

На правах рукописи



ИВАНОВ ГЛЕБ АЛЕКСЕЕВИЧ

**РЕПРОДУКТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ
В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦЫ (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Специальность:

03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Тольятти – 2017

Работа выполнена на кафедре морфологии и экологии животных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского»

**Научный
руководитель:**

Ермохин Михаил Валентинович

кандидат биологических наук, доцент кафедры морфологии и экологии животных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского» (г. Саратов)

**Официальные
оппоненты:**

Ручин Александр Борисович

доктор биологических наук, доцент, директор Федерального государственного бюджетного учреждения «Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича» (Республика Мордовия, п. Пушта)

Башинский Иван Викторович

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук» (г. Москва)

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «**Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова**» (г. Москва)

Защита диссертации состоится **8 декабря 2017 года в 15³⁰** часов на заседании диссертационного совета Д.002.251.02 при Институте экологии Волжского бассейна Российской академии наук по адресу: 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10. Тел. 8(8482)48-99-77; e-mail: ievbras2005@mail.ru

Диссертационный совет Д.002.251.02:

тел.: 8(8482)48-91-69; e-mail: dissovetievb@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ИЭВБ РАН, в сети Интернет на сайте ИЭВБ РАН по адресу: <http://www.ievbras.ru> и на сайте ВАК РФ <http://www.vak.ed.gov.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



А.Л. Маленёв

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Анализ особенностей репродуктивной экологии бесхвостых амфибий необходим для понимания современного состояния и прогнозирования перспектив их популяций. Исследование данных аспектов представляется важным, поскольку бесхвостые амфибии наиболее уязвимы к трансформации климата (Alford, 2010). Со второй половины XX и в начале XXI вв. наблюдаются существенные отрицательные изменения состояния их популяций, в том числе у широко распространенных и массовых видов (Stuart et al., 2004; Reading, 2007).

В условиях глобального потепления происходит аридизация климата Нижнего Поволжья (Левицкая и др., 2009), которая привела к нестабильности гидрологического режима нерестовых водоёмов амфибий в долинах рек (Ермохин и др., 2012), и в ближайшее время может определить нарушение их воспроизводства с последующей деградацией популяций. Репродуктивные характеристики бесхвостых амфибий варьируют в пределах ареала и могут определяться как размерно-весовыми особенностями самок, так и особенностями среды обитания (Reading, 2007). Выявление количественных закономерностей формирования плодовитости амфибий позволит использовать их для прогнозирования способности популяций к самовоспроизведению. Поэтому изучение репродуктивной экологии (временные закономерности нерестовых миграций, условия зимовки, размерная и половая структура популяций, репродуктивные характеристики самок и т.д.) бесхвостых амфибий представляется в современных условиях актуальным и необходимым для разработки принципов сохранения их популяций.

К числу массовых видов бесхвостых амфибий в долинах рек бассейна Дона относятся жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina*), чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*) и лягушка озёрная (*Pelophylax ridibundus*) (Шляхтин и др., 2005). Репродуктивные характеристики этих видов исследованы во многих частях ареала (Белова, 1959; Аврамова и др., 1976; Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009; Антонюк, Панченко, 2014; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990; Rafińska, 1991; Cogălniceanu, Miaud, 2004). На территории долин левобережных притоков Дона подобные аспекты биологии исследованы крайне недостаточно. Поэтому определение количественных параметров связи числа яиц и веса половых продуктов с длиной и весом тела самок этих видов амфибий представляется актуальной задачей, решение которой позволит перейти к формированию фундаментальных представлений о роли этих животных в переносе вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.

Цель работы – изучение временных и количественных характеристик процесса репродукции в популяциях трёх видов бесхвостых амфибий (жерлянки краснобрюхой, чесночницы обыкновенной и лягушки озёрной) в условиях долины р. Медведица.

Основные задачи:

1. Установить особенности фенологии нерестовых миграций модельных видов бесхвостых амфибий (выявить пороговые значения температуры среды, даты их наступления, соответствующие началу, кульминации и окончанию явления) и провести сравнительный анализ их фенологических фаз.

2. Оценить трансформацию основных параметров зимовки на примере *P. fuscus* (даты начала, окончания и продолжительности зимовки, фазы предзимовочной эстивации, глубины размещения в почвенном профиле) в условиях изменения климата на севере Нижнего Поволжья.

3. Выявить особенности и временную динамику размерной и половой структуры популяций бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций.

4. Количественно оценить уровень точности определения плодовитости самок бесхвостых амфибий методом подсчета выборки яиц на примере чесночницы обыкновенной.

5. Определить ключевые репродуктивные характеристики самок, а также количественную зависимость числа яиц и веса половых продуктов в период прибытия в нерестовые водоёмы от размерных и весовых характеристик.

Защищаемые положения:

1. Дата начала миграций видов бесхвостых амфибий определяется особенностями хода температуры в течение конкретного года, а последовательность их прибытия в нерестовые водоёмы – критической температурой воды, специфической для каждого вида.

2. Бóльшая часть сокращения продолжительности зимовки *P. fuscus* произошла во второй половине XX в. и обусловлена в основном смещением на более ранние сроки начала нерестовых миграций.

3. На фоне потепления климата в популяциях *P. fuscus* происходит увеличение доли самок, сокращение числа яиц в овариях и веса половых продуктов, а у *P. ridibundus* – половая структура остается стабильной с преобладанием самцов в популяциях при сохранении уровня репродуктивных характеристик самок.

4. Частичный подсчет яиц в овариях позволяет формировать представления об уровне плодовитости самок бесхвостых амфибий со «взрывным» типом нереста (explosive breeders) при высоком уровне точности результатов.

Научная новизна. Выявлены региональные особенности и уточнены температурные параметры, характеризующие условия нерестовых миграций массовых видов бесхвостых амфибий. Установлена последовательность нерестовых миграций видов в пойменных экосистемах р. Медведица. Определена критическая температура начала нерестовых миграций *P. fuscus*, существенно отличающаяся от ранее установленных значений. Впервые показаны закономерности трансформации параметров зимовки *P. fuscus* и дан прогноз деградации этой фазы годового цикла вида за счет более раннего начала нерестовых миграций в весенний период. Показаны основные тенденции изменения размерной и половой структуры популяций массовых видов бесхвостых амфибий. Впервые проанализированы репродуктивные характеристики самок трёх видов бесхвостых амфибий в условиях севера Нижнего Поволжья. Определен вклад

размерно-весовых факторов в формирование репродуктивных характеристик бесхвостых амфибий исследованных видов. Впервые количественно обоснован уровень точности определения плодовитости самок амфибий со «взрывным» типом нереста на примере *P. fuscus*. Предлагаемая методика позволяет существенно снизить исследовательское усилие при сохранении приемлемого для экологических исследований уровня точности результатов.

Теоретическая и практическая значимость.

Полученные результаты вносят вклад в понимание временных закономерностей нерестовых миграций бесхвостых амфибий, позволяют прогнозировать последовательность наступления основных фенологических фаз данного явления. Результаты исследования показывают вековые тренды изменения параметров зимовки *P. fuscus*. Проанализирована размерная и половая структура популяций трех видов бесхвостых амфибий, показаны тенденции их изменения. Установлены основные репродуктивные характеристики самок этих видов (число яиц в кладке, вес половых продуктов и его доля от веса тела) и оценен вклад размерно-весовых и некоторых биологических особенностей в их формирование. Определены минимальные размерно-весовые характеристики самок, при достижении которых возможно начало синтеза половых продуктов. Оптимизированная методика определения плодовитости, основанная на частичном подсчете яиц, может быть применена к видам со «взрывным» типом нереста (чесночницы, жабы, бурые лягушки и т.п.) для снижения исследовательского усилия для установления этой характеристики при сохранении приемлемого уровня точности результатов. Полученные данные могут быть использованы в ВУЗах при чтении курсов «Герпетология», «Популяционная экология», «Экология», а также при ведении Большого практикума.

Личный вклад автора. Автор лично принимал участие в постановке цели и формулировании задач исследования, в сборе полевого материала, выборе и реализации методик его камеральной и статистической обработки, а также в обсуждении полученных результатов. Доля личного участия автора в сборе материала, его обработке и подготовке текстов публикаций пропорциональна числу соавторов и составляет от 30 до 100%.

Аппробация работы и публикации.

Основные результаты диссертационного исследования были доложены на четырёх всероссийских и международных конференциях, в том числе на 3-й Международной научной конференции «Проблемы изучения краевых структур биоценозов», (Саратов, СГУ, ИПЭЭ РАН, 2012 г.), VI и VII Региональных научных конференциях «Исследования молодых ученых в биологии и экологии» (Саратов, СГУ, 2014 г., 2015 г.), Международной конференции «Современные проблемы эволюции и экологии. Любимцевские чтения – 2015. (Ульяновск, УлГПУ, 2015 г.).

Основные положения исследования отражены в 14 печатных работах, включая 10 статей в журналах, рекомендованных перечнем ВАК МОН РФ.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 171 страницах и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 279 литературных источников (в том числе 210 на иностранных языках). Текст диссертации включает 39 таблиц и иллюстрирован 12 рисунками.

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

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Глава 1. РЕПРОДУКТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ (обзор литературы)

Проанализирована степень выраженности и распространение полового диморфизма у бесхвостых амфибий (Shine, 1979). Обсуждаются факторы, оказывающие влияние на количественные особенности различий самцов и самок по размерно-весовым характеристикам (Monnet, Cherry, 2002). Показана роль длины и веса тела в формировании плодовитости, среднего веса яйца и доли половых продуктов от веса самок (Reading, 2009; Hartmann et al., 2010; Lidtke et al., 2014). Рассмотрено влияние экологических (трофических условий) и метеорологических факторов (температура в период активности и зимовки) в течение года, предшествовавшего нересту на эти характеристики (Lardner, Loman, 2003). Представлен обзор экологических факторов существенных в течение годового цикла бесхвостых амфибий и наиболее трансформированных при глобальном потеплении климата (Blaustein et al., 2004; Alford, 2010; Vasseur et al., 2014).

Глава 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве модельных водоёмов были использованы четыре озера, расположенных в пойме р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области): Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.), Садок (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.) и Черепашье (51°21'52" с. ш., 44°49'05" в. д.).

Бесхвостых амфибий отлавливали в последней декаде марта – мае 2009 – 2015 гг. методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами. Для каждого вида определяли дату начала миграции, ее кульминации и окончания. Температуру воздуха измеряли с точностью до 0.1°C логгерами DT-172, а температуру воды и почвы – с точностью до 0.5°C термохронами iButton DS1921-F5. Устанавливали минимальную и максимальную температуру воды и воздуха в дни начала, кульминации, окончания миграции, среднесуточную температуру.

Анализировали: даты прекращения наземной активности *P. fuscus*, наступления состояния оцепенения в зимовальных камерах (дата начала зимовки: H_1) и начала нерестовых миграций (прекращение зимовки: H_2), а также продолжительность зимовки (H , сут.), фазы предзимовочной эстивации (E , сут.) и глубину залегания зимующих особей в почвенном профиле (S , см).

Для определения возможности наземной активности особей в конкретные дни и даты ее прекращения использованы оригинальные данные о состоянии погоды (минимальная температура и минимальная относительная влажность воздуха), полученные на исследуемых участках и ретроспективные данные метеостанции Октябрьский городок (WMO 34163) с 1892 по 2005 г. из архива погоды (Среднегодовая средняя..., 2005), с 2006 по 2008 г. – из архива погоды (Архив погоды..., 2014), с 2009 по 2014 г. использованы оригинальные данные.

Глубина залегания особей в почвенном профиле (S , см) была определена как наибольшая глубина в течение зимовки *P. fuscus*, на которой температура почвы составляла 3.5°C. В 2013–2014 гг. она была установлена по данным сезонной динамики температуры с ноября по май на глубине 1.5, 2.0 и 2.5 м. Для периода с 1963 по 2012 гг. использованы ретроспективные посуточные данные о динамике температуры в почвенном профиле (на глубине 2, 5, 10, 15, 20, 40, 60, 80, 120, 160, 240 и 320 см) по результатам измерений на метеостанции Октябрьский городок (WMO 34163) (Температура почвы..., 2014).

Длину тела (SVL) измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес самок определяли на электронных весах KERN CM60-2N с точностью до 0.01 г. Для анализа размерно-весовой и половой структуры популяций использовано 5195 экз. *P. fuscus*, 433 – *P. ridibundus* и 468 – *B. bombina*. Рассчитывали индекс полового диморфизма (Lovich, Gibbons, 1992).

Самок *P. fuscus* для исследования ($N = 32$ экз.) методом частичного подсчета яиц отбирали рандомизированно с использованием генератора случайных чисел (алгоритм ANSI, пакет программ Attestat 12.5). Для определения плодовитости извлекали оварии, в которых подсчитывали полное количество яиц. Данное значение принимали за контрольное (N_k , шт.), а затем сопоставляли с расчетным, полученным на основании среднего сухого веса яиц ($N_{расч}$, шт.). Пробы для получения значений числа яиц отбирали, разделяя массу яиц на фрагменты, увеличивающиеся по числу яиц: 25, 50, 75, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400 и 450 яиц (до полного исчерпания).

Пробы высушивали до постоянного веса при температуре 90 °C и взвешивали на электронных весах с точностью до 0.01 мг. Средний сухой вес одного яйца устанавливали как отношение веса пробы к числу яиц в ней, а число яиц в кладке – как отношение сухого веса всей массы яиц в яичниках к сухому весу одного яйца. В качестве меры сходимости $N_{расч}$ и N_k использовали относительную погрешность расчета (δ_N , %):

$$\delta_n = \frac{N_{расч} - N_k}{N_k} \cdot 100,$$

где $N_{расч}$ – расчетное значение числа яиц в кладке; N_k – число яиц в кладке, полученное путем их полного подсчета (контрольное).

Репродуктивные характеристики самок амфибий определяли в период нерестовых миграций в первой декаде апреля – второй декаде мая 2013 – 2015 гг. Сухой вес самок (W_{dry}) и половых продуктов устанавливали по стандартной методике (высушивание до постоянного веса при температуре 90 °C в сушильном шкафу с последующим взвешиванием на электронных весах KERN ABT 120-5DM с точностью до 0.1 мг). Долю половых продуктов от веса самки рас-

считывали как отношение веса половых продуктов к весу самки с половыми продуктами (сухой вес). Сухой вес одного яйца определяли, отделяя фрагмент кладки (50 – 100 яиц), подсчитывая число яиц в нем, высушивая до достижения 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. Было исследовано 107 самок *B. bombina*, 71 – *P. ridibundus* и 1084 – *P. fuscus*.

Статистическая обработка выполнена с использованием описательной статистики; сравнение выборок проводили с применением ряда параметрических и непараметрических критериев. Различия признавали значимыми при $P < 0.05$. Кроме того, были использованы однофакторный дисперсионный (one-way ANOVA), корреляционный, регрессионный, ковариационный (ANCOVA), факторный и вейвлет анализ. При обработке материала применяли пакеты программ Statistica 6.0, MS Office Excel (модуль AtteStat 12.5) и PAST 2.17.

ГЛАВА 3. ФЕНОЛОГИЯ ЗИМОВКИ И НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Все зимующие особи *P. fuscus* располагались в профиле песчаного грунта ниже уровня его промерзания. В течение предыдущих лет (2009 – 2012 гг.) эта характеристика составлял в среднем 60 – 80 см (в малоснежные годы до 100 см) (Информационное..., 2012). Переход амфибий к состоянию зимовки определяется, как известно, температурным режимом. Ранее в пределах ареала вида уже было показано пороговое значение температуры, характерное для перехода *P. fuscus* к зимовке, составляющее $+9^{\circ}\text{C}$ (Гаранин, 1977; Кузьмин, 1999; Писанец, 2007). Устойчивый переход средней ночной температуры воздуха через $+9^{\circ}\text{C}$ в 2012 г. наблюдался в середине второй декады октября. В это время (в конце октября – начале ноября) *P. fuscus* обычно размещались несколько ниже глубины, характерной для состояния дневного покоя в период их активности с конца апреля по октябрь. Так, 4 ноября 2012 г. обнаруженные особи находились на глубине 40 – 70 см. Сеголетки располагались значительно ближе к поверхности почвы, чем половозрелые особи, которые достигали горизонта почвенного профиля, где, очевидно, будет проходить их зимовка (80 – 105 см).

Второе пороговое значение температуры, характеризующее условия зимовки *P. fuscus*, составляет $+3.5^{\circ}\text{C}$ (такая температура обычно регистрируется в горизонтах почвы, в которых размещается большая часть популяции). Устойчивый переход средней ночной температуры воздуха через это значение наблюдался в первой декаде ноября 2012 г. При понижении температуры воздуха зона с температурой грунта менее $+3.5^{\circ}\text{C}$ смещается в глубину почвы, а следом за ней перемещаются закапывающиеся *P. fuscus*. Особи вида располагались в зимовальных камерах с температурой грунта $1-6.8^{\circ}\text{C}$ (в среднем $3.5-4^{\circ}\text{C}$).

Продолжительность зимовки P. fuscus на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г. (табл. 1) варьировала от 144 до 211 сут. (в среднем 179 ± 14 сут. без учета предзимовочной эстивации). Анализ линейного тренда,

значимого для данных, полученных методом скользящей средней за 30 лет, предшествовавших данному году, показал, что темпы сокращения периода зимовки соответствуют 11 сут. за 100 лет.

Дата начала зимовки. Зимовка *P. fuscus* в течение анализируемого периода наступала в среднем 2 октября (варьировала от 18 августа – в 1938 г. до 27 октября в 1905 г.). В целом за последние 120 лет отмечено относительно небольшое смещение этой даты на более ранние сроки (около 5–6 сут.). Сравнительный анализ векового тренда и трансформации данного показателя в течение последнего десятилетия показал резкое увеличение скорости его изменения более чем в 20 раз (с 3 сут. до 61 дня/100 лет).

Дата окончания зимовки. Зимовка *P. fuscus* в период с 1892 по 2014 г. завершалась (начиналась миграция в нерестовые водоёмы) в среднем 17 апреля (наиболее раннее окончание – 29 марта 2007 г., наиболее позднее – 9 мая 2008 г.). Размах варьирования даты окончания зимовки увеличился в период с 1982 по 2014 г. и составил 41 сут., тогда как за предыдущее столетие (1892 – 1981 гг.) он варьировал в ограниченных пределах 25 – 29 сут. (см. табл. 1).

Таблица 1

Характеристика особенностей зимовки *P. fuscus* в течение четырех интервалов времени в период с 1892 по 2014 г.

Интервалы времени	Параметры зимовки				
	<i>H</i> , сут.	<i>E</i> , сут.	<i>H</i> ₁ (даты)	<i>H</i> ₂ (даты)	<i>S</i> , см
1892–1921	<u>184</u> 157–210	<u>14</u> 6–45	<u>3.10</u> 15.09–27.10	<u>24.04</u> 10.04–5.05	–
1922–1951	<u>185</u> 155–209	<u>14</u> 3–86	<u>2.10</u> 18.08–20.10	<u>24.04</u> 6.04–5.05	–
1952–1981	<u>178</u> 150–202	<u>11</u> 6–43	<u>8.10</u> 11.09–25.10	<u>18.04</u> 5.04–3.05	<u>238±13</u> 120–310
1982–2014	<u>173</u> 144–211	<u>13</u> 6–53	<u>7.10</u> 17.09–25.10	<u>17.04</u> 29.03–9.05	<u>174±11</u> 80–280
в том числе					
1982–2001	<u>176</u> 144–211	<u>17</u> 8–42	<u>5.10</u> 20.09–21.10	<u>18.04</u> 30.03–5.05	<u>189±15</u> 100–280
2002–2014	<u>166</u> 146–190	<u>13</u> 6–53	<u>15.10</u> 28.09–25.10	<u>17.04</u> 29.03–9.05	<u>150±15</u> 80–260

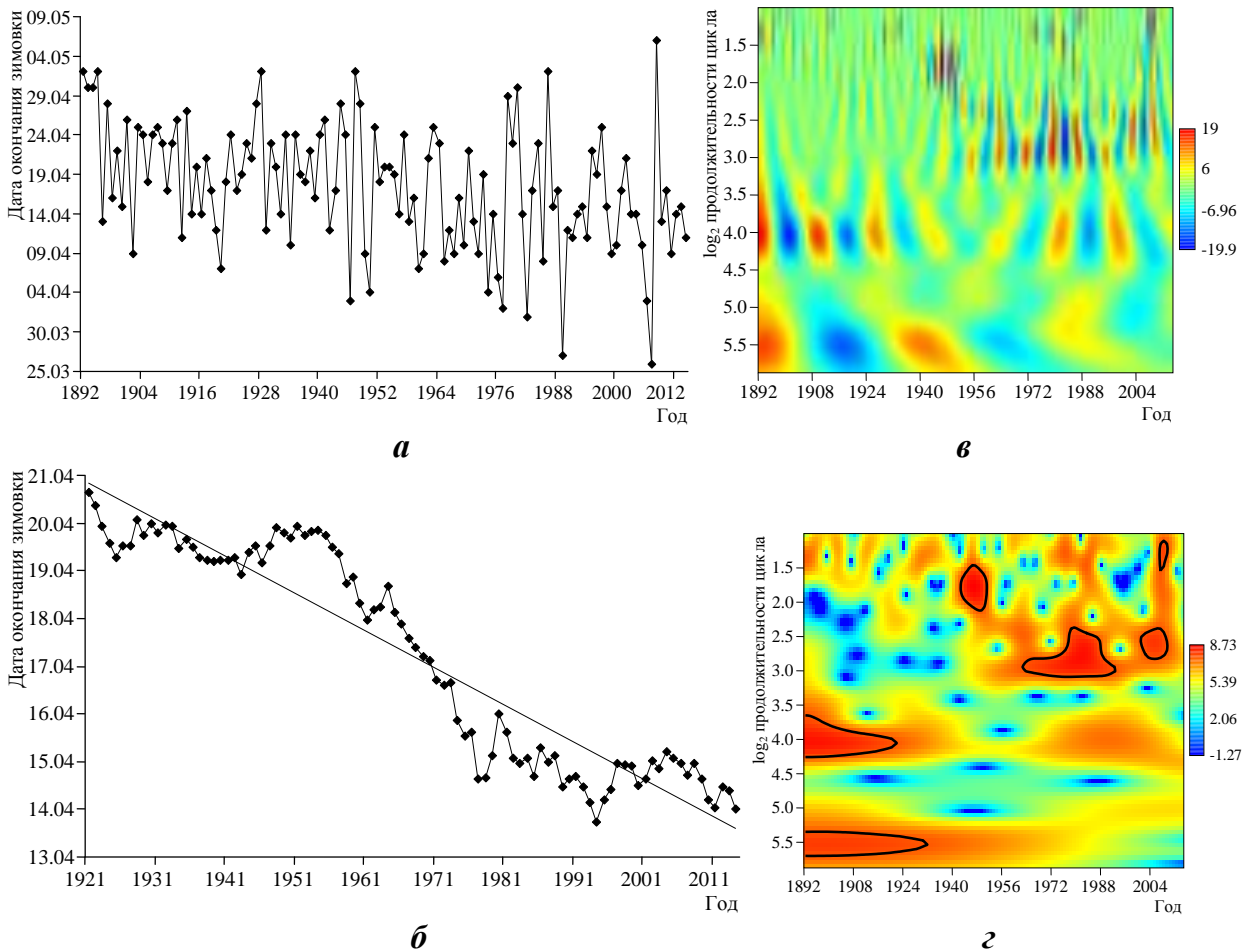
Примечание. В числителе – медиана (для *H*, *E*, *H*₁, *H*₂) или средняя арифметическая (для *S*), в знаменателе – размах варьирования (*min* – *max*).

Для этой характеристики установлен наиболее существенный фенологический сдвиг (по сравнению с датой начала зимовки), который составил в среднем 7 сут. (рисунок). Анализ векового тренда даты окончания зимовки показал, что скорость её изменения соответствует 8 сут./100 лет, причем она незначительно изменяется в течение последнего десятилетия и достигает 9 сут./100 лет.

Глубина залегания в почвенном профиле. Зимовка *P. fuscus* обычно регистрируется в горизонте почвы с температурой около 3.5°C. Такая температура в течение периода с 1963 по 2014 г. в среднем достигалась на глубине около 200 см. Минимальная глубина залегания особей в период зимовки была возможна в

2002 г. (80 см), максимальная – в 1971, 1972 и 1981 гг. (более 300 см). Сравнение средних значений за 15-летние промежутки времени выявило существенное сокращение глубины залегания чесночниц в почве в 1.5 – 2 раза с 236 см (в 1963 – 1977 гг.) до 170 см (в 1993 – 2008 гг.) и 125 см (в 2008 – 2014 гг.) (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 15.30$, $P = 0.001$; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни: $P < 0.04$).

Анализ линейного тренда показал, что скорость сокращения глубины залегания особей чесночниц в период зимовки во второй половине XX – в начале XXI в. составляет около 35 см за 10 лет. Наблюдаются циклические закономерности изменения глубины залегания особей чесночницы обыкновенной с пери-



Динамика и цикличность изменения даты окончания зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: а – многолетняя динамика; б – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); в – вейвлет спектр преобразования Морле; г – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2) одом около 8–9 лет, сохраняющиеся в течение последних 50 лет.

Проведенный анализ фенологических особенностей зимовки *P. fuscus* показал, что отдельные параметры этой фазы годового цикла в различной степени чувствительны к трансформации климата на территории севера Нижнего Поволжья. Наибольшим изменениям подвержена продолжительность зимовки, ко-

торая за последние 120 лет сократилась в среднем на 22 дня, причем около 50% величины сокращения произошло за последние 10 – 12 лет.

Наблюдаемые периодические колебания глубины размещения *P. fuscus* в почвенном профиле в период зимовки (8–9 лет), очевидно, согласованы с циклами суровости зим (Бялко, Гамбургцев, 2000), имеющим сходную продолжительность (7–8 лет) в регионах с континентальным климатом и действующим на наземных позвоночных (Ердаков, Телепнев, 2015).

Очевидно, что кроме установленных трендов изменения основных параметров зимовки *P. fuscus*, на их количественное выражение в будущем существенное влияние могут оказывать природные циклы различной продолжительности. Однако в условиях изменения климата устойчивость их воспроизведения и величина периода могут претерпевать заметные изменения, что неоднократно наблюдалось в течение последних 120 лет. Поэтому надежность прогнозирования трансформации конкретных особенностей зимовки в краткосрочном масштабе (3 – 5 лет) представляет собой трудно разрешимую задачу. В то же время среднесрочные и долгосрочные прогнозы при сохранении современного климатического тренда в достаточной степени обоснованы фактическими данными за период с конца XIX по начало XXI в. Подобные прогнозы могут быть использованы для анализа состояния популяций данного вида, при разработке природоохранных мероприятий на конкретных территориях в пределах восточной части его ареала.

Фенология нерестовых миграций. Первые особи *P. fuscus* во всех исследованных популяциях прибывали в нерестовый водоём при среднесуточной температуре воды 3.7 – 4.5°C. При этом сходная температура характерна для горизонтов почвенного профиля и зимовальных камер, в которых происходит зимовка этих амфибий. Межпопуляционные различия по температурному режиму воды в нерестовых водоёмах обнаружены только в период окончания нерестовых миграций. Максимальная температура воды в течение суток в оз. Садок на 5°C ниже, чем в озёрах Лебяжье (post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 6.14$, $P = 0.003$) и Кругленькое ($T = 4.39$, $P = 0.03$). В оз. Садок, как в прирусловом водоёме, наблюдалось более медленное прогревание воды в результате поступления паводковых вод из р. Медведица.

B. bombina приходила в нерестовые водоёмы при достижении порогового значения среднесуточной температуры воды 8.0 – 10.7°C. Минимальная температура воды в этот период никогда не опускалась ниже 4.0°C. В большинстве пойменных озёр *P. ridibundus* регистрировалась при значительно более высокой среднесуточной температуре воды 15.1 – 16.3°C и только в оз. Садок, расположенном ближе других к местам зимовки в русле р. Медведица, первые особи *P. ridibundus* отмечены при 8.8°C (лишь в 2013 г. при 5.6°C). Отличия оз. Садок по температуре воды в период начала нерестовых миграций обусловлены наименьшим по сравнению с другими исследованными водоёмами расстоянием от мест зимовки особей данного вида в русле р. Медведица.

Межвидовые различия по температуре водоёмов в сутки наступления фенологических фаз нерестовых миграций наиболее выражены в периоды начала и кульминации этого явления на озёрах Лебяжье и Кругленькое (ANOVA, нача-

ло – $P \leq 0.001$, кульминация – $P < 0.04$). На оз. Садок подобные различия менее выражены из-за раннего прибытия *P. ridibundus*. На этом водоёме обнаружены различия по минимальной температуре воды при кульминации ($P < 0.001$) и окончании ($P = 0.003$) нерестовых миграций.

Межвидовые различия обусловлены в основном термобиологическими особенностями *P. fuscus* по сравнению с *P. ridibundus* и *B. bombina*, хорошо выраженными в течение всего периода нерестовых миграций на озёрах Лебяжье и Кругленькое. На оз. Садок различия не столь четкие, что обусловлено, с одной стороны, относительно низкими темпами прогревания воды в этом водоёме, а с другой – ранним прибытием *P. ridibundus* на нерест. Эти различия значимы в основном в период начала и кульминации нерестовых миграций.

Отличия между *P. ridibundus* и *B. bombina* оказались несущественными, не носят устойчивого характера, выражены только в отдельных озёрах и по одному температурному параметру. Так, нерестовые миграции *B. bombina* на оз. Садок вступают в кульминацию и заканчиваются при минимальной температуре воды в течение суток соответственно на 6.1 и 6.8°C ниже (post-hoc тест, критерий Тьюки: $T = 5.23$, $P = 0.01$; $T = 6.03$, $P = 0.004$ соответственно), чем у *P. ridibundus*.

Анализ фенологии нерестовых миграций изучаемых видов позволил установить даты наступления основных фенологических фаз этого явления. На всех исследованных озёрах наблюдается чёткая сезонная последовательность прибытия видов бесхвостых амфибий в нерестовый водоём. Они располагаются во временном ряду *P. fuscus* → *B. bombina* → *P. ridibundus*. Наступление отдельных фаз нерестовых миграций определяется пороговыми значениями температуры воздуха и воды в нерестовых водоёмах, специфическими для вида, а также особенностями хода температуры в течение конкретного года.

ГЛАВА 4. РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Длина тела самцов *P. fuscus*, принимающих участие в размножении, варьирует в исследованных популяциях от 30.4 до 56.0 мм, вес тела – от 2.87 до 20.87 г. У половозрелых самок длина тела находится в пределах от 29.3 до 58.7 мм, а вес тела – от 2.64 до 22.33 г.

Уровень полового диморфизма по длине тела, характерный для половозрелых особей, принимавших участие в размножении, в большинстве популяций *P. fuscus* в составляет около 8 – 9% (варьирует от 1.02 до 9.55%) с преобладанием самок. По весу различия полов составляли от 7 до 46%.

Длина тела самцов *P. ridibundus* варьировала в диапазоне от 29.3 до 101.3 мм, а вес тела живых особей составлял от 2.10 до 152.20 г. Размерно-весовые характеристики половозрелых самок этого вида находились в пределах от 36.1 до 120.2 мм по длине тела.

Анализ уровня выраженности полового диморфизма показал, что этот показатель относительно незначительно варьировал в течение ряда лет и составлял от 8.56 до 14% по длине тела. В 2013 – 2015 г. наблюдались небольшие не-

направленные колебания. Сопоставимые тенденции проявлялись в половом диморфизме по весу тела, однако их величина была существенно выше: от 32 до 67% в пользу самок. Направленность изменения диморфизма по весу была сопряжена с длиной тела.

В течение всего периода исследований самки *P. ridibundus* в популяции долины р. Медведица в отдельные годы были статистически значимо крупнее самцов (ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.03$). Вместе с тем обнаружена тенденция к снижению размерно-весовых характеристик обоих полов (ANOVA, *F*-критерий, $P < 0.00007$). Установленные различия были обусловлены меньшими размерами тела особей в 2013 и 2014 гг. по сравнению с 2015 г. Длина тела самцов в популяции в период с 2013 по 2014 г. сократилась на 11%, а вес тела – на 35%, у самок – на 15 и 68% соответственно. Снижение размерно-весовых характеристик, возможно, обусловлено значительным упрощением структуры популяции, которое связано с уменьшением количества возрастных групп половозрелых особей. Оно происходило в течение последовательного ряда лет в 2009 – 2014 гг., характеризовавшихся крайне низкой водностью, пересыханием нерестовых озёр до завершения метаморфоза головастиков и, как следствие, выпадением из состава популяции целых когорт амфибий.

Соотношение полов в популяции *P. ridibundus* в течение всего периода исследования характеризовалось преобладанием самцов (критерий χ^2 , $P < 0.006$). При этом наблюдаемые межгодовые различия были статистически значимые и имели устойчивую тенденцию к постепенному увеличению доли самцов (маскулинизация популяции).

Дисбаланс полов в пользу преобладания самцов свидетельствует, с одной стороны, об исключительном экологическом благополучии района исследований и об отсутствии антропогенного загрязнения нерестовых водоёмов, а, с другой, указывает на негативные перспективы репродукции популяции в ближайшие годы. В экологически чистых водных экосистемах, как правило, отмечалось сбалансированное соотношение полов в популяциях лягушки озёрной или преобладание самцов (Максимов, 2010; Mayer et al., 2013), тогда как в загрязнённых ксенобиотиками водоёмах у бесхвостых амфибий неоднократно обнаружено преобладание самок (Мисюра, 1989; Кубанцев, Жукова, 1994; Жукова, Пескова, 1998; Пескова, 2000; Жукова, 2005; Якушева, Пескова, 2014; Zhelev et al., 2014). Снижение доли самок в популяции способно оказывать неблагоприятное влияние не только на её воспроизводство, но и существенно обедняет ее генетическую структуру (Большаков, Кубанцев, 1984).

Длина тела самцов *B. bombina*, принимавших участие в нерестовых миграциях, составляла от 25.4 до 50.6 мм, а вес тела – от 1.06 до 8.50 г. У самок данного вида длина тела варьировала в пределах от 32.1 до 49.7 мм, а вес – от 2.64 до 8.43 г.

Степень выраженности полового диморфизма в популяции *B. bombina* была наиболее вариабельной. По длине тела диморфизм в различные годы отличался в более, чем в 10 раз (от 1.79 до 23.26%), а по весу – в 16 раз (от 6 до 96%). В течение всего периода исследований в популяции жерлянок наблюдались значимые половые различия по весовым характеристикам (ANOVA, *F*-

критерий, $P < 0.03$). В то же время длина тела не имела таких отличий в отдельные годы, например, в 2014 г.

Сравнение выборок *B. bombina* в различные годы показало, что у самцов существуют заметные изменения размерно-весовых характеристик. Происходило некоторое увеличение длины и веса тела в течение трёх лет. Наиболее существенные изменения длины тела (на 18%) наблюдалось в 2014 г. по сравнению с предыдущим годом. Эти изменения практически сохранились в популяции и в 2015 г. Сходный размах межгодового варьирования размерных характеристик самцов также был отмечен по результатам многолетних исследований популяции *B. bombina* в пойме Оки (Антонюк, Панченко, 2014). Еще большие изменения происходили с весом самцов, который в 2014 г. по сравнению с предыдущим годом возрос в два раза.

Существенные колебания размерно-весовых характеристик в популяциях *B. bombina* могут быть обусловлены действием двух основных факторов. Во-первых, репродуктивно активная часть популяции данного вида, как правило, состоит из меньшего количества возрастных групп (3 – 6 когорт), чем у *P. fuscus* (до 16 когорт). Так, в популяциях *B. bombina* в пойме Дуная не было обнаружено самок старше 5 лет (Cogalniceanu, Miaud, 2004). Данная особенность (небольшое число возрастных групп половозрелых особей) определяет относительно высокую вариабельность размерно-весовых характеристик в популяциях жерлянок.

Соотношение полов в популяции *B. bombina* в долине р. Медведицы претерпевает существенные колебания. Межгодовые различия обусловлены возникновением в отдельные годы дисбаланса половой структуры с преобладанием самцов над численностью самок почти в два раза. Однако в течение большей части периода исследований половая структура была относительно сбалансированной: соотношение полов не имело статистически значимых отличий от 1 : 1.

ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ САМОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

В процессе исследования была разработана и апробирована методика определения плодовитости бесхвостых амфибий, основанная на частичном подсчете яиц в овариях. Проанализированная выборка самок *P. fuscus* включает весь диапазон размерно-возрастных групп половозрелых особей. Средняя длина тела особей составляет 45.7 ± 4.1 мм (37.8 – 55.1 мм), а живой вес – 12.2 ± 3.0 г (7.4 – 19.2 г). Данные характеристики и размах их варьирования не имеют существенных отличий от таковых в исследованных популяциях. Число яиц в овариях самок (N_k) варьировало от 400 до 1989 шт. (в среднем 1051 ± 369 шт.).

Установлено, что сухой вес яйца составляет в среднем 0.96 мг и варьирует от 0.95 до 0.99 мг при увеличении объема выборки яиц. Наименьшая относительная погрешность расчета наблюдается при объеме пробы 25 шт. Она значимо, но слабо коррелирует с объемом пробы (коэффициент корреляции Пирсона: $r = 0.17$, $P = 0.009$). Уровень погрешности устойчив при объеме проб от 25 до

250 яиц ($F = 0.69$, $df = 6$, $P = 0.66$), а затем возрастает до величины более 2% ($F = 9.43$, $df = 1$, $P = 0.004$).

Анализ качества расчетного метода определения плодовитости *P. fuscus* показал высокий уровень сходимости с контрольными значениями, полученными при полном подсчете числа яиц в овариях. Отклонение от них составляет от 1.55 до 2.59%, что приемлемо для экологических исследований. Расчетный метод применим к видам, откладывающим яйца в виде одной кладки с «взрывным» типом размножения (explosive breeders), характерным для наземных амфибий, покидающих водоёмы сразу после нереста (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *P. fuscus* и др.).

Величина кладки самок *P. fuscus* (табл. 2) варьирует в среднем от 648 до 1337 яиц. Средние значения имеют значимые межпопуляционные различия в течение всего периода исследований. В популяциях, более удаленных от русла реки, при сопоставимых размерах тела плодовитость самок была относительно ниже. Снижение числа яиц в овариях отмечается также на озерах Садок и Черепашье, что может определяться как снижением размерно-весовых характеристик самок, так и аридизацией климата. У других видов бесхвостых амфибий эта характеристика была относительно стабильна в течение ряда лет.

Сухой вес 1 яйца у *P. fuscus* изменяется от 0.34 до 2.62 мг (в среднем от 0.77 до 1.01 мг). В течение 2013 – 2015 гг. обнаружены межпопуляционные различия, тогда как межгодовые различия выражены не во всех популяциях. В течение 2013 и 2015 гг. обнаружена отчетливая тенденция к уменьшению веса яйца по мере усиления аридности биотопов при удалении от русла реки.

Таблица 2

Размерно-весовые и репродуктивные характеристики самок бесхвостых амфибий (размах варьирования – *min* – *max*)

Характеристики	Вид		
	<i>Bombina bombina</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>	<i>Pelobates fuscus</i>
Размерно-весовые характеристики			
SVL, мм	31.1 – 49.7	63.1 – 138.1	28.9 – 58.7
W _{live} , Г	2.640 – 8.430	25.400 – 181.000	3.09 – 21.00
W _{dry} , Г	0.489 – 2.941	2.603 – 51.610	948.0 – 6118.3
Репродуктивные характеристики			
Число яиц в овариях, шт	194 – 1430	821 – 14715	198 – 2666
Сухой вес 1 икринки, мг	0.19 – 1.00	0.15 – 1.38	0.34 – 2.62
Сухой вес икры, мг	69.2 – 852.1	209.5 – 10228.5	164.2 – 2708.8
Доля икры от сухого веса самки, %	11.0 – 46.2	2.3 – 34.7	12.3 – 55.6

Сухой вес икры *P. fuscus* составлял от 164.2 до 2708.8 мг (в среднем от 520.2 до 1336.6 мг). Минимальные и максимальные значения в целом повторяют тенденции, характерные для размерно-весовых признаков самок в популяциях вида. Межпопуляционные различия в течение конкретного года, а также межгодовые различия в пределах одной популяции статистически значимы. В

течение 2013 и 2015 г. отмечается направленное изменение веса половых продуктов, сопряженное с удалением места обитания локальной популяции от русла реки в глубину долины. Кроме того, в популяциях озер Садок и «Черепашье» происходит сокращение этой характеристики в течение периода исследований.

Доля сухого веса половых продуктов от сухого веса самки. Эта характеристика указывает реализованный в конкретных условиях вклад вещества в формирование половых продуктов. У *P. fuscus* он варьирует от 12.3 до 55.6% (в среднем 24.5–38.2%). Межпопуляционные различия практически отсутствуют, т.е. вклад вещества в формирование икры можно считать одним из наиболее консервативных признаков. У *B. bombina* и *P. ridibundus* эта доля не превышает в среднем 24 и 20% соответственно (см. табл. 2).

Сравнительный анализ межпопуляционных различий репродуктивных характеристик *B. bombina* позволяет утверждать, что наибольшие различия характерны для веса половых продуктов (*ANOVA*, тест Левена ($P > 0.24$), *F*-критерий Фишера, $P < 0.03$) и числа яиц (*ANOVA*, тест Левена ($P > 0.05$), *F*-критерий Фишера, $P < 0.02$). Для среднего веса одного яйца и доли кладки от веса самки различия несущественны ($P > 0.22$ и $P > 0.05$ соответственно). Межпопуляционные различия по репродуктивным характеристикам *P. ridibundus* не обнаружены ($P > 0.10$). Межгодовые различия характерны для среднего веса 1 яйца в популяции озера Садок ($F = 3.33$, $P = 0.72$, критерий Стьюдента $t = 6.35$, $P = 0.008$).

Зависимость веса половых продуктов от длины тела. Обнаружена значимая положительная корреляция между размерами тела и весом яиц в овариях у самок трех видов амфибий. Увеличение длины тела *P. fuscus* на 1 мм, ведет к росту веса половых продуктов на 75 мг, *B. bombina* – 25 мг, а у *P. ridibundus* на на 109 мг.

Зависимость веса половых продуктов от живого веса. У *P. fuscus* этот признак определяет большую долю дисперсии фактических данных, чем длина тела. Увеличение живого веса тела *P. fuscus* на 1 г ведет к увеличению сухого веса половых продуктов более, чем на 105 мг, а числа яиц на 93 шт, а у *P. ridibundus* – на 570 мг и 670 шт. соответственно (у *B. bombina* – эта связь статистически не значима).

Зависимость репродуктивных характеристик самок от сухого веса их тела. Уравнения, полученные с применением этого признака для *P. fuscus*, демонстрируют наиболее высокий уровень коэффициентов детерминации ($R^2 > 80\%$). Увеличение сухого веса тела *P. fuscus* на 100 мг ведет к формированию дополнительно 44 мг половых продуктов или 42 яиц. У *P. ridibundus* возрастание сухого веса на 1 г способно увеличивать вес половых продуктов на 221 мг (у *B. bombina* эта связь статистически не значима), а числа яиц в овариях – на 263 шт, а у *B. bombina* – на 100 шт.

Сравнение моделей, связывающих длину тела и вес половых продуктов, показало, что существуют статистически значимые различия по наклону линий регрессии между *B. bombina* и *P. ridibundus* (*ANCOVA*, гомогенность наклона линий регрессии: $F = 11.70$, $P = 0.0008$).

Факторный анализ размерно-весовых и репродуктивных характеристик самок *P. fuscus* привел к выделению двух факторов (табл. 3). Первый фактор обусловлен сопряженным варьированием размерно-весовых характеристик (длина тела, живой и сухой вес) с числом яиц в кладке, сухим весом половых продуктов и долей половых продуктов от веса самки. Второй фактор имеет меньшее значение и сопряжен со средним сухим весом одного яйца. Для *B. bombina* выделены три фактора (см. табл. 3). Первый фактор связан с влиянием содержания сухого вещества в теле самки на число яиц в кладке и долю половых продуктов от сухого веса самки, второй – с размерно-весовыми характеристиками живых самок и оказывает существенное влияние на сухой вес половых продуктов, а третий – интерпретирован как степень зрелости овоцитов. Для *P. ridibundus* были установлены два фактора (см. табл. 3: первый фактор – характеристический, определяет влияние размерно-весовых характеристик на вес половых продуктов и число яиц в кладке, второй также интерпретирован как степень зрелости половых продуктов.

Таблица 3

Расчетные нагрузки общих факторов, определяющих репродуктивные характеристики самок *Bombina bombina*, *P. ridibundus* и *P. fuscus* по результатам факторного анализа (варимакс исходных значений)

Характеристики	<i>Bombina bombina</i>			<i>Pelophylax ridibundus</i>		<i>Pelobates fuscus</i>	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2
<i>SVL</i> , мм	-0.107	0.847	0.016	0.875	-0.095	0.84	0.22
<i>W_{live}</i> , мг	-0.035	0.930	-0.008	0.961	0.144	0.86	0.23
<i>W_{dry}</i> , мг	0.987	0.044	-0.093	0.973	0.131	0.95	0.17
Сухой вес икры, мг	0.020	0.810	0.322	0.873	0.416	0.90	0.38
Вес 1 яйца, мг	-0.270	0.081	0.924	0.117	0.914	0.10	0.96
Число яиц	0.987	-0.014	-0.114	0.917	0.214	0.95	0.01
Lg доли икры от <i>W_{dry}</i>	0.826	0.250	0.408	0.168	0.934	0.57	0.60
Общая дисперсия	2.73	2.31	1.15	4.29	1.97	4.38	1.56
Доля общей дисперсии	0.39	0.33	0.15	0.61	0.28	0.63	0.22

Прогнозирование критических значений размерно-весовых характеристик самок трех видов бесхвостых амфибий, при достижении которых возможно начало синтеза половых продуктов и начало участия в репродукции, было осуществлено решением регрессионных уравнений относительно аргумента при значении функции принято равным 1. Значения длины тела, живого и сухого веса, полученные аналитически, близки к эмпирическим значениям, установленным на основании анализа выборок из природных популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительное исследование временных аспектов репродуктивной экологии бесхвостых амфибий в условиях долины р. Медведица показало наличие преобразований отдельных фаз их годового цикла. У *P. fuscus* наибольшие изменения отмечены для фенологии зимовки и начала нерестовых миграций.

Наступление отдельных фаз нерестовых миграций определяется критическими значениями температуры воздуха и воды в нерестовых водоёмах, специ-

фическими для каждого конкретного вида, а также особенностями хода температуры в течение весны конкретного года. Проведенное исследование позволило выявить региональные особенности и уточнить температурные особенности, характеризующие нерестовые миграции массовых видов бесхвостых амфибий.

Разработанный метод определения плодовитости бесхвостых амфибий позволит оптимизировать исследовательские усилия при определении репродуктивных характеристик бесхвостых амфибий. Перспективы применения метода связаны с анализом репродукции видов с «взрывным» типом нереста. Число яиц в овариях самок таких видов эквивалентно плодовитости и может быть определено с приемлемым в экологических исследованиях уровнем точности.

В результате сравнительного анализа репродуктивных характеристик самок *P. fuscus*, *B. bombina* и *P. ridibundus* установлено, что межпопуляционные и межгодовые различия выражены слабо у видов, связанных с водоемами в течение большей части года. В то же время у наземного вида *P. fuscus* плодовитость одноразмерных самок уменьшается. Учитывая формирование многолетнего тренда к возрастанию засушливости на севере Нижнего Поволжья требуются многолетние исследования репродукции наземных видов амфибий, которые позволят разработать научные основы сохранения их популяций.

Реализация неинвазивных методов анализа репродукции в условиях деградации их популяций представляется предпочтительной. Регрессионные модели, связывающие размерно-весовые и репродуктивные характеристики самок амфибий, позволяют применить такой подход при дальнейшем изучении этих видов.

Выводы

1. Анализ фенологии нерестовых миграций *B. bombina*, *P. fuscus* и *P. ridibundus* позволил установить даты наступления основных фенологических фаз этого явления. На всех озёрах наблюдается воспроизводимая в течение ряда лет сезонная последовательность прихода видов в нерестовый водоём: *P. fuscus* → *B. bombina* → *P. ridibundus*. Пороговые значения температуры воды в нерестовых водоёмах в начале нерестовых миграций составили соответственно 4.5, 8.9 и 14–16°C. Даты начала миграций определяются особенностями хода температуры в течение конкретного года.

2. Зимовка *P. fuscus* происходит в горизонтах почвы с температурой не менее 3.5°C. За последние 120 лет её продолжительность сократилась в среднем на 7 сут., в основном за счет более раннего начала нерестовых миграций. Изменения даты окончания зимовки появились с 1950-х гг., а начала зимовки – в 1980-х гг., и значительно ускорились после 2002 г. Глубина залегания особей в почвенном профиле устойчиво сокращается с начала 1980-х гг. до настоящего времени.

3. Размерно-весовые характеристики самок *B. bombina* и *P. ridibundus* более стабильны по сравнению с самцами. Соотношение полов в популяции *P. ridibundus* характеризует её как устойчиво маскулинизированную, тогда как у *B. bombina* популяция чаще сбалансирована по составу. В локальных популяциях *P. fuscus* вблизи русла реки длина тела обоих полов более стабильна, по

сравнению с удалёнными от русла, а также по сравнению с весом тела. Наблюдается тенденция к формированию равного соотношения полов на фоне увеличения количества самок.

4. Оценено качество результатов определения плодовитости *P. fuscus* методом частичного подсчёта яиц в овариях. Отклонение этих значений от контрольных составляют в среднем не более 1.6 – 2.6%. Достижение такого уровня сходимости результатов возможно при использовании сухого веса половых продуктов и достаточного объема пробы – от 25 до 250 яиц.

5. В большинстве популяций наземного вида – *P. fuscus* – в течение ряда лет происходит существенное сокращение величины основных репродуктивных характеристик самок (число яиц в кладке и вес половых продуктов), тогда как у амфибиотических видов (*B. bombina* и *P. ridibundus*) межгодовые и межпопуляционные различия менее выражены. Доля половых продуктов от веса самки у *P. ridibundus* и *B. bombina* в 1.5 – 3 раза меньше, чем у вида с преобладающей в течение годового цикла наземной активностью (*P. fuscus*).

6. Получены регрессионные модели, связывающие репродуктивные характеристики с длиной тела и весом самки. Они могут быть использованы для определения числа яиц и веса половых продуктов неинвазивными методами при долговременном исследовании популяций бесхвостых амфибий. Определены минимальные размерно-весовые характеристики самок исследованных видов, достаточные для начала синтеза половых продуктов.

Список публикаций по теме диссертации:

В изданиях, рекомендованных ВАК МОН РФ:

1. Ермохин М. В. Неинвазивная диагностика пола сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) по размерно-весовым характеристикам / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, Д. С. Богословский, **Г. А. Иванов** // Современная герпетология. – 2012. – Т. 12, вып. 1/2. – С. 40–48.

2. Ермохин М. В. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) / М. В. Ермохин, **Г. А. Иванов**, В. Г. Табачишин // Современная герпетология. 2013. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

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

4. Ермохин М. В. Сходимость результатов определения плодовитости *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) методами полного и частичного подсчёта яиц / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, **Г. А. Иванов** // Современная герпетология. – 2014. – Т. 14, вып. 1/2. – С. 14–18.

5. Ермохин М. В. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, **Г. А. Иванов** // Поволж. экол. журн. – 2014. – № 3. – С. 342–350. Yermokhin M. V. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa river (Saratov oblast) / M. V. Yermokhin, V. G. Tabachishin, **G. A. Ivanov** // Biology Bulletin. – 2015. – Vol. 42, № 10. – P. 931 – 936.

6. Ермохин М. В. Сравнительный анализ эффективности индексов упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, **Г. А. Иванов** // Современная герпетология. – 2014. – Т. 14, вып. 3/4. – С. 92–102.

7. Ермохин М. В. Динамика упитанности сеголетков чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) в период расселения из нерестовых водоёмов / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, **Г. А. Иванов** // Современная герпетология. – 2015. – Т. 15, вып. 1/2. – С. 39–54.

8. Ермохин М. В. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, **Г. А. Иванов** // Поволж. экол. журн. – 2016. – № 2. – С. 167–185.

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

10. Yermokhin M. V. A method for estimating fecundity in the spadefoot toad, *Pelobates fuscus*, through full and partial egg-counting / M. V. Yermokhin, V. G. Tabachishin, **G. A. Ivanov** // Salamandra. – 2016. – Vol. 52, № 4. – С. 337 – 341.

Работы, опубликованные в других изданиях:

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

12. **Иванов Г. А.** Термобиологические особенности бесхвостых амфибий в период нерестовых миграций в долине р. Медведица (Саратовская область) / **Г. А. Иванов** // Исследования молодых ученых в биологии и экологии: сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2014. – Вып. 12. – С. 36–39.

13. **Иванов Г. А.** Половая структура популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в долинах рек Саратовской области / **Г. А. Иванов**, М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин // Современные проблемы эволюции и экологии : Сб. Материалов Междунар. конф. Любимцевские чтения – 2015. Ульяновск: УлГПУ, 2015. – С. 318–324.

14. **Иванов Г. А.** Плодовитость *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) по результатам полного и частичного подсчёта яиц в овариях / **Г. А. Иванов** // Исследования молодых ученых в биологии и экологии: сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2015. – Вып. 13. – С. 35–39.