

**ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАРАМЕТРОВ
САМОК *BOMBINA BOMBINA* И *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, ANURA)
ОТ РАЗМЕРНЫХ И ВЕСОВЫХ ХАРАКТЕРИСТИК**

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин², Г. А. Иванов¹, Д. А. Рыбальченко¹

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

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

Поступила в редакцию 18.01.2016 г.

На основании полевых исследований в 2013 – 2015 гг. четырех локальных популяций жерлянки краснобрюхой и лягушки озёрной на нерестовых озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область) установлено, что длина тела половозрелых самок варьировала от 31.1 до 49.7 и от 63.1 до 138.1 мм, а вес тела – от 2.64 до 8.43 г и от 25.4 до 181.0 г соответственно. Число яиц, сформированное самками к моменту прибытия в нерестовый водоём, составляло у *Bombina bombina* в среднем от 194 до 1430 шт. (в среднем 698 шт.), а у *Pelophylax ridibundus* – от 821 до 14715 (в среднем 5194 шт.). Межпопуляционные и межгодовые различия по этим параметрам не были выявлены. Получены регрессионные модели, связывающие репродуктивные параметры (число яиц, вес половых продуктов) с длиной тела и весом самки. Приведенные уравнения могут быть использованы для определения массы половых продуктов неинвазивными методами при долговременном исследовании популяций данных видов. Определены минимальные размерно-весовые характеристики самок, достаточные для начала синтеза половых продуктов. Основные репродуктивные параметры самок в исследованных популяциях сопоставлены с таковыми в других частях ареала.

Ключевые слова: *Bombina bombina*, *Pelophylax ridibundus*, число яиц, вес половых продуктов.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-1-2-3-13

ВВЕДЕНИЕ

Репродуктивные параметры бесхвостых амфибий широко варьируют в пределах ареала и могут определяться как размерно-весовыми особенностями самок, так и особенностями среды обитания (Reading, 2007). Выявление закономерностей формирования плодовитости амфибий позволит использовать их для прогнозирования способности популяций к самовоспроизведению. Кроме того, в процессе нереста самки бесхвостых амфибий способны вносить с половыми продуктами значительное количество органического вещества и энергии в экосистемы нерестовых водоёмов (Reger et al., 2005). Данное явление обычно обозначают как субсидирование экосистем (Polis et al., 1997). Субсидирование складывается из двух противоположных процессов: внесение вещества и энергии в водные экосистемы с половыми продуктами и выноса его сеголетками. В зависимости от преобладания одного из этих процессов происходит субсидирование веществом и энергией либо водных, либо наземных экосистем. Однако для выяснения закономерностей формирования этого явления необходимо определить факторы, оказы-

вающие влияние на количественные параметры синтеза половых продуктов самок амфибий (кладки яиц).

В настоящее время жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina*) и лягушка озёрная (*Pelophylax ridibundus*) относятся к числу наиболее массовых видов бесхвостых амфибий, образующих структуру сообществ в долинах рек бассейна Дона (Шляхтин и др., 2005, 2015). Репродуктивные параметры этих видов исследованы во многих частях ареала (Белова, 1959; Аврамова и др., 1976; Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009; Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013; Антонюк, Панченко, 2014; Kyriakopoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990; Rafińska, 1991; Cogălniceanu, Miaud, 2004; Erismis, 2011). Представления о предельных уровнях плодовитости их самок в целом уже сформированы. Вместе с тем 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 зада-

чей, решение которой позволит перейти к определению роли этих животных в переносе вещества и энергии между водными и наземными экосистемами.

На современном этапе со второй половины XX и в начале XXI в. прогнозируются существенные отрицательные изменения состояния популяций бесхвостых амфибий, в том числе широко распространенных, и массовых видов (Stuart et al., 2004; Reading, 2007). Именно поэтому проведение исследований биоценотической и экосистемной роли этих животных в динамично трансформирующихся погодно-климатических условиях на Юго-Востоке европейской части России представляется особенно актуальным для анализа и оценки краткосрочных и среднесрочных перспектив состояния их популяций (Ермохин и др., 2013, 2014, 2016).

Цель данной работы – определение ключевых репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* в локальных популяциях долины р. Медведица (Саратовская область), а также выявление количественной степени зависимости числа яиц и веса половых продуктов в период прибытия в нерестовые водоёмы от размерных и весовых характеристик.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика репродуктивных параметров самок жерлянки краснобрюхой и лягушки озёрной основывается на данных полевых исследований, выполненных в период нерестовых миграций этих видов в первой декаде апреля – второй декаде мая 2012 – 2015 гг. Исследованы четыре локальных популяции каждого вида, проходившие нерест в пойменных озёрах долины р. Медведица (окрестности с. Урицкое Лысогорского района Саратовской области: Черепашье (51°21'52" с. ш., 44°49'05" 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 Лебяжье (51°20'38" с. ш., 44°48'45" в. д.). Описание параметров большинства из перечисленных озёр приведено ранее (Ермохин, Табачишин, 2011 а).

Отлов самок амфибий проводили линейными заборчиками из полиэтиленовой пленки длиной 10 м и высотой 0.5 м с 4 ловчими цилиндрами объемом 10 л каждый (по 2 с каждой стороны по краям заборчика (Корн, 2003; Ермохин, Табачишин, 2011 б; Ермохин и др., 2012 а, б; Беляченко и др., 2014). Вокруг каждого озера было установлено не менее 10 заборчиков. Ловчие цилиндры осматривали ежедневно в утренние часы.

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

электронных весах KERN CM60-2N с точностью до 0.01 г.

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 рассчитывали как отношение веса половых продуктов к весу самки с половыми продуктами (сухой вес).

Сухой вес одного яйца определяли, отделяя небольшой 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 (Ермохин и др., 2012 б).

Всего было исследовано 107 самок *B. bombina* и 71 – *P. ridibundus*. Объем выборок из различных локальных популяций в разные годы исследования показан в табл. 1.

Таблица 1

Объем выборок самок жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina*) и лягушки озёрной (*Pelophylax ridibundus*) из популяций в долине р. Медведица

Год	Водоём			
	Черепашье	Садок	Кругленькое	Лебяжье
<i>Bombina bombina</i>				
2013	–	4	19	3
2014	29	0	41	–
2015	8	0	3	–
Всего	37	4	63	3
<i>Pelophylax ridibundus</i>				
2013	–	27	1	4
2014	3	24	2	–
2015	0	7	3	–
Всего	3	58	6	4

Статистическая обработка данных включала расчет средней арифметической, стандартного отклонения (SD) и размаха варьирования ($min - max$); гипотеза о нормальности распределения проверялась по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по F -критерию Фишера. Поскольку распределение во всех случаях не имело значимых отклонений от нормального, а дисперсии были не равны, для проверки гипотезы равенства средних между выборками применяли однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA) в модификации Уэлча. Post-hoc тесты вы-

полнены с использованием критерия Манна–Уитни с учетом поправки Бонферрони для множественных сравнений. Парные сравнения средних выполнены по t -критерию Стьюдента (при нормальном распределении выборочных данных и равенстве дисперсий) или по t -критерию Саттерзвайта (при неравных выборочных дисперсиях: F -критерий Фишера).

Для сокращения размерности и выявления интегральных факторов, оказывающих влияние на репродуктивные параметры самок, был использован факторный анализ. При его проведении в качестве алгоритма выделения факторов из корреляционной матрицы использованы главные компоненты. Приведенные факторные нагрузки получены методом вращения осей варимакс нормализованных значений. После вращения факторы сохраняли ортогональность. Количество выделенных факторов и их структура определяются пороговой величиной собственного значения фактора, равной 0.75.

Согласованность варьирования размерно-весовых (длина тела, живой вес, сухой вес) и репродуктивных параметров (количество яиц в кладке, сухой вес одного яйца, вес половых продуктов, доля половых продуктов от сухого веса самки) определяли методом корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона r считали значимым при $P < 0.05$). При обнаружении значимой корреляции между параметрами для выявления количественной меры связи проводили регрессионный анализ. Гипотезу линейности связи между параметрами проверяли с помощью дисперсионного анализа ($ANOVA$, F -критерий Фишера признавали значимым при $P < 0.05$). Адекватность полученных линейных моделей вида $y = a + bx$ – по коэффициенту детерминации R^2 .

Сравнительный анализ регрессионных моделей проводили методом ковариационного анализа ($ANCOVA$), проверяя гипотезы о гомогенности наклона линий регрессии и совпадения точек пересечения функций с осью ординат. Различия признавали значимыми при $P < 0.05$.

Статистическая обработка выполнена с использованием пакетов программ Statistica 6.0 и PAST 2.17.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры тела. Длина тела самок *B. bombina* варьирует в диапазоне от 31.1 до 49.7 мм (табл. 2). Межпопуляционные различия в течение одного года встречаются относительно редко и обнаружены только в 2014 г. между популяциями озёр Черепашье и Кругленькое (в среднем 40.8 и 38.7 мм соответственно: $t = 2.72$, $P = 0.008$). Межгодовые

различия в пределах одной локальной популяции по этому параметру статистически не значимы (t -критерий Стьюдента – $P > 0.05$).

Длина самок *P. ridibundus*, принимающих участие в размножении, составляла от 63.1 до 138.1 мм (см. табл. 2). Межпопуляционные различия статистически не значимы в течение всего периода исследований: 2013 г. (озёра Садок и Лебяжье) – $F = 1.17$, $P = 0.68$ (критерий Стьюдента $t = 0.27$, $P = 0.79$); 2014 г. (3 популяции – озёра Черепашье, Садок и Кругленькое), $ANOVA$, тест Левена ($P = 0.12$), F -критерий Фишера – $F_{2,25} = 1.52$, $P = 0.24$; 2015 г. (озёра Садок и Кругленькое) $F = 3.61$, $P = 0.47$ (критерий Стьюдента $t = 0.22$, $P = 0.83$).

Весовые характеристики самок. Живой вес *B. bombina* составлял в среднем 5.409 г (см. табл. 2). В 2013 г. относительно более крупные самки участвовали в размножении в локальной популяции оз. Лебяжье (в среднем 6.7 г: $ANOVA$, тест Левена ($P = 0.56$), F -критерий Фишера – $F_{2,24} = 5.57$, $P = 0.01$) по сравнению с *B. bombina* оз. Садок (post-hoc тесты, критерий Тьюки: $Q = 5.34$, $P = 0.003$). В 2014 г. данный вид был обнаружен только в озёрах Черепашье и Кругленькое (в среднем W_{live} равно 6 и 5 г соответственно), причем различия по весу были статистически значимы ($F = 1.93$, $P = 0.07$; критерий Стьюдента $t = 4.61$, $P < 0.0001$). В 2015 г. межпопуляционные различия между особями из озёр Черепашье и Кругленькое не выявлены ($F = 3.85$, $P = 0.44$; критерий Стьюдента $t = 1.31$, $P = 0.22$). Межгодовые различия по живому весу тела в пределах каждой из популяций отсутствовали (критерий Стьюдента, $P > 0.45$).

Сухой вес самок *B. bombina* составлял около трети от живого веса (в среднем 28.7%). Статистически значимые различия между популяциями по этому показателю установлены только в отдельные годы: 2013 г. – между популяциями озёр Садок и Лебяжье ($ANOVA$, тест Левена ($P = 0.26$), F -критерий Фишера – $F_{2,24} = 6.35$, $P = 0.006$; post-hoc тесты, $Q = 5.79$, $P = 0.001$); 2014 г. – оз. Черепашье и Кругленькое ($F = 1.89$, $P = 0.07$; критерий Стьюдента $t = 3.54$, $P = 0.0007$). Межгодовые различия внутри популяций были статистически не значимы (критерий Стьюдента $P > 0.05$).

Живой вес самок *P. ridibundus* в среднем составлял около 85 г и варьировал в исследованных популяциях от 25 до 181 г (см. табл. 2). Содержание сухого вещества в теле было около четверти от живого веса (в среднем 24%). Межпопуляционные различия в течение одного года и межгодовые различия в пределах одной локальной популяции статистически не значимы ($ANOVA$, тест Левена ($P > 0.09$), F -критерий Фишера, $P > 0.14$).

Таблица 2

Размерно-весовые и репродуктивные параметры самок жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina*) и лягушки озёрной (*Pelophylax ridibundus*) из популяций в долине р. Медведица

Параметр	Вид	
	<i>Bombina bombina</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>
Размерно-весовые параметры		
SVL, мм	40.1±3.4 31.1–49.7	91.0±15.0 63.1–138.1
W_{live} , г	5.409±1.07 2.640–8.430	85.364±39.28 25.400–181.000
W_{dry} , г	1.544±0.43 0.489–2.941	20.648±10.81 2.603–51.610
Репродуктивные параметры		
Вес кладки, мг	367.9±127.9 69.2–852.1	4095.1±2587.0 209.5–10228.5
Средний вес 1 яйца, мг	0.55±0.14 0.19–1.00	0.76±0.21 0.15–1.38
Число яиц в кладке, шт.	698±252 194–1430	5194±3068 821–14715
Доля половых продуктов от сухого веса самки, %	23.8±5.0 11.0–46.2	19.2±6.3 2.3–34.7

Примечание. В числителе – средняя арифметическая и стандартное отклонение (SD), в знаменателе – размах варьирования (*min* – *max*).

Репродуктивные показатели. Сравнительный анализ межпопуляционных различий репродуктивных показателей *B. bombina* позволяет утверждать, что наибольшие различия характерны по сухому весу кладки (ANOVA, тест Левена ($P > 0.24$), *F*-критерий Фишера, $P < 0.03$) и числу яиц в овариях (ANOVA, тест Левена ($P > 0.05$), *F*-критерий Фишера, $P < 0.02$). По среднему весу одного яйца и доле кладки от веса самки различия незначительны ($P > 0.22$ и $P > 0.05$ соответственно).

Сходная тенденция отмечена для межгодовых различий по сухому весу кладки *B. bombina* (критерий Стьюдента, $P < 0.009$). По числу яиц в кладке межгодовые различия обнаружены не во всех популяциях: значимые различия отмечены в популяции озера Черепашье ($P < 0.002$), но отсутствуют в озере Садок ($P = 0.54$).

Межпопуляционные различия по репродуктивным параметрам *P. ridibundus* не обнаружены ($P > 0.10$). Межгодовые различия характерны только для среднего веса 1 яйца в популяции озера Садок ($F = 3.33$, $P = 0.72$, критерий Стьюдента $t = 6.35$, $P = 0.008$).

Репродуктивные параметры самок *B. bombina* и *P. ridibundus* не проявляют согласованного варьирования ни с одним из исследованных параметров нерестовых водоёмов, характеризующих нерестовые водоёмы в год предшествующий нересту, а также с параметрами зимовки (коэффици-

циенты корреляции Пирсона: $r < 0.36$ и $r < 0.42$ соответственно, причем большинство этих коэффициентов статистически не значимы). Поэтому данные параметры при проведении факторного анализа не учитывались.

Факторный анализ, включавший размерно-весовые и репродуктивные параметры самок *B. bombina*, позволил выделить три фактора, определяющих более 88% дисперсии фактических данных (табл. 3, 4; рисунок). Первый фактор связан с влиянием содержания сухого вещества в теле самки на число яиц в кладке и долю половых продуктов от сухого веса самки. Данный фактор определяет около 40% дисперсии фактических данных. Второй фактор, определяющий около трети дисперсии, ассоциирован с размерно-весовыми параметрами живых самок и оказывает существенное влияние на сухой вес половых продуктов. Третий фактор, наименее весомый, может быть интерпретирован как степень зрелости овоцитов, поскольку в наибольшей степени определяется сухим весом одного яйца.

Факторный анализ по тем же параметрам *P. ridibundus* позволил выделить два фактора, определяющих более 89% дисперсии фактических данных (см. табл. 3, 4; рисунок). Первый фактор можно считать характеристическим, поскольку он ассоциирован более, чем с тремя исследуемыми параметрами. Он обуславливает более 60% дисперсии и характеризует влияние размер-

Таблица 3

Собственные значения факторов и объясненная доля общей дисперсии размерно-весовых и репродуктивных параметров *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*

Факторы	Собственные значения факторов	Доля общей дисперсии, %	Накопленные собственные значения	Накопленная доля общей дисперсии, %
<i>Bombina bombina</i>				
1	3.27	46.72	3.27	46.72
2	2.15	30.70	5.42	77.42
3	0.77	10.89	6.19	88.31
<i>Pelophylax ridibundus</i>				
1	4.66	66.63	4.66	66.63
2	1.60	22.82	6.26	89.45

но-весовых параметров самок на вес половых продуктов и число яиц в кладке. Вторым фактором (около трети дисперсии фактических данных), как и у *B. bombina*, может быть интерпретирован как степень зрелости половых продуктов, поскольку ассоциирован с весом одного яйца и долей половых продуктов от сухого веса самки.

Анализ регрессионных моделей, связывающих размерно-весовые и репродуктивные параметры самок *B. bombina* (табл. 5), показал, что увеличение длины тела на 1 мм сопровождается формированием 25 мг половых продуктов (сухой вес; уравнение 1), а увеличение сухого веса на 100 мг – возрастанием количества яиц в овариях на 100 шт. (уравнение 2). Коэффициенты данных регрессионных уравнений значимы при $P < 0.001$.

Сходное исследование взаимосвязей у *P. ridibundus* (см. табл. 5) позволяет установить, что возрастание длины тела самки на 1 мм увеличивает вес половых продуктов на 109 мг, а количество яиц – на 135 шт. Изменение живого веса самки на 1 г увеличивает вес половых продуктов на 57 мг, а число яиц в овариях – на 67 шт. Наиболее существенно оказалось влияние сухого веса

самок данного вида на репродуктивные параметры ($R^2 = 0.86$) (см. табл. 5): возрастание сухого веса на 1 г способно увеличивать вес половых продуктов на 221 мг, а число яиц в овариях – на 263 шт.

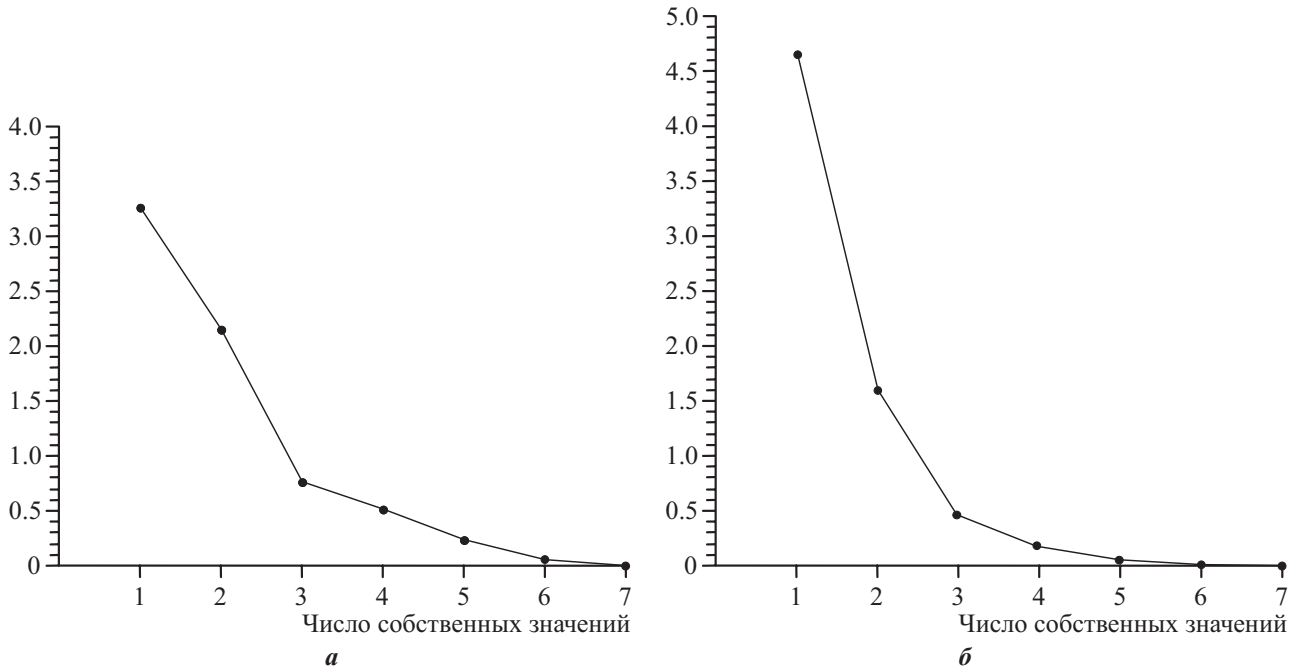
Сравнение моделей, связывающих длину тела и вес половых продуктов (см. табл. 5, уравнения 1, 3), показало, что существуют статистически значимые различия по наклону линий регрессии между *B. bombina* и *P. ridibundus* (ANCOVA, гомогенность наклона линий регрессии: $F = 11.70$, $P = 0.0008$). Причем темпы увеличения вклада вещества тела в репродукцию при увеличении длины тела у лягушки озёрной значительно выше, чем у жерлянки краснобрюхой. Также отмечены значимые отличия между регрессионными моделями, описывающими связь между сухим весом самки и числом яиц (см. табл. 5, уравнения 2, 8). Эти линии регрессии не пересекаются ($F = 1.89$, $P = 0.17$), но не совпадают ($F_{1,170} = 7.32$, $P = 0.008$). Так, увеличение содержания сухого вещества в теле самок двух видов сопровождается возрастанием числа яиц в кладке, однако точки пересечения функций с осью ординат статистически значимо не совпадают. Данная законо-

Таблица 4

Расчетные нагрузки общих факторов, определяющих репродуктивные параметры самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* по результатам факторного анализа (варимакс исходных значений)

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

Примечание. Жирным выделены нагрузки параметров, превышающие 0.75.



Собственные значения совокупных репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* (а) и *Pelophylax ridibundus* (б)

мерность позволяет предполагать различия в величине сухого веса, которая становится стартовой для начала синтеза половых продуктов.

Размерно-весовые параметры самок, минимальные для начала синтеза половых продуктов

при половом созревании, были установлены решением регрессионных уравнений из табл. 5 (использованы уравнения 1 – 5, 7 со статистически значимыми коэффициентами: $P \leq 0.05$). Определенные на основании исследования выборки вели-

Таблица 5

Параметры регрессионных уравнений, аппроксимирующих зависимости репродуктивных параметров от размерно-весовых характеристик самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*

Параметры, включенные в уравнения	$r \pm SE$	$\frac{F}{P}$	Параметры уравнения регрессии		R^2	№ уравнения
			$\frac{a \pm SE}{t(P)}$	$\frac{b \pm SE}{t(P)}$		
<i>Bombina bombina</i>						
<i>SVL</i> и вес кладки	0.64±0.09	<u>50.79</u> <0.0001	<u>-620.0±142.4</u> 4.36 (<0.0001)	<u>25.46±3.57</u> 7.13 (<0.0001)	0.41	1
W_{dry} и число яиц	0.99±0.01	<u>16370.0</u> <0.0001	<u>-913.1±30.1</u> 30.30 (<0.001)	<u>1.000±0.010</u> 127.95 (<0.001)	0.99	2
<i>Pelophylax ridibundus</i>						
<i>SVL</i> и вес кладки	0.63±0.09	<u>46.29</u> <0.0001	<u>-5928.2±1478.1</u> 3.94 (0.0002)	<u>109.0±16.0</u> 6.80 (<0.0001)	0.40	3
<i>SVL</i> и число яиц в кладке	0.66±0.09	<u>53.77</u> <0.0001	<u>-7096.5±1698.5</u> 4.18 (0.0001)	<u>135.0±18.4</u> 7.33 (<0.0001)	0.44	4
W_{live} и вес кладки	0.87±0.06	<u>209.4</u> <0.0001	<u>-780.8±370.5</u> 2.11 (0.04)	<u>0.057±0.003</u> 14.47 (<0.0001)	0.75	5
W_{live} и число яиц	0.86±0.06	<u>200.8</u> <0.0001	<u>-557.9±446.3</u> 1.25 (0.22)	<u>0.067±0.005</u> 14.18 (<0.0001)	0.74	6
W_{dry} и вес кладки	0.92±0.05	<u>407.73</u> <0.0001	<u>-473.8±255.0</u> 1.96 (0.05)	<u>0.221±0.012</u> 20.19 (<0.0001)	0.86	7
W_{dry} и число яиц	0.93±0.05	<u>414.4</u> <0.0001	<u>-230.7±300.3</u> 0.77 (0.45)	<u>0.263±0.01</u> 20.36 (<0.0001)	0.86	8

Примечание. Курсивом выделены статистически не значимые коэффициенты уравнений.

чины минимальной длины и веса тела самок, принимавших участие в размножении в локальных популяциях *B. bombina* и *P. ridibundus*, хорошо совпадают с теоретическими значениями, полученными расчетным способом. В большинстве случаев они находятся в пределах, ограниченных крайними значениями, обусловленными величиной стандартной ошибки коэффициентов регрессионных моделей (табл. 6). Исключение составляет живой вес самок *P. ridibundus*, который фактически оказался больше теоретически рассчитанных значений (см. табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Особенностью репродуктивной экологии амфибий рода *Bombina* считается неполное соответствие числа яиц в овариях при прибытии в нерестовый водоём и числа яиц, в действительности отложенных в процессе нереста (фактической или абсолютной плодовитости). Для некоторых видов этого рода, например для *Bombina variegata* из популяций Швейцарии (окрестности Цюриха), установлено (Barandun et al., 1997), что число отложенных яиц составляло 23 – 25% от числа яиц в овариях, определенного при вскрытии самок (Rafińska, 1991). У самок *B. bombina* из окских популяций в Рязанской области (Антонюк, Панченко, 2014) отложенными оказались чуть менее 60% яиц, находившихся в овариях (самки, покидавшие водоём после окончания нереста, несли в теле 41.8% икры). В популяциях поймы Дуная доля незрелых яиц составляла 19 – 60% (в среднем 35%) (Cogălniceanu, Măiaud, 2004). Таким образом, применительно к самкам данного вида число яиц в овариях при прибытии в нерестовый водоём может существенно отличаться от фактической (абсолютной) плодовитости.

В популяциях *B. bombina* в долине р. Медведица минимальная длина тела половозрелых

самок, принимавших участие в размножении (31.1 мм) (см. табл. 2, 6), сопоставима с таковой в других частях ареала (31 мм – см. Антонюк, Панченко, 2014; 29.4 мм – см. Cogălniceanu, Măiaud, 2004). Однако затраты самок на формирование половых продуктов имеют некоторые существенные отличия. Большинство исследованных репродуктивных показателей здесь оказалось ниже, чем в обитающих севернее *B. bombina* (окские популяции) с учетом резорбции части яиц по окончании нереста: максимальное число яиц в овариях 1430 шт. (см. табл. 2) (в окских популяциях – 1597 шт. с учетом добавления 42% икры, подверженных резорбции), минимальные – 194 шт. (312 шт.), средние значения – 698 шт. (1241 шт.). В то же время ранее в популяциях Татарстана В. И. Гаранин (1971) отмечал в овариях самок до 749 яиц. Вероятно, в более засушливых частях ареала, характерных для степной зоны, число формируемых к началу нереста яиц у данного вида меньше, чем в областях с умеренно-континентальным климатом и большей степенью увлажнения. По крайней мере, в условиях степной зоны Центральной Украины (Аврамова и др., 1976) абсолютная плодовитость была близка к средним значениям, установленным авторами статьи. Однако следует отметить, что для исследованных популяций характерен почти вдвое больший вклад вещества тела самок в формирование половых продуктов (в среднем – 23.8%, максимум – 46.2%) (см. табл. 2), по сравнению с окскими популяциями (в среднем – 13.3%, максимум – 18.6%) (Антонюк, Панченко, 2014) и популяциями в пойме Дуная (в среднем – 10.2%, максимум – 15.08%) (Cogălniceanu, Măiaud, 2004).

Средняя длина тела самок *P. ridibundus*, участвовавших в размножении в долине р. Медведица (см. табл. 2), в целом сходна с таковой в других частях ареала (Белова, 1959; Иванова, Жигальский, 2011). Причем, максимальная длина была несколько выше, чем в Прут-

Таблица 6

Фактические и теоретические минимальные размерно-весовые параметры самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus*, при достижении которых возможно начало формирования половых продуктов и участие в размножении

Параметры и номер уравнения	Фактические параметры	Теоретические параметры	
		В среднем	Размах варьирования
<i>Bombina bombina</i>			
SVL_0 (1)	31.1	24	16.5 – 34.82
W_{dry0} (2)	890	930	875 – 953
<i>Pelophylax ridibundus</i>			
SVL_0 (3)	63.1	54.0	35.6 – 79.6
SVL_0 (4)		52.6	35.2 – 75.4
W_{live0} (5)	25400	13716	6855 – 21339
W_{dry0} (7)	2603	2144	939 – 3487

Днестровском междуречье Украины (Смирнов, 2009) и сопоставима с таковой в дельте Волги (Белова, 1959). Наименьшие размеры, отмеченные для самок данного вида, были несколько ниже (63.1 мм) (см. табл. 2, 6), чем в западной части степной зоны Украины (82 мм – см.: Смирнов, 2009), были сопоставимы с популяциями Греции (62 мм) (Кугиako-

roulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990), но превышали таковые в верхнетагильской популяции, исследованной в зоне южной тайги (Иванова, Жигальский, 2011).

Вместе с тем следует отметить, что минимальная длина тела самки *P. ridibundus*, достаточная для начала синтеза половых продуктов (52.6 мм) (см. табл. 6), установленная при исследовании регрессионной модели, связывающей этот параметр с числом формируемых яиц (уравнение 4, см. табл. 5), вполне согласуется с результатами, полученными для верхнетагильской популяции на Среднем Урале (минимальная длина самки – около 51.5 мм) (Иванова, Жигальский, 2011). Минимальная длина тела половозрелых самок в некоторых популяциях Турции составляла 44.9 мм (Erismis, 2011), что также согласуется с параметрами, прогнозируемыми с помощью полученной авторами статьи моделью. Это подтверждает возможность формирования половых продуктов у самок данной размерной группы.

Отсутствие самок *P. ridibundus* меньшего размера, способных к формированию зрелых половых продуктов в популяциях долины р. Медведица, может быть обусловлено существенным упрощением их структуры. Уменьшение числа возрастных групп, очевидно, происходило в течение ряда лет и было вызвано сокращением величины гидропериода и пересыханием более 80% нерестовых водоёмов, связанным с прогрессирующей аридизацией климата в регионе и прохождением периода минимума водности пойменных озёр (Ермохин и др., 2012 б). Пересыхание пойменных озёр до прохождения метаморфоза головастика в течение 2009 – 2012 гг. приводило последовательно к полной гибели нескольких когорт сеголетков *P. ridibundus* и некоторых других видов амфибий во многих локальных популяциях.

Наблюдаемое значение минимального живого веса тела самки *P. ridibundus*, при достижении которого возможно начало синтеза половых продуктов (25.4 г) (см. табл. 2, 6), полученное авторами статьи, согласуется с данными в популяциях этого вида в Греции (22 – 25 г) (Kyriakoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990).

Число яиц в овариях самок *P. ridibundus* было в среднем выше, чем в популяциях северной и восточной частей ареала (Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013), и вполне сопоставимо с плодовитостью, наблюдавшейся в популяциях *P. ridibundus* на других участках

степной зоны (Бобылев, 1981; Мисюра, 1986; Писанец, 2007; Смирнов, 2009) и в дельте Волги (Белова, 1959). Кроме того, вероятно для популяций данного вида, обитающих в степной зоне, характерен в целом более широкий размах варьирования этого репродуктивного показателя (см. табл. 2), чем в зоне южной тайги Среднего Урала (Иванова, Жигальский, 2011; Трофимов, 2013) и в Подмоскowie (Белова, 1959). Минимальные значения могут быть обусловлены более ранним половым созреванием самок в этой природной зоне, а максимальные – продолжением участия в размножении более возрастных особей, большей продолжительностью жизни.

Длина тела (*SVL*) в исследованных авторами популяциях оказывает заметно большее влияние на число формируемых яиц. Так, для нижнетагильской и рафтинской популяций Н. И. Ивановой и О. А. Жигальским (2011) показано, что при увеличении длины тела на 1 мм число яиц возрастает на 63 и 86 шт. соответственно, а по данным А. Г. Трофимова (2013) из того же региона – на 47 шт. В то же время в долине р. Медведица эта величина (коэффициент регрессии в уравнении 4, см. табл. 5) достигает 135 шт., что вполне сопоставимо с показателем, установленным для степной зоны Западной Украины (149 шт. – см.: Смирнов, 2009). Очевидно, в условиях степной и лесостепной зон увеличение размеров тела самок лягушки озёрной ведет к более интенсивному росту репродуктивного потенциала, чем в зоне южной тайги. Причем степень согласованности варьирования длины тела и числа яиц (установлена по коэффициентам корреляции – см. табл. 5) в популяциях долины р. Медведица в 1.5 – 2 раза выше, чем в популяциях *P. ridibundus* Среднего Урала (Иванова, Жигальский, 2011) и западной части Украины (Смирнов, 2009).

Вклад самок *P. ridibundus* в формирование половых продуктов, характеризуемый долей их от веса тела самки, в популяциях долины р. Медведица (см. табл. 2) был в среднем в 2 раза, а у отдельных особей – в 3 раза выше, чем в популяциях Южной Европы (10.7 – 11.8%) (Kyriakoulou-Sklavounou, Loumbourdis, 1990). В целом доля половых продуктов от веса самки у *P. ridibundus* и *B. bombina* в 1.5 – 3 раза меньше, чем у видов с преобладающей в течение годового цикла наземной активностью (например, у *Pelobates fuscus* она составляет в среднем 30 – 35%, максимум 40 – 50%) (Ермохин, Табачишин, 2011 а, 2012 б).

Уровень согласованности варьирования веса тела и числа формируемых яиц, а также веса тела и веса половых продуктов, установленные в популяциях в долине р. Медведица в целом соответствуют таковому для других видов Ranidae (коэффициенты корреляции у различных видов японской фауны в указанных парах параметров составляли 0.54 – 0.94 и 0.67 – 0.89 соответственно) (Kuramoto, 1978).

Условия среды, характеризующие нерестовые водоёмы (продолжительность гидропериода, температурный режим) в течение года, предшествующего нересту, оказывают слабое влияние на репродуктивные параметры самок амфибий, относящихся к видам, обитающим вблизи уреза воды. Наибольшее воздействие на формирование этих параметров оказывают различные размерно-весовые параметры (длина тела, живой вес, содержание вещества в теле самки (сухой вес)). Совокупность этих факторов может объяснять около 60 – 80% дисперсии фактических данных (см. табл. 3, 4). Кроме того, у видов с порционным нерестом на вес половых продуктов оказывает некоторое влияние второй по значимости фактор – стадия зрелости овоцитов в момент прибытия в нерестовый водоём (Barandun et al., 1997; Cogălniceanu, Miaud, 2004). Такое влияние может определять у различных *B. bombina* и *P. ridibundus* в популяциях долины р. Медведица от 15 до 30% дисперсии фактических данных (см. табл. 3, 4).

Таким образом, в результате сравнительного анализа репродуктивных параметров популяций *B. bombina* и *P. ridibundus*, нерестящихся на пойменных озёрах в долине р. Медведица (Саратовская область), установлено, что межпопуляционные и межгодовые различия выражены слабо. Наибольшее влияние на число яиц в овариумах и вес половых продуктов оказывают размерные и весовые характеристики самок. Полученные регрессионные связи между длиной тела, весовыми параметрами, с одной стороны, и репродуктивными параметрами, с другой, позволят в значительной степени осуществлять неинвазивные исследования данных видов в процессе долговременных мониторинговых исследований (Ермохин, 2014). Кроме того, количественные данные о весе половых продуктов могут быть использованы при построении представлений о балансе поступления вещества в экосистемы пойменных озёр в ходе нереста бесхвостых амфибий.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамова О. С., Булахов В. Л., Константинова Н. Ф. 1976. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. гос. ун-та. Вып. 6. С. 173 – 181.

Антонюк Э. В., Панченко И. М. 2014. Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области / Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. Рязань : НП «Голос губернии». Вып. 32. 168 с.

Белова З. В. 1959. К изучению плодовитости *Rana ridibunda* Pall. // Учен. зап. Моск. городского пед. ин-та имени В. П. Потемкина. Т. 114, вып. 8. С. 291 – 297.

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

Бобылев Ю. П. 1981. Система репродуктивных адаптаций бесхвостых амфибий Приднепровья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 18 – 19.

Гаранин В. И. 1971. К экологии краснобрюхой жерлянки // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань : Изд-во Казан. ун-та. С. 94 – 104.

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

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2011 а. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. Т. 11, вып. 1/2. С. 28 – 39.

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

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

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. 2012 б. Сравнительная характеристика плодовитости самок *Pelobates fuscus* (Pallas, 1771) в различных популяциях долины р. Медведица (Саратовская область) // Вопросы герпетологии : материалы V съезда Герпетол. о-ва

имени А. М. Никольского. Минск : Право и экономика. С. 88 – 92.

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

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

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

Иванова Н. Л., Жигальский О. А. 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Экология. № 5. С. 361 – 368.

Корн П. С. 2003. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия : стандартные методы для земноводных. М. : Г-во науч. изд. КМК. С. 117 – 127.

Мисюра А. Н. 1986. Эколого-биохимические показатели озерной лягушки и ее значение для прогнозирования состояния популяций в условиях техногенного влияния // Экологические основы воспроизводства биологических ресурсов степного Приднепровья. Днепрпетровск : Изд-во Днепрпетр. ун-та. С. 29 – 32.

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

Смирнов Н. А. 2009. Распространение и особенности экологии озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) в Прут-Днестровском междуречье Украины // Праці Українського герпетологічного товариства. Вып. 2. С. 75 – 80.

Трофимов А. Г. 2013. Репродуктивные особенности вида-вселенца – *Pelophylax ridibundus* в условиях южной тайги // Современная герпетология: проблемы и пути их решения : материалы докл. первой междунар. молодежн. конф. герпетологов России и сопредельных стран / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 144 – 149.

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 Сарат. ун-та. 116 с.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Ермохин М. В. 2015. Современное состояние батрахологической коллекции Зоологического музея Саратовского университета // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 153 – 159.

Barandun J., Reyer H.-U., Anholt B. 1997. Reproductive ecology of *Bombina variegata* : aspects of life history // Amphibia – Reptilia. Vol. 18. P. 347 – 355.

Cogălniceanu D., Măiaud C. 2004. Variation in life history traits in *Bombina bombina* from the lower Danube floodplain // Amphibia – Reptilia. Vol. 25. P. 115 – 119.

Erismis U. C. 2011. Abundance, demography and population structure of *Pelophylax ridibundus* (Anura : Ranidae) in 26-August National Park (Turkey) // North-Western J. of Zoology. Vol. 7, № 1. P. 5 – 16.

Kuramoto M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians // Evolution. Vol. 32, № 2. P. 287 – 296.

Kyriakopoulou-Sklavounou P., Loumbourdis N. 1990. Annual ovarian cycle in the frog, *Rana ridibunda*, in Northern Greece // J. of Herpetology Vol. 24, № 2. P. 185 – 191.

Polis G. A., Anderson W. B., Holt R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology : the dynamics of spatially subsidized food webs // Annual review of Ecology and Systematics. Vol. 28, № 1. P. 289 – 316.

Rafińska A. 1991. Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura : Discoglossidae) : egg size, clutch size and larval period length differences // Biological J. of Linnean Society. Vol. 43, № 3. P. 191 – 210.

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

Regester K. J., Lips K. R., Whiles M. R. 2006. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois // Oecologia. Vol. 147. P. 303 – 314.

Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., Waller R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide // Science. Vol. 306. P. 1783 – 1786.

REPRODUCTIVE PARAMETERS OF *BOMBINA BOMBINA*
AND *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, ANURA) FEMALES
AS FUNCTIONS OF THEIR SIZE AND WEIGHT CHARACTERISTICS

M. V. Yermokhin ¹, V. G. Tabachishin ², G. A. Ivanov ¹, and D. A. Rybal'chenko ¹

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

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

Based on field surveys in 2013 – 2015 of four local populations of *Bombina bombina* and *Pelophylax ridibundus* in spawning lakes in the Medveditsa river valley (Saratov region) it was found that the body length (SVL) and weight of mature females of *B. bombina* and *P. ridibundus* ranged from 31.1 to 49.7 mm and from 63.1 to 138.1 mm; from 2.64 to 8.43 g and from 25.4 to 181.0 g, respectively. The number of eggs formed by these females at the time of their arrival into the spawning pond ranged from 194 to 1430 (an average of 698) and from 821 to 14715 (an average of 5194) for *B. bombina* and *P. ridibundus*, respectively. Absence interpopulation and interannual differences in these parameters have been revealed. Regression models to relate several reproductive parameters (the number of eggs, the sexual product weight) with the body length and weight of the female were obtained. These equations can be used to evaluate the weight of sexual products by means of non-invasive methods for a long-term study of populations of these species. The minimum size-weight characteristics of females that are sufficient to start the synthesis of sexual products were estimated. The basic reproductive parameters of females in the populations studied were compared with those in other parts of the area.

Key words: *Bombina bombina*, *Pelophylax ridibundus*, egg number, sexual product weight.