах Лебяжье и Садок. В этих локальных популяциях обнаружено заметное снижение доли вещества, выделяемого на синтез половых продуктов у одноразмерных особей, что, возможно, связано с увеличением засушливости в годы, предшествующие нересту (Лебяжье, 2009 – 2010 гг.: $t = 3.65$, $df = 43$, $p < 0.001$; Садок, 2010 – 2011 гг.: $t = 2.31$, $df = 33$, $p < 0.05$). Вместе с тем в популяции оз. Коблово отмечен относительно стабильный уровень этого показателя (2010 – 2011 гг.: $t = 1.43$, $df = 43$, $p < 0.2$).

Парное сравнение коэффициентов регрессии уравнений, полученных для самок чесночницы обыкновенной из локальных популяций озёр Лебяжье, Садок, Коблово в 2010 г., не выявило достоверных отличий между ними (с учетом поправки Бонферони при расчете уровня значимости p для трех парных сравнений). В 2011 г. доля половых продуктов в большей степени зависит от веса самки лишь в популяции на оз. Кругленькое, по сравнению с оз. Коблово ($t = 3.26$, $df = 43$, $p < 0.005$). Т.е. доля вещества, выделяемого самкой на формирование половых продуктов, в различных популяциях в течение одного года относительно стабильная величина. Данный показатель синхронно варьирует в различных популяциях лишь в связи с условиями конкретного года, предшествующего нерестовому периоду.

Зависимость веса 1 яйца от сухого веса самки. Сухой вес яиц земноводных косвенно отражает величину стартового запаса питательных

веществ, необходимых для развития. Данный показатель демонстрирует значимую положительную корреляцию с сухим весом самки, которая, впрочем, ниже, чем для других исследованных репродуктивных параметров ($r = 0.37 - 0.69$) (табл. 7). В целом следует отметить, что весовые характеристики самок слабо влияют на вес яиц. Полученные регрессионные уравнения объясняют не более 50% дисперсии зависимой переменной, поэтому не представляется возможным использовать их для количественного описания связи между этими двумя параметрами. Для каждой из трех популяций чесночницы обыкновенной установлено относительно устойчивый уровень влияния веса тела на вес 1 яйца, поскольку при парном сравнении регрессионные коэффициенты уравнений не имеют достоверных отличий. Исключение составляет популяция оз. Коблово, в которой влияние размеров самок на вес яиц значимо снижается ($t = 2.76$, $df = 45$, $p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальная длина самок в популяциях большинства других районов распространения *P. fuscus* превышает соответствующее значения исследованных нами локальные популяции (табл. 8). Меньшие значения максимальных размеров самок чесночницы обыкновенной отмечены только для сопредельной территории в пойме р. Хопёр. Сопоставление средних размеров позволяет обнаружить направленные изменения: большей (в сравнении с нашими данными) длиной тела характеризуются самки западных популяций. Однако при этом широтная регрессия не

Таблица 7

Зависимость сухого веса яйца от сухого веса самки *Pelobates fuscus*

Водоём	Год	$\frac{r \pm SE}{p}$	$\frac{F}{p}$	Параметры уравнения регрессии		R^2
				$\frac{a \pm SE}{t(p)}$	$\frac{b \pm SE}{t(p)}$	
Лебяжье	2009	$\frac{0.58 \pm 0.24}{0.03}$	$\frac{5.98}{0.03}$	$\frac{0.571 \pm 0.206}{2.77 (0.02)}$	$\frac{0.181 \pm 0.074}{2.44 (0.03)}$	0.33
	2010	$\frac{0.60 \pm 0.15}{<0.001}$	$\frac{15.37}{<0.001}$	$\frac{0.627 \pm 0.076}{8.25 (<0.001)}$	$\frac{0.115 \pm 0.029}{3.92 (<0.001)}$	0.35
Садок	2010	$\frac{0.61 \pm 0.18}{0.003}$	$\frac{11.13}{0.003}$	$\frac{-0.019 \pm 0.28}{-0.07 (0.94)}$	$\frac{0.249 \pm 0.075}{3.34 (0.003)}$	0.37
	2011	$\frac{0.69 \pm 0.19}{0.002}$	$\frac{13.43}{0.002}$	$\frac{0.485 \pm 0.093}{5.20 (<0.001)}$	$\frac{0.122 \pm 0.033}{3.66 (0.002)}$	0.47
Коблово	2010	$\frac{0.68 \pm 0.20}{0.004}$	$\frac{11.90}{0.004}$	$\frac{0.474 \pm 0.170}{2.79 (0.01)}$	$\frac{0.194 \pm 0.056}{3.45 (0.004)}$	0.46
	2011	$\frac{0.37 \pm 0.17}{0.03}$	$\frac{4.89}{0.03}$	$\frac{0.681 \pm 0.067}{10.16 (<0.001)}$	$\frac{0.052 \pm 0.023}{2.21 (0.03)}$	0.14

Примечание. Условные обозначения см. табл. 4.

проявляется, так как изучаемые популяции достоверно не отличаются по данному линейному признаку от поселений *P. fuscus* из Австрии, Тамбовской области, саратовского Заволжья. Необходимо также отметить, что в ряде случаев были измерены фиксированные *P. fuscus*, размеры которых при хранении несколько уменьшаются (Lee, 1982).

В целом в популяциях юго-восточной части европейской части России самки *P. fuscus*, принимающие участие в размножении, значительно меньше, чем в Западной и Восточной Европе, как по размерным, так и по весовым показателям (см. табл. 8). Возможно, с этим связано заметное уменьшение плодовитости самок в направлении с северо-запада Европы на юго-восток ($r = -0.90, p = 0.03$).

В восточно-европейских популяциях *P. fuscus* отмечается значимо меньшее количество яиц в кладке по сравнению с западно-европейскими. Так, в результате сравнения величины кладки у самок из Дании с таковыми на юго-востоке ареала (Тамбовская и Саратовская области) обнаружено снижение плодовитости более, чем в 1.5 раза (сравнение с одиночной средней по *t*-кри-

терию Стьюдента, $t = 29.55, df = 153, p < 0.001$). Однако, несмотря на большую плодовитость, вклад самок в размножение в популяциях северо-западной части ареала значительно ниже (см. табл. 8).

Масса половых продуктов в восточных популяциях в среднем в 3 раза выше, чем в западных: 30.7% – по нашим данным в Саратовской области против 10.2% (Hels, 2002: Дания) ($\chi^2 = 19.18, df = 1, p < 0.001$). Кроме того, на единицу массы на западе самки образуют значительно большее количество относительно мелких яиц (336 яиц/г в Дании (Hels, 2002) против 86 яиц/г живого веса в Саратовской области). Подобные соотношения, возможно, обусловлены не столько различиями в размерно-весовых характеристиках самок, сколько другими, в том числе погодно-климатическими факторами среды.

При сравнении плодовитости самок из саратовского Правобережья с таковыми из Тамбовской области (Лада, 1994) обнаружены значимые отличия ($t = 12.53, df = 153, p < 0.001$) (см. табл. 8). Они также могут быть вызваны погодно-климатическими условиями летнего периода в 2009 – 2010 гг., в частности аномальными за-

Таблица 8

Размерно-весовые репродуктивные характеристики самок *Pelobates fuscus* в различных частях ареала

Регион	N, экз.	Длина, мм	Масса тела, г	Величина кладки, шт.	Источник
Дания	8	–	–	$\frac{1762 \pm 364}{910-1819}$	Hels, 2002
Франция	?	53.9	–	–	Eggert, 2000
Германия	295	40–64	10–36	–	Schonert, 2008
Германия	37	52.5	26.5	–	Nöllert, Günther, 1996
Германия	289	49.7	32	–	Tobias, 2000
Австрия	199	45.0±6.3	18.6±5.5	–	Wiener, 1997
Хорватия	28	$\frac{54.0 \pm 4.4}{47.1-62.1}$	$\frac{19.1 \pm 5.8}{8.9-32.5}$	–	Rot-Nikcevic et al., 2001
Румыния (запад)	15	64.1±5.7	32.3±7.5	–	Székely, Nemes, 2002
Румыния (восток)	7	$\frac{58.4 \pm 1.2}{57.5-63.0}$	$\frac{27.9 \pm 3.8}{25.2-38.5}$	–	Nicoara A., Nicoara M., 2008
Беларусь	?	–	–	$\frac{1650}{1250-3100}$	Drobenkov et al., 2005
Украина, Карпаты	18	$\frac{57.4 \pm 1.4}{46.0-69.7}$	–	1200–3200	Щербак, Щербань, 1980
Украина, Днепропетровская область	?	$\frac{53.3 \pm 0.4}{49.5-61.2}$	$\frac{10.5 \pm 1.2}{9.3-12.6}$	1920–2070	Марченковская, 2005
Россия, Тамбовская область	32	$\frac{48.8 \pm 1.08}{41.0-62.0}$	$\frac{10.7 \pm 0.6}{5.6-18.5}$	$\frac{1292 \pm 325}{693-2174}$	Лада, 1994
Россия, Саратовская область, Ардакский район (пойма р. Хопёр)	36	$\frac{40.4 \pm 5.5}{34.1-52.5}$	–	–	Наши данные
Россия, Саратовская область, Лысогорский район (пойма р. Медведица)	170	$\frac{47.3 \pm 3.1}{39.7-54.8}$	$\frac{11.0 \pm 2.5}{5.4-19.3}$	$\frac{946 \pm 342}{366-2308}$	
Россия, Саратовская область, Краснокутский район (пойма р. Еруслан)	9	$\frac{45.1 \pm 8.1}{36.6-59.2}$	–	–	

сухами. Однако влияние погодно-климатических факторов на репродуктивные характеристики самок *P. fuscus* требует дополнительного исследования.

Положительная корреляция между размером тела самок некоторых видов земноводных и величиной кладки была ранее установлена многими исследователями (Salthe, Duellman, 1973; Crump, 1974; Duellman, 1989; Tejedo, 1992; Gilbert et al., 1994; Lang, 1995; Perotti, 1997; Jaafar et al., 1999; Kusano, Hayashi, 2002; Camargo et al., 2005; Prado, Haddad, 2005; Gunzburger, 2006 и др.). Во всех исследованных локальных популяциях *P. fuscus* в долине р. Медведица также выявлена высокозначимая положительная корреляция между размерами тела самок и репродуктивными показателями, т.е. в процессе роста самок с увеличением их возраста также увеличивается вклад вещества в репродукцию.

В условиях севера Нижнего Поволжья размерно-весовые характеристики в наибольшей степени влияют на количество яиц в кладке и на массу половых продуктов, причем эта тенденция прослеживается во всех размерно-весовых группах самок. Подобные закономерности в меньшей степени характерны для западных популяций *P. fuscus*, в которых увеличение количества яиц в кладке наблюдается только до определенного возраста. По данным Т. Хелс (Hels, 2002) плодовитость самок этого вида достигает максимальных значений в пятилетнем возрасте, а далее рост этого показателя прекращается или он незначителен.

Таким образом, по результатам анализа четырех локальных популяций *P. fuscus* из долины р. Медведица установлены существенные различия в основных репродуктивных показателях самок, использующих для нереста различные озёра. Для всех исследованных популяций отмечено большее влияние весовых параметров по сравнению с длиной тела самки. Кроме того, для основных репродуктивных показателей (величина кладки, масса половых продуктов и доля их от массы самки) обнаружены заметные межгодовые и межпопуляционные различия.

Очевидно, что репродуктивные показатели самок *P. fuscus* определяются не только размерно-весовыми характеристиками особей, но и погодно-климатическими факторами года, предшествующего нересту. Однако выявление количественных аспектов такого влияния требуют специального исследования.

Во всех исследованных популяциях *P. fuscus* обнаруженные регрессионные зависимости между весом самок и величиной кладки, а также между весом самок и массой половых продуктов высокозначимы. В дальнейшем они будут использованы для долговременного мониторинга возможностей воспроизводства популяций данного вида и для исследования субсидирования экосистем нерестовых водоёмов, возникающего при внесении вещества в эти водоёмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаранин В. И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука. 176 с.
- Гланц С. 1998. Медико-биологическая статистика / пер. с англ. М. : Практика. 459 с.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2010. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы // Совр. герпетология. Т. 10, вып. 3/4. С. 101 – 108.
- 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.
- Кузьмин С. Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М. : Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Лада Г. А. 1994. К биологии обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Центральном Черноземье России // Флора и фауна Черноземья. Тамбов : Изд-во Тамбов. гос. пед. ин-та. С. 74 – 83.
- Марченковская А. А. 2005. Влияние гидросооружений на состояние популяций наземных видов бесхвостых амфибий // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. Т. 13, № 2. С. 118 – 124.
- Орлов А. И. 2004. Прикладная статистика. М. : Экзамен. 656 с.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев : Наук. думка. 268 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., Завьялов Е. В. 2007. Сезонная изменчивость пищевого рациона обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на севере Нижнего Поволжья // Совр. герпетология. 2007. Т. 7, вып. 1/2. С. 117 – 123.
- Camargo A., Naya D. E., Canavero A., da Rosa I., Maneyro R. 2005. Seasonal activity and the body size-fecundity relationships in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay // Ann. Zool. Fennici. Vol. 42. P. 513 – 521.
- Crump M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community // Miscellaneous Publication

of the Museum of Natural History University of Kansas, Lawrence. Vol. 61. P. 1 – 68.

Drobenkov S. M., Novitsky R. V., Kosova L. V., Ryzhevich K. K., Pikulik M. M. 2005. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. Vol. 10. The Amphibians of Belarus. Sofia ; Moscow : Pensoft. 168 p.

Duellman W. E. 1989. Alternative life-history styles in anuran amphibians : evolutionary and ecological implications // Alternative life-history styles of animals. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers. P. 101 – 126.

Duellman W. E., Trueb L. 1994. Biology of amphibians. Baltimore, Maryland : Johns Hopkins University Press. 670 p.

Džukić G., Beškov V., Sidorovska V., Cogălniceanu D., Kalezić L.M. 2005. Historical and contemporary ranges of the spadefoot toads *Pelobates* spp. (Amphibia: Anura) in the Balkan Peninsula // Acta Zoologica Cra-coviensia. Vol. 48A, iss. 1 – 2. P. 1 – 9.

Eggert C. 2000. Le déclin du Pélobate brun (*Pelobates fuscus*, amphibien anoure) : Apport de la phylogénie moléculaire et de la dynamique de population à sa compréhension. Implications pour sa conservation. Thèse de doctorat, Université de Savoie. 186 p.

Eggert C., Cogălniceanu D., Veith M., Džukic G. 2006. The declining spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) : paleo and recent environmental changes as a major influence on current population structure and status // Conservation Genetics. Vol. 7. P. 185 – 195.

Gilbert M., Leclaire R. Jr., Fortin R. 1994. Reproduction of the northern leopard frog *Rana pipiens* in floodplain habitat in the Richelieu River, P. Quebec, Canada // J. Herpetol. Vol. 28. P. 465 – 470.

Gunzburger M. S. 2006. Reproductive ecology of the green treefrog (*Hyla cinerea*) in Northern Florida // Amer. Midl. Nat. Vol. 155. P. 321 – 328.

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

Jaafar I. F., Ismail A., Kurais A.-R. 1999. Correlation of reproductive parameters of two tropical frogs from Malaysia // Asiatic Herpetological Research. Vol. 8. P. 48 – 52.

Kusano T., Hayashi T. 2002. Female size-specific clutch parameters of two closely related stream-breeding frogs, *Rana sakuraii* and *R. tagoi tagoi* : female size independent and size dependent egg sizes // Current Herpetology. Vol. 21. P. 75 – 86.

Lang C. 1995. Size-fecundity relationships among stream-breeding hylid frogs // Herpetological Natural History. Vol. 3. P. 193 – 197.

Lee J. C. 1982. Accuracy and precision in anuran morphometrics : artifacts of preservation // Syst. Zool. Vol. 31, № 3. P. 266 – 281.

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. 61 – 69.

Nöllert A., Günther R. 1996. Die Knoblauchkröte // Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Jena : Gustav Fischer Verlag. S. 252 – 274.

Perotti M. G. 1997. Reproductive modes and quantitative reproductive parameters of an anuran assemblage from the semiarid Chaco, Salta, Argentina // Revista Chilena de Historia Natural. Vol. 70. P. 277 – 288.

Prado C. P. A., Haddad C. F. B. 2005. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brasil // Herpetological J. Vol. 15. P. 181 – 189.

Rot-Nikcevic I., Sidorovska V., Džukic G., Kalezić M. 2001. Sexual size dimorphism and life history traits of two european spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry // Annales Istr. Med. Studies. Vol. 23. P. 107 – 120.

Salthe S. N., Duellman W. E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans // Evolutionary biology of the Anurans : contemporary research on major problems. Missouri : Univ. Missouri Press. P. 229 – 249.

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

Székely P., Nemes S. 2002. Sex ratio and sexual dimorphism in a population of *Pelobates fuscus* from Transylvania, Romania // Zeitschrift für Feldherpetologie. Bd. 9. S. 211 – 216.

Tejedo M. 1992. Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toad *Bufo calamita* // J. of Zool. Vol. 228. P. 545 – 555.

Tobias M. 2000. Zur Populationsökologie von Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) aus unterschiedlichen Agrarökosystemen : Dissertation. Universität Carolo-Wilhelmina. 149 p.

Wiener K. 1997. Struktur und Dynamik einer Knoblauchkrötenpopulation (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti 1768) nördlich von Wien – ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989 bis 1995 // Populationsbiologie von Amphibien : Eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel. Stapfia. P. 165 – 181.

REPRODUCTIVE PARAMETERS OF FEMALES *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768)
AS FUNCTIONS OF SIZE AND WEIGHT CHARACTERISTICS

M. V. Yermokhin ¹ and V. G. Tabachishin ²

¹ Chernyshevsky Saratov State University
33 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia

² Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya Str., Saratov 410028, Russia

On the basis of our 2009 – 2011 field surveys of four local populations of *Pelobates fuscus* in spawning lakes in the Medveditsa river valley (Saratov region), the body length and weight of breeding females were found to vary from 39.7 to 54.8 mm and from 5.3 to 19.3 g, respectively. The females spawning in the waterbodies of the riverain part of the floodplane were bigger than those in waterbodies distant from the riverain part. The clutch size was from 366 to 2308 eggs (946 as mean). Significant differences in main reproductive parameters of females using different lakes for spawning were established. Strong influence of the female body weight (in comparison with body length) on reproductive parameters is shown. Appreciable interannual and interpopulational differences in clutch size, clutch weight, and the fraction of these products of the female weight were revealed. Regression models to relate reproductive parameters with the female body length and weight have been obtained. These equations can be used to estimate the weight of clutches and fertility by means of noninvasive techniques at monitoring of this species and forecasting of its population status.

Key words: *Pelobates fuscus*, clutch size, clutch weight, egg weight.