

Оригинальная статья

УДК 597.833(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-304-322>

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ ПАЛЛАСА (*PELOBATES VESPERTINUS*: ANURA, PELOBATIDAE) ПРИ РАЗВИТИИ ГОЛОВАСТИКОВ В ПЕРЕГРЕТОМ ВОДОЕМЕ

М. В. Ермохин¹✉, В. Г. Табачишин²

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского

Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

Поступила в редакцию 22.03.2024 г., после доработки 28.05.2024 г., принята 29.05.2024 г., опубликована 30.09.2024 г.

Аннотация. Исследование проведено в пяти локальных популяциях *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) в пойме р. Медведица (Россия, Саратовская область, Лысогорский район) в 2009 – 2018 гг. Показано, что половой диморфизм по длине (SDI_L) и весу (SDI_W) тела самцов и самок чесночницы Палласа – широко распространенная особенность популяций *P. vespertinus*, характерная не только для особей, достигших половой зрелости, но и для метаморфов. В популяциях метаморфов половой диморфизм по длине тела составляет в среднем 3%, а по живому весу – 9%. У метаморфов он менее выражен, чем у особей, достигших половой зрелости (в 3 и 4.5 раза соответственно). Уровень развития полового диморфизма может подвергаться существенной трансформации температурными условиями в период развития головастика в нерестовом водоеме. Пороговое значение средней температуры воды за период развития до стадии метаморфоза (MDT_{90}), при котором у метаморфов утрачиваются различия между самцами и самками по длине тела, составляет 18.2°C. На фоне потепления климата в течение последнего десятилетия (2011 – 2020 гг.) происходит значительное расширение площади ареала этого вида, подверженной воздействию аномально высокой температуры воды. Тем не менее, размерно-весовой половой диморфизм даже на стадии метаморфоза вряд ли стоит исключать из числа диагностических признаков вида.

Ключевые слова: чесночница Палласа, половой диморфизм, метаморфы, нерестовый водоем, температурный режим

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (протокол № 9 от 14.05.2024 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Кафедра морфологии и экологии животных Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Ермохин Михаил Валентинович: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru;
Табачишин Василий Григорьевич: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinv@sevin.ru.

Для цитирования. Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Снижение полового диморфизма метаморфов чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*: Anura, Pelobatidae) при развитии головастиков в перегретом водоеме // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 304 – 322. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-304-322>

ВВЕДЕНИЕ

Половой диморфизм по длине и весу тела – широко распространенный диагностический признак среди бесхвостых амфибий, а его отсутствие – скорее исключение из общего правила (Monnet, Cherry, 2002). Причем у большинства видов бесхвостых амфибий имеется хорошо выраженный половой диморфизм по длине тела (*SVL*) с превышением размеров тела у самок по сравнению с самцами (Shine, 1979; Monnet, Cherry, 2002; Kupfer, 2007; Wells, 2007; Nali et al., 2014). Такая направленность полового диморфизма более характерна для видов с взрывным типом нереста (Woolbright, 1983). Однако у некоторых бесхвостых амфибий с подобной репродуктивной стратегией отмечено отсутствие различий по длине тела между самцами и самками на стадиях развития головастиков и метаморфов. Например, это установлено при сравнительном анализе полового диморфизма в равнинных и горных популяциях травяной лягушки *Rana temporaria*, причем межполовые различия больше в популяциях с меньшей продолжительностью периода активности (Miaud et al., 1999).

Напротив, для чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus* Pallas, 1775) отсутствие различий между полами по этому признаку установлено как часть дифференциального диагноза вида (Dufresnes et al., 2019). Это утверждение авторов ревизии рода *Pelobates* противоречит ранее установленным закономерностям (Ermokhin, Tabachishin, 2010; Yermokhin et al., 2016).

Для популяций, ранее относимых к «восточной» форме чесночниц (сейчас *P. vespertinus*), было показано, что половой диморфизм выражен в гораздо большей степени, чем для «западной» формы (*P. fuscus*) (Lada et al., 2005). Отсутствие полового диморфизма в целом не характерно для многих локальных популяций *P. vespertinus* на юго-востоке европейской части России. Например, в большинстве выборок чесночниц из долины р. Медведица (левый приток р. Дон, Лысогорский район, Саратовская область) размерно-весовой диморфизм полов обычно хорошо выражен как у половозрелых особей (соответственно 91 по длине тела и 100% выборок по весу: Yermokhin et al., 2016), так и у метаморфов (Ermokhin, Tabachishin, 2010).

При расчете полового диморфизма половозрелых особей как популяционного показателя значительное влияние на его изменчивость может оказывать возрастная структура полов, участвующих в размножении, а также дифференциация возраста наступления половой зрелости между самцами и самками (Lyarkov et al., 2010). Частым объяснением смещения полового диморфизма у половозрелых особей и преобладания самок по размерам тела считается их более позднее созревание по сравнению с самцами, а следовательно, большее время на соматический рост без затрат на репродукцию (Zhang, Lu, 2013). Поэтому исследование размерного диморфизма у одновозрастных особей, находящихся на стадии метаморфоза, позво-

ляет исключить эти источники изменчивости. Анализ именно этой когорты позволит определить направление и степень влияния ключевых факторов среды в период развития головастика, в частности, температуры воды, а также, отчасти, сократить потенциальное воздействие дифференциальной выживаемости особей разных полов.

Кроме того, проверка гипотезы о наличии размерно-весового диморфизма между полами метаморфов позволяет правильно выбирать методы статистической обработки материала в различных исследованиях экологии популяций. В частности, она помогает решить вопрос о необходимости стратификации выборок, относящихся к разным полам, перед их обработкой.

Развитие яиц и головастика *Pelobates* обычно происходит на мелководьях стоячих водоемов (пойменные озера, пруды и т.д.) с развитой прибрежно-водной растительностью на глубинах около 0.5 м (Nöllert, 1990; Nöllert et al., 2012). Для этого горизонта водной массы характерна выраженная суточная динамика температуры, характерная для временных водоемов (Williams, 1987). Необходимо отметить, что в конце XX – начале XXI в. наблюдается сочетание действия двух существенных для развития амфибий факторов: снижение водности пойменных водоемов на фоне потепления климата. Очевидно, что влияние второго фактора может усиливаться при наличии первого. Высокая межгодовая вариабельность температурных условий в период развития может быть основой для формирования значимых различий по размерам тела и уровню полового диморфизма бесхвостых амфибий сначала в когортах метаморфов, а затем популяций в целом.

Цель статьи – оценить влияние температуры воды в нерестовом водоеме в период развития головастика чесночницы Палласа на уровень полового диморфизма метаморфов по длине и весу тела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методика учета. Были исследованы пять локальных популяций *P. vespertinus* в пойме р. Медведица (Россия, Саратовская область, Лысогорский район, окрестности с. Урицкое) в 2009 – 2018 гг.: на озёрах Садов (51°21'31" с.ш., 44°48'11" в.д.), Лебяжье (51°20'38" с.ш., 44°48'45" в.д.), Кругленькое (51°21'55" с.ш., 44°49'58" в.д.), Черепашье (51°21'52" с.ш., 44°49'05" в.д.), Коблово (51°18'38" с.ш., 44°50'01" в.д.). Выборки метаморфов чесночницы Палласа получены методом отлова линейными заборчиками с ловчими цилиндрами (Corn, 1994) при частичном огораживании нерестового водоёма (Yermokhin, Tabachishin, 2011a). Осмотр ловушек проводили ежедневно один раз в сутки в утренние часы. На основании данных учётов *P. vespertinus* определяли дату прихода первых (начало миграций) в нерестовый водоем, а также дату начала расселения метаморфов в наземные биотопы.

Методика измерений, определения пола и анализа полового диморфизма. Длину тела от кончика морды до анального отверстия (*SVL*) измеряли цифровым штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Живой вес метаморфов (W_{live}) определяли на цифровых веса Kern CM60-2N (Kern & Sohn GmbH, Германия) с точностью

0.01 г. Пол метаморфов определяли неинвазивно по ранее разработанной модели с использованием дискриминантного анализа (Yermokhin et al., 2012).

Метаморфы *Pelobates* способны к вокализации, по характеристикам близкой к специфической для данного вида (Hagen et al., 2016). Поэтому для отдельных особей при попадании в процессе дискриминации в зону неопределенности по значению апостериорной вероятности (около 15% выборки) пол определяли биоакустическим методом. Определение пола по этому признаку возможно, поскольку базовая частота голоса самцов чесночниц существенно ниже, чем у самок (Stănescu et al., 2019). Вокализацию стимулировали легким мануальным воздействием на поверхность спины предварительно увлажненной особи. Половой диморфизм по длине (SDI_L) и весу (SDI_W) тела мы устанавливали по индексу Ловича – Гиббонса (Lovich, Gibbons, 1992).

Методика измерения температуры воды. Для прогноза даты начала нерестовых миграций определяли фактическую температуру окружающей среды (воздуха, воды и почвы в биотопах зимовки чесночниц Палласа). Температуру воздуха на уровне почвы измеряли с точностью до 0.1°C логгерами DT-172 (CEM Instruments India Pvt. Ltd., Kolkata, Индия), которые устанавливали не более, чем в 50 м от нерестового водоёма. Также устанавливали температуру воды в водоёме (на глубине 0.5 м) и почвы в зимовальных биотопах (на глубине 0.5, 1.0 и 1.5 м) с точностью до 0.5°C термхронами iButton DS1921-F5 (Maxim Integrated Products, Inc., San Jose, CA, США). Температуру регистрировали круглосуточно 8 раз с интервалом 3 ч по временной схеме, принятой в сети метеостанций Всемирной метеорологической организации (WMO). Затем рассчитывали среднесуточные значения, минимальную и максимальную температуру воздуха, воды и грунта.

Методика реконструкции фенологических событий. У бесхвостых амфибий, как у эктотермных животных, всегда есть пороговое значение температуры приземного воздуха или почвы, специфичное для конкретного вида, при котором возможен выход особей из состояния оцепенения и начало наземной активности (Oldham, 1969; Reading, 1998). Нерестовые миграции *P. vespertinus* начинались при пороговом значении температуры среды 4.5°C (Yermokhin et al., 2015b; Yermokhin, Tabachishin, 2022a, b, 2023). Такая термобиологическая константа позволила определить ключевые даты годового цикла жизни данного вида бесхвостых амфибий (окончание зимовки и начало нерестовых миграций), а также реконструировать по данным из архивов погоды метеостанций, ближайших к месту проведения исследований, временные ряды этих событий (Green et al., 2016). Применение ретроспективного анализа архивных рядов метеорологических данных – методический прием, который позволяет получить содержательную информацию о трансформации динамики сигнальных факторов, определяющих фенологию эктотермных организмов (Arietta et al., 2020).

В исследованных локальных популяциях *P. vespertinus* в 2009 – 2020 гг. определили фактические значения даты начала нерестовых миграций и выхода на сушу первых метаморфов. Период между этими датами составлял в среднем около 90 сут., что соответствует норме, характерной для этого рода бесхвостых амфибий (Nöllert et al., 2012). За этот период определили среднюю температуру воды в го-

ризонте 0 – 0.5 м (MDT_{90}). Кроме того, рассчитывали среднюю температуру воды за периоды развития головастика с шагом 10 сут. ($MDT_{10} - MDT_{90}$).

Для прогноза даты выхода *P. vespertinus* из состояния зимнего оцепенения и начала нерестовых миграций также получили расчетные значения среднесуточной температуры воды на нерестилищах на глубине 0.5 м и почвы на глубине 1 м как среднюю температуру воздуха за 10 сут. Расчетные значения температуры имели высокую степень сходимости с фактической температурой воды и почвы, измеренной нами термохронами в течение периода полевых исследований на модельных площадках.

Для расчетов метеорологических параметров (среднесуточная температура воздуха, температура воды на нерестилищах и почвы на глубине зимовки амфибий) в других частях ареала использовали архивные данные 8-строчных наблюдений погоды в 1966 – 2020 г. на 288 метеостанциях из двух источников: специализированные массивы для климатических исследований Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – Мировой центр данных (118 метеостанций на территории России: <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>). Кроме того, для периода с 1892 по 1965 г. использовали архивные данные метеостанции Октябрьский городок (http://thermo.karelia.ru/weather/w_history.php?town=okg). Для каждой метеостанции в европейской части России в ареале *P. fuscus* и *P. vespertinus* рассчитали средние значения MDT_{90} за два периода 1966 – 2010 и 2011 – 2020 гг., а для метеостанции Октябрьский городок ежегодные значения этого показателя в 1892 – 2020 гг. Оба вида близки по морфологическим и экологическим признакам, в том числе по пороговым значениям температуры, стимулирующей выход из состояния зимовки и начало нерестовых миграций (*P. fuscus*: Juszczak, 1974; Kowalevski, 1974; Nöllert, 1990; *P. vespertinus*: Yermokhin et al., 2015). Поэтому есть основания считать сходными закономерности их весенней фенологии.

Методика анализа внутривековой динамики температуры воды в период развития головастика. Температуру воды нерестового водоема в горизонте 0 – 0.5 м в период развития головастика (MTD_{90}) в 1892 – 2020 гг. устанавливали расчетным методом. Среднесуточную температуру воды в конкретную дату принимали равной средней температуре воздуха за предыдущие 10 сут. Причем расчетное значение в 2009 – 2020 гг. обладало высокой степенью сходимости и не имело статистически значимых отличий от фактических данных, получаемых с датчиков в нерестовых водоемах в эти годы. Расчетные значения температуры воды за 90 сут. развития сопоставляли с пороговым значением, при котором утрачивается половой диморфизм. Внутривековые тенденции изменения MTD_{90} анализировали методом линейной фильтрации с периодом 10 лет (норма для числа когорт, одновременно входящих в состав популяции *Pelobates*: Nöllert, 1990; Rot-Nikcevic et al., 2001; Nöllert et al., 2012), а для SDI_L – с периодом 30 лет (экологическая норма популяции этого вида).

Методика картографического анализа. Картографический материал обрабатывали с использованием пакета программ ArcMap системы ArcGIS Desktop 10.6.1 (Esri Inc., США). Интерполяцию раstra проводили методом построения сплайна.

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ

Растровую модель поверхности строили в форме изолиний по пороговому значению MDT_{90} , выше которого наблюдается отсутствие полового диморфизма по длине тела для среднего значения этого показателя в 1966 – 2010 и 2011 – 2020 гг.

Методика статистической обработки материала. По размерно-весовым показателям (SVL и W_{live}) для выборок не обнаружено статистически значимых отклонений распределения переменных от нормального (критерий Шапиро – Уилка), поэтому при использовании описательной статистики применяли среднюю арифметическую, стандартное отклонение (SD) и размах варьирования ($min - max$). Выборочные средние сравнивали методом одномерного дисперсионного анализа (one-way ANOVA) при однородных дисперсиях или тот же метод в модификации Уэлча при отсутствии гомогенности дисперсий (критерий Ливена). Значимость отличий соотношения полов от 1:1 проверяли по критерию χ^2 . Статистические различия признавали значимыми при $P < 0.05$.

Согласованность варьирования $MDT_{10} - MDT_{90}$ и индекса полового диморфизма оценивали методом корреляционного анализа (корреляционный анализ, коэффициент корреляции Пирсона, r). Применяли простой регрессионный анализ для проверки степени влияния температуры развития головастика MTD_{90} на уровень развития размерного полового диморфизма. Статистическую значимость общей регрессии оценивали по коэффициенту детерминации (R^2), а линейность связи между параметрами по результатам одномерного дисперсионного анализа (ANOVA). Пороговое значение MTD_{90} , при котором вероятно утрата полового диморфизма метаморфов, установлено при решении полученного регрессионного уравнения относительно значения функции равного 0 (полное отсутствие полового диморфизма).

Статистическую обработку материала выполняли в пакетах программ PAST 3.21 (Hammer et al., 2001) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., ОК, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры метаморфов *P. vespertinus* по длине тела имели большой размах межгодового и межпопуляционного варьирования. Наименьшие средние размеры были характерны для особей, завершавших метаморфоз в популяциях озер Садок в 2009 г. и Черепашье в 2015 г. (23 – 25 мм при весе 1.5 – 2.0 г). В среднем наиболее крупные особи обнаружены на этой стадии развития в популяции озера Кругленькое в 2012 и 2018 гг. (37.5 – 38.7 мм при весе 7 – 8.5 г). Минимальная длина тела самок на стадии метаморфоза составляла 21.0 ($N = 3145$ экз.), а самцов – 21.5 мм ($N = 2916$ экз.); вес – 0.70 и 0.50 г соответственно. В целом максимальные значения длины тела не отличались – 44.0 мм (для самок и самцов), а вес составлял 13.65 и 13.43 г соответственно для самок и самцов (табл. 1).

Половой диморфизм по длине тела варьировал в диапазоне от 0 до 16.3%, а по весу от 0 до 36% с преобладанием по размерам самок в обоих случаях. Следует также отметить, что в 24% выборок самцы были несколько более массивны, по сравнению с самками (0.6 – 2.6% по длине тела и 2 – 16% по весу). Однако такие различия были статистически значимыми всего в одной выборке. Все подобные феномены обнаружены только в 2016 и 2018 гг. Напротив, статистически значимое

преобладание самок по длине и по весу тела были зарегистрированы почти в половине выборок (47%). В шести выборках из девяти с отсутствием полового диморфизма минимальная длина тела самцов (66%), достигших стадии метаморфоза, оказалась равной или даже превышала таковую у самок (см. табл. 1).

Таблица 1. Половой диморфизм метаморфов *Pelobates vespertinus* по размерным (*SVL*) и весовым (*W_{live}*) параметрам в различных локальных популяциях

Table 1. Sexual dimorphism of *Pelobates vespertinus* metamorphs by size (*SVL*) and weight (*W_{live}*) parameters in several local populations

Год / Year	<i>SVL</i> , мм		$\frac{F}{P}$	<i>SDI_L</i> , %	<i>W_{live}</i> , г		$\frac{F}{P}$	<i>SDI_W</i> , %
	Самки / Females	Самцы / Male			Самки / Females	Самцы / Male		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Лебязье / Lebyazhye								
2012	36.4±2.5 27.6–44.0	36.2±2.7 29.0–42.2	0.30 0.59	0.55	5.67±1.54 2.87–2.97	5.59±3.26 2.39–11.64	0.13 0.71	1.43
2013	32.4±2.5 30.7–39.8	32.4±2.5 24.0–40.3	0.10 0.76	0	4.31±1.23 1.80–9.57	4.32±1.12 1.88–9.68	0.008 0.93	0.23
Садок / Sadok								
2009	25.1±1.0 23.2–27.7	23.2±0.9 22.1–28.4	24.92 <0.0001	8.19	1.80±0.20 1.40–2.25	1.45±0.19 1.05–1.75	64.03 <0.0001	24.14
2010	33.6±1.7 29.3–37.6	31.2±1.9 26.6–35.1	160.30 <0.0001	7.69	3.99±0.96 0.70–6.20	2.93±0.89 0.50–4.50	107.9 <0.0001	36.18
2011	29.1±1.8 24.8–34.7	27.8±1.8 21.3–31.9	63.59 <0.0001	4.68	2.74±0.43 2.05–3.90	2.42±0.36 1.35–3.40	86.25 <0.0001	13.22
2012	30.2±2.3 25.6–37.2	29.7±1.7 25.7–33.9	4.28 0.04	1.68	3.05±0.81 1.88–5.65	2.73±0.51 1.64–5.05	17.26 <0.0001	11.72
2013	27.4±1.8 23.3–30.5	26.9±1.8 22.8–30.6	1.69 0.20	1.86	2.22±0.43 1.34–3.09	2.22±0.40 1.50–3.15	0.006 0.94	0
2018	35.9±1.5 29.8–39.4	36.1±1.5 29.3–39.9	1.49 0.22	0.56*	6.23±0.98 3.40–8.46	6.36±1.02 3.63–8.75	1.31 0.25	2.09*
Коблово / Koblovo								
2010	33.6±1.7 29.3–37.6	28.9±1.0 27.1–31.6	32.64 <0.0001	16.26	2.59±0.19 2.25–2.85	2.15±0.25 1.5–2.55	32.83 <0.0001	20.47
Кругленькое / Kruglen'koe								
2011	36.5±1.5 32.1–40.0	34.4±1.9 27.6–38.6	128.90 <0.0001	6.10	5.46±0.55 4.25–7.45	4.87±0.56 1.70–6.85	92.66 <0.0001	12.11
2012	38.7±3.3 29.6–44.0	37.5±3.1 31.1–41.4	4.45 0.04	3.20	8.48±2.49 2.94–12.84	7.01±2.31 3.26–11.44	12.15 0.0006	20.97
2013	26.9±2.1 21.0–37.7	27.0±2.0 23.1–37.0	0.60 0.44	0.37	2.14±0.67 1.13–7.79	2.17±0.64 1.28–6.98	0.54 0.46	1.40
2018	36.9±1.8 28.1–42.3	37.5±1.9 32.8–44.0	9.44 0.002	1.63*	7.27±1.48 2.98–13.65	7.61±1.57 3.11–13.43	4.96 0.03	4.68*
Черепашье / Cherepashie								
2015	25.4±1.5 22.6–29.3	25.3±1.4 21.5–29.5	0.21 0.64	0.40	2.00±0.39 1.37–2.88	2.00±0.27 1.40–2.80	5.95 0.99	0.003
2016	27.9±1.7 25.7–30.2	28.6±1.5 26.7–30.8	0.70 0.42	2.51*	3.11±0.64 2.17–4.16	3.60±0.41 2.38–4.82	1.60 0.23	15.76*
2017	32.8±1.4 30.2–35.1	32.9±1.6 30.2–35.6	0.02 0.86	0.30	5.07±0.59 4.11–5.90	4.95±0.74 4.10–6.71	0.27 0.61	2.42

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2018	$\frac{36.5 \pm 1.3}{31.7-40.4}$	$\frac{36.7 \pm 1.5}{28.6-40.1}$	$\frac{1.26}{0.26}$	0.55*	$\frac{6.97 \pm 0.95}{3.47-9.70}$	$\frac{7.10 \pm 0.98}{3.01-9.08}$	$\frac{1.07}{0.30}$	1.87*

Note. В числителе – среднее арифметическое и его стандартное отклонение, в знаменателе – размах варьирования (*min – max*); Прямым шрифтом даны результаты дисперсионного анализа при гомогенных дисперсиях (one-way ANOVA, *F*-test), курсивом – при отсутствии гомогенности дисперсий (one-way ANOVA, Welch *F*-test); * – в этих выборках длина тела и вес самцов были больше, чем у самок.

Note. The arithmetic mean and its standard deviation in the numerator, the range of variation (*min–max*) in the denominator; The results of analysis of variance with homogeneous variances (one-way ANOVA, *F*-test) and in the absence of homogeneity of variances (one-way ANOVA, Welch *F*-test) are given in straight font and in italics, respectively; * – the body length and weight of males were greater than those of females in these samples.

В популяциях с наибольшими временными диапазонами наблюдений потеря значимости различий между полами по длине и весу тела была характерна в выборках, полученных после 2012 г. В отдельные годы малая водность привела к полному пересыханию нерестового водоема, которое сопровождалось гибелью когорты головастиков бесхвостых амфибий до завершения ими метаморфоза. Такое явление регистрировали в популяциях озер Лебяжье (в 2009 – 2011 гг.), Садок и Кругленькое (в 2014 – 2017 гг.). Эти негативные события нарушили непрерывность временных рядов данных.

Сбалансированность половой структуры когорты метаморфов чесночницы (соотношение полов не имело статистически значимых отличий от 1:1) обнаружена только в половине выборок. В большинстве несбалансированных выборок (в 77.8%) преобладали самки в соотношении 1.17 – 2.33:1, а в выборках со значимым преобладанием самцов соотношение полов было 1:1.69 и 2.76 (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение полов в когорте метаморфов *Pelobates vespertinus* в различных локальных популяциях

Table 2. Sex ratio in the cohort of *Pelobates vespertinus* metamorphs in several local populations

Год / Year	N, экз. /		Соотношение полов / Sex ratio	χ^2 / P
	Самки / Females	Самцы / Male		
Лебяжье / Lebyazhye				
2012	147	95	1.55:1	5.65 / 0.02
2013	923	789	1.17:1	5.25 / 0.02
Садок / Sadok				
2009	36	41	1:1.14	0.17 / 0.68
2010	279	127	2.20:1	29.49 / <0.0001
2011	198	546	1:2.76	89.10 / <0.0001
2012	167	118	1.42:1	4.25 / 0.04
2013	53	49	1.08:1	0.08 / 0.89
2018	174	142	1.23:1	1.62 / 0.20
Коблово / Koblovo				
2010	14	30	1:2.14	3.01 / 0.08
Кругленькое /				
2011	127	215	1:1.69	11.51 / 0.0007
2012	112	48	2.33:1	13.33 / 0.0003
2013	405	389	1.04:1	0.16 / 0.69
2018	277	162	1.71:1	15.33 / <0.0001
Черепашье / Cherepashie				
2015	42	37	1.14:1	0.16 / 0.68
2016	11	5	2.20:1	1.17 / 0.28
2017	19	13	1.46:1	0.57 / 0.45
2018	161	110	1.46:1	4.84 / 0.03

Примечание. Жирным шрифтом показаны уровни значимости $p < 0.05$.

Note. Significance levels of $p < 0.05$ are shown in bold.

Средняя температура воды в нерестовых водоемах сильно варьировала в течение первых 90 сут. личиночного развития чесночниц. Причем изменения уровня полового диморфизма происходили согласованно с этим параметром (коэффициент корреляции Пирсона, $N = 17$, $r = -0.84$, $P < 0.0001$). В течение всего периода развития чесночниц от откладки яиц до метаморфоза эта связь была отрицательной, т.е. чем выше была температура, тем меньше были размерные и весовые различия между самками и самцами. Статистически значимой согласованность варьирования этих показателей становилась по истечении 70 сут. личиночного развития (табл. 3).

Таблица 3. Корреляция уровня полового диморфизма по длине тела (SDI_L) у метаморфов *Pelobates vespertinus* со средней температурой воды за период развития (MDT , °C)
Table 3. Correlation of the sexual dimorphism level by body length (SDI_L) in the metamorphs of *Pelobates vespertinus* with the mean water temperature over the period of development (MDT , °C)

Параметр / Parameter	Период развития, сут. / Development period, days								
	10	20	30	40	50	60	70	80	90
r	-0.34	-0.47	-0.51	-0.61	-0.63	-0.65	-0.68	-0.71	-0.72
P	0.37	0.19	0.16	0.08	0.07	0.06	0.04	0.03	0.03

Примечание. Жирным шрифтом показаны уровни значимости $p < 0.05$.
Note. Significance levels of $p < 0.05$ are shown in bold.

Для проверки того, насколько значительно средняя температура воды за 90 сут. развития головастика (MDT_{90}) предсказывала уровень полового диморфизма (SDI), была использована простая линейная регрессия (табл. 4). Подобранный регрессионный модель была следующей:

$$SDI = 29.319 - 1.609 \times MDT_{90}.$$

Общая регрессия была статистически значимой ($R^2 = 0.66$, $F_{(1, 15)} = 29.68$, $P = 0.00007$). Установлено, что средняя температура за 90 сут. развития головастика значимо предсказывает уровень полового диморфизма ($\beta = -0.815$, $P < 0.0001$).

Таблица 4. Влияние средней температуры воды в течение 90 дней (MDT_{90} , °C) на индекс полового диморфизма по длине тела (SDI_L) метаморф *Pelobates vespertinus*
Table 4. Effect of mean development temperature during 90 days (MDT_{90} , °C) on the sexual size dimorphism index (SDI_L) of *Pelobates vespertinus* metamorphs

Предикторы / Predictors	Коэффициенты / Coefficients	SE	t	P -value
Интерсепт / Intercept	29.319	4.811	6.095	0.00002
MDT_{90}	-1.609	0.295	-5.448	0.00006

Из результатов регрессионного анализа следует, что при увеличении средней температуры воды за 90 сут. развития (MDT_{90}) на 1°C индекс полового диморфизма по длине тела сокращается на 1.61% (см. табл. 4) и становится равным нулю при переходе температуры воды через 18.2°C. Поэтому данное значение температуры воды было принято в качестве порогового при анализе географического пространства полового диморфизма в когорте метаморфов чесночницы Палласа в ареале вида.

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ

Средняя температура воды на мелководьях нерестовых озер в долине р. Медведица в период развития головастика *P. vespertinus* (MDT_{90}) существенно повысилась в начале XXI в. и превысила пороговое значение 18.2°C после 2010 г. (рис. 1). По результатам реконструкции по параметрам регрессионной модели показано, что половой диморфизм метаморфов *P. vespertinus* (SDI) в первой половине XX в. (в период до начала потепления климата) составлял в среднем около 4%. С середины 1960-х гг. наблюдается его постепенное снижение и в течение 2011 – 2020 гг. половой диморфизм был вдвое меньше – около 2% (рис. 2). Причем в конце этого периода рассчитанные по регрессионной модели различия между самцами и самками чесночниц приближались к статистической погрешности измерений (0.3 мм), что соответствует фактическим данным по нескольким популяциям (см. табл. 1).

Сравнение распределения температурных условий развития головастика в европейской части России на фоне глобального потепления в 1966 – 2010 и 2011 – 2020 гг. демонстрирует существенное смещение изотермы 18.2°C к северу и западу (рис. 3). Так, анализ положения этой изотермы до 2010 г. показал, что часть ареала чесночницы Палласа, в которой формировались условия развития головастика, определяющие отсутствие полового диморфизма в период метаморфоза, была относительно компактной. Она располагалась в основном на юго-востоке в европейской части России.

Позднее, к 2020 г., эта площадь существенно расширилась и включала в дополнение к ранее занимаемой территории северные районы Краснодарского края, всю Ростовскую область, изолированный участок ареала на юго-западе и в центре Курской области, восточные районы Белгородской области, всю Воронежскую область, юго-восток Липецкой области, большую часть Тамбовской области, юго-восточные районы Республики Мордовия, Пензенскую область, кроме северо-востока, всю Саратовскую область, приволжские районы Ульяновской области, юг Республики Татарстан (за исключением окрестности метеостанции Чулпаново), всю Самарскую область, юг Республики Башкортостан, всю Оренбургскую об-

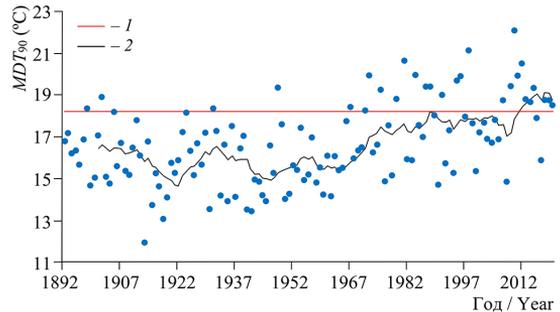


Рис. 1. Средняя температура воды на мелководьях нерестовых озер в долине р. Медведица в период развития головастика *Pelobates vespertinus* (MDT_{90}) в 1892 – 2020 гг. по результатам реконструкции: 1 – пороговое значение температуры воды ($MDT_{90} = 18.2^{\circ}\text{C}$), выше которого наблюдается отсутствие статистических значимых различий по длине тела (SVL) между самцами и самками в период метаморфоза (стадия 45 – 46 по Госнеру); 2 – тренд с линейной фильтрацией за 10 лет

Fig. 1. Mean water temperature in shallow waters of the spawning lakes in the Medveditsa river valley during the developmental period of *Pelobates vespertinus* tadpoles (MDT_{90}) in 1892–2020 (according to the results of our reconstruction): 1 – threshold value of water temperature ($MDT_{90} = 18.2^{\circ}\text{C}$), above which there are no statistically significant differences in body length (SVL) between males and females during metamorphosis (stage 45–46 according to Gosner); 2 – trend with linear filtering for 10 years

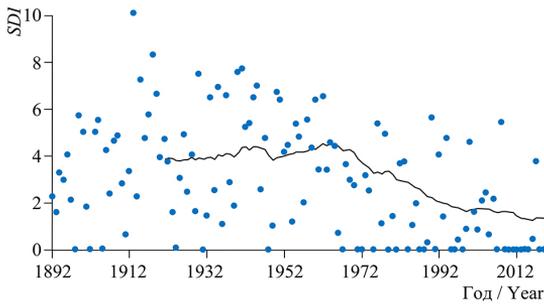


Рис. 2. Половой диморфизм метаморфов *Pelobates vespertinus* (*SDI*) в 1892 – 2020 гг. по результатам реконструкции по регрессионной модели его зависимости от температуры в период развития головастиков; черная линия – тренд с линейной фильтрацией за 30 лет

Fig. 2. Sexual dimorphism (*SDI*) of *Pelobates vespertinus* metamorphs in 1892–2020 according to the results of our reconstruction using a regression model of its temperature dependence during tadpole development; the black line denotes a trend with linear filtering for 30 years

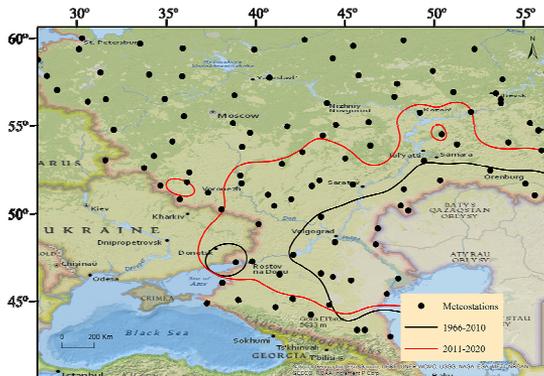


Рис. 3. Географическое смещение изотермы 18.2°C (*MDT*₉₀) в европейской части России и сопредельных территориях, отражающее изменение условий развития головастиков *Pelobates vespertinus* на мелководьях нерестовых водоемов в течение 2011 – 2020 гг. относительно предыдущего периода (1966 – 2010 гг.)

Fig. 3. Geographical shift of the 18.2°C isotherm (*MDT*₉₀) in the European Russia and adjacent territories, reflecting changes in the development conditions of *Pelobates vespertinus* tadpoles in shallow spawning waters during 2011–2020 relative to the previous period (1966–2010)

ласть). К 2020 г. западная граница аномалии проходит по линии Валулки, Липецк, северная – Моршанск, Тамбов, Земетчино, Краснослободск, Кузнецк, Зеленодольск, Казань, Арск, Елабуга, Стерлитамак.

Наибольшее расширение зоны вероятного отсутствия полового диморфизма у метаморфов в условиях перегрева нерестовых водоемов характерно для юго-западной части ареала чесночницы Палласа. Так, по долготе Цимлянска произошло смещение изотермы 18.2°C на 218 км к югу, на 550 км к северу, а по широте – на 380 км к западу. Смещение изотермы на север было наибольшим по долготе метеостанций Россошь (на 475 км), Казань (380 км) и Серноводск (390 км), а наименьшим по долготе Пензы (190 км), а также в Предуралье (по долготе Сорочинска – 130 км и Оренбурга – 140 км). Меньшие сдвиги изотермы на север определялись, очевидно, значительно большей площадью территории, занимаемой лесами, на Приволжской возвышенности.

Во второй половине XX – начале XXI в. не охваченными аномальным повышением температуры воды в нерестовых водоемах в период развития головастиков оказалось Предкавказье (большая часть Краснодарского и Ставропольского краев, а также равнинная часть республик Северного Кавказа (Карачаево-Черкесской, Кабардино-Балкарской, Чеченской, Северной Осетии, Ингушетии и Дагестана).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенного исследования установлено, что половой диморфизм по длине и весу тела характерен не только для половозрелых особей чесночницы Палласа (Ruchin, 2014; Yermokhin et al., 2016), но и для метаморфов. Указанное в дифференциальном диагнозе чесночницы Палласа отсутствие полового диморфизма по длине тела (Dufresnes et al., 2019), вероятно, следует считать полученным в результате методической ошибки. При выполнении теста на сравнение полов большая часть популяционных выборок (7 из 13), включенных в анализ как самцы (Dufresnes et al., 2019, Suppl. Materials, Table S1., 7 last lines), в действительности являются самками (Yermokhin, Tabachishin, 2011b). Причем ранее проведенное сравнение «западной» (*Pelobates fuscus*) и восточной (ныне *P. vespertinus*) форм чесночниц показало, что половой диморфизм более выражен у восточной формы, в том числе и по длине тела (Lada et al., 2005).

Размерно-весовой диморфизм в популяциях долины р. Медведицы лучше выражен у половозрелых особей, чем у метаморфов. Половой диморфизм особей, достигших половой зрелости и принимающих участие в размножении, практически всегда в пользу самок (Yermokhin et al., 2016), и взрослые особи по уровню полового диморфизма отличаются от сеголетков в среднем в три раза (9 против 3%; ANOVA, *F*-критерий: $F_{1, 36} = 13.69$, $P = 0.0007$), а по живому весу – 4.5 раза (41 против 9%; ANOVA, *F* критерий Уэлча при негомогенных дисперсиях: $F_{33,52} = 51.96$, $P < 0.0001$).

Впрочем, развитие головастика в условиях перегрева нерестового водоема ($MDT_{90} > 18.2$ °C) может вести к утрате различий между полами по этим признакам. В течение последнего десятилетия (2011 – 2020 гг.) на фоне потепления климата произошло существенное расширение территории в пределах ареала вида, в которой в нерестовых водоемах складываются именно такие условия. Изотерма с $MDT_{90} = 18.2$ °C существенно сместилась к западу и к северу, а на отдельных участках, например в междуречье Волги и Камы, вероятно почти достигла северной границы ареала (см. рис. 3).

Степень полового размерного диморфизма у многих других видов животных также может быть подвержена влиянию экологических факторов (Shine, 1989). Локально действующие погодные и климатические факторы могут оказывать влияние на формировании размеров особей амфибий, определяя значительную часть их вариации (Romano, Ficetola, 2010), а также на уровень развития полового диморфизма (Schäuble, 2004). Большинство исследований показывает значимую отрицательную корреляцию температуры развития с размерами тела метаморфов бесхвостых амфибий (Berven, 1982; Atkinson, 1994; Angilletta, 2009). Сходные закономерности подтверждаются данными авторов статьи: наибольшие линейные и весовые размеры получены для метаморфов, развивавшихся в годы с аномально высоким уровнем паводка и заполнением котловин нерестовых водоемов более холодными паводковыми водами (2012 и 2018 гг.: см. табл. 1).

Для многих видов бесхвостых амфибий характерны наибольшие перспективы выживания более крупных особей, причем прошедших метаморфоз раньше остальных (Smith, 1987). Эта особенность позволяет предполагать дифференци-

альную выживаемость лишь наиболее крупных особей мужского пола (сопоставимых по размеру тела с самками) в условиях перегрева нерестового водоёма как одну из возможных причин утраты полового диморфизма на стадии метаморфоза.

В целом для популяций холоднокровных животных наблюдается прямая связь между величиной полового диморфизма и размерами особей (Adams et al., 2020). Эта закономерность известна как правило Ренша (Rensch, 1950) и у бесхвостых амфибий выражена относительно редко, нерегулярно, в основном у видов с самками, преобладающими по размеру над самцами (Han, Fu, 2013). Однако в популяциях чесночницы Палласа она не находит подтверждения, по крайней мере, для когорты метаморфов. Отсутствует согласованность варьирования уровня полового диморфизма (SDI_L) с размерами тела (коэффициент корреляции Пирсона, $r: P = 0.88$), что вполне сопоставимо с результатами, полученными для некоторых других видов бесхвостых амфибий (Lyarkov, 2012; Liao et al., 2013).

Особый интерес вызывает гипотеза о сроках возникновения размерных различий между головастиками в ходе их развития, которые, вероятно, появляются не раньше начала морфологической и функциональной дифференцировки гонад. Для большинства видов бесхвостых амфибий базовым типом скорости дифференциации яичников принят ход этого процесса, характерный у *Rana temporaria* (Ogielska, Kotusz, 2003). При таком типе скорости половая дифференциация гонад этого вида бесхвостых амфибий наступает по истечении около 78% от общей длительности развития головастиков до достижения стадии 45 – 46 по Госнеру (завершение метаморфоза). Применение такого соотношения к развитию чесночниц позволяет предполагать, что половая дифференциация гонад у головастиков происходит после прохождения более 60 сут. от оплодотворения яиц. Корреляционный анализ полового диморфизма по длине тела со средней температурой за период развития показал, что статистически значимое согласованное варьирование двух параметров начинает формироваться именно в этом диапазоне времени (см. табл. 3). Полученные закономерности хорошо согласуются с гипотезой о наличии периода особой чувствительности к инверсии пола при формировании гонад (thermosensitive period, TSP) не только у рептилий (Charnier, 1966; Lance, 2009), но и у бесхвостых амфибий (Flament et al., 2011).

Вероятной причиной сокращения полового диморфизма у чесночницы Палласа также может быть реверсия пола (несоответствие фенотипического и генотипического пола). Это явление довольно широко распространено среди бесхвостых амфибий. Так, в популяциях *Pelobates fuscus* на севере Франции прецедент реверсии предполагался из-за аномального соотношения полов среди особей, принимавших участие в размножении (в двух из семи когорт присутствовали почти исключительно самцы: Eggert, Guyétant, 1999).

Одной из наиболее частых причин реверсии пола у бесхвостых амфибий считается аномально высокая температура воды в нерестовом водоеме в период развития головастиков (Witschi, 1929; Piquet, 1930; Uchida, 1937; Dournon et al., 1990; Wallace et al., 1999; Chardard et al., 2004; Eggert, 2004; Flament, 2016). В конце XX в. еще высказывались сомнения в возможности регулярного действия температуры, выходящей за пределы нормы, на развитие головастиков конкретного вида настолько, что она способна повлиять на определение пола не только в лаборатор-

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ

ном эксперименте, но и в природной среде (Hayes, 1998). Однако на фоне современного феноменального уровня потепления в умеренных широтах роль этого фактора уже не отрицается. Очевидно, что он будет только усиливаться и может оказать существенное влияние на баланс генотипических полов в популяциях, а также на перспективы их выживания (Flament et al., 2011; Bókony et al., 2017; Ruiz-García et al., 2021; Ujszegi et al., 2022).

В настоящее время при формировании выборок и анализе размерного полового диморфизма в популяциях экологи практически всегда опираются на фенотипическое определение пола. Однако неизвестно сохраняют ли метаморфы бесхвостых амфибий с реверсией пола размерно-весовые параметры генотипического пола. Если самки после реверсии пола, формируя гонады самцов, сохраняют размерные и весовые признаки генотипического пола, можно предполагать использование в исследованиях нестратифицированных по генотипическому полу выборок и, как следствие, существенное влияние такого дизайна исследования на уровень размерного диморфизма между фенотипическими (но не генотипическими) полами в популяциях амфибий.

При высыхании нерестового водоема, в котором происходит развитие головастиков амфибий, кроме роста температуры воды неизбежно происходит сопряженное с ним увеличение концентрации солей. В ходе экспериментального исследования Lambert et al. (2017) установили еще один экологический фактор, способный устранять размерно-весовой половой диморфизм метаморфов: увеличенная концентрация хлоридов при развитии головастиков *Rana sylvatica* в водоеме с подстилкой из листьев дуба (что соответствует условиям наших модельных нерестовых водоемов чесночниц).

Таким образом, половой диморфизм по длине и весу тела самцов и самок чесночницы Палласа – широко распространенная особенность популяций этого вида бесхвостых амфибий, характерная не только для особей, достигших половой зрелости, но и для метаморфов. Однако уровень его развития может подвергаться существенной трансформации температурными условиями в период развития головастика в нерестовом водоеме. Тем не менее, отсутствуют достаточные основания для исключения размерно-весового диморфизма даже на стадии метаморфов из числа диагностических признаков вида. Пороговое значение средней температуры за период развития до стадии метаморфоза, при котором у метаморфов утрачивается половой диморфизм, составляет 18.2°C. На фоне потепления климата в течение последнего десятилетия (2011 – 2020 гг.) происходит значительное расширение площади ареала этого вида, подверженной воздействию аномально высокой температуры воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Adams D. C., Glynne E., Kaliontzopoulou A. Interspecific allometry for sexual shape dimorphism: Macroevolution of multivariate sexual phenotypes with application to Rensch's Rule. *Evolution*, 2020, vol. 74, iss. 9, pp. 1908–1922. <https://doi.org/10.1111/evo.14049>

Angilletta M. J. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford, Oxford University Press, 2009. 302 p.

- Arietta A. Z. A., Freidenburg L. K., Urban M. C., Rodrigues S. B., Rubinstein A., Skelly D. K. Phenological delay despite warming in wood frog *Rana sylvatica* reproductive timing: A 20-year study. *Ecography*, 2020, vol. 43, iss. 12, pp. 1791–1800. <https://doi.org/10.1111/ecog.05297>
- Atkinson D. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 1994, vol. 25, pp. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3)
- Berven K. A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* II. An experimental analysis of larval development. *Oecologia*, 1982, vol. 52, iss. 3, pp. 360–369.
- Bókony V., Kövér S., Nemesházi E., Liker A., Székely T. Climate-driven shifts in adult sex ratios via sex reversals: The type of sex determination matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2017, vol. 372, iss. 1729, article no. 20160325. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0325>
- Chardard D., Penrad-Mobayed M., Chesnel A., Pieau C., Dournon C. Thermal sex reversals in amphibians. In: Valenzuela N., Lance V. A., eds. *Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates*. Smithsonian, Smithsonian Institution Scholarly Press, 2004, pp. 59–67 <https://doi.org/10.5479/si.9781944466213>
- Charnier M. Action of temperature on the sex ratio in the *Agama agama* (Agamidae, Lacertilia) embryo. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de Ses Filiales*, 1966, vol. 160, pp. 620–622.
- Corn P. S. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L.-A., Foster M. S., eds. *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Washington, Smithsonian Institution Press, 1994, pp. 109–117.
- Dournon C., Houillon C., Pieau C. Temperature sex-reversal in amphibians and reptiles. *International Journal of Developmental Biology*, 1990, vol. 34, pp. 81–92.
- Dufresnes C., Strachinis I., Tzoras E., Litvinchuk S. N., Denoël M. Call a spade a spade: Taxonomy and distribution of *Pelobates*, with description of a new Balkan endemic. *ZooKeys*, 2019, vol. 859, pp. 131–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.859.33634>
- Eggert C. Sex determination: The amphibian models. *Reproduction Nutrition Development*, 2004, vol. 44, no. 6, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1051/rnd:2004062>
- Eggert C., Guyétant R. Age structure of a spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) population. *Copeia*, 1999, vol. 1999, no. 4, pp. 1127–1130. <https://doi.org/10.2307/1447991>
- Ermokhin M. V., Tabachishin V. G. Size and sex structure dynamics of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) toadlets in the Medveditsa River floodplain. *Current Studies in Herpetology*, 2010, vol. 10, iss. 3–4, pp. 101–108 (in Russian).
- Flament S. Sex reversal in amphibians. *Sexual Development*, 2016, vol. 10, iss. 5–6, pp. 267–278. <https://doi.org/10.1159/000448797>
- Flament S., Chardard D., Chesnel A., Dumond H. Sex determination and sexual differentiation in amphibians. In: Norris D. O., Lopez K. H., eds. *Hormones and Reproduction of Vertebrates. Vol. 2: Amphibians*. London, Academic Press, 2011, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-374931-4.10001-x>
- Green T., Das E., Green D. M. Springtime emergence of overwintering toads, *Anaxyrus fowleri*, in relation to environmental factors. *Copeia*, 2016, vol. 104, iss. 2, pp. 393–401. <https://doi.org/10.1643/CE-15-323>
- Hagen ten L., Rodríguez A., Menke N., Göcking C., Bisping M., Frommolt K.-H., Ziegler T., Bonkowski M., Vences M. Vocalizations in juvenile anurans: Common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) regularly emit calls before sexual maturity. *The Science of Nature*, 2016, vol. 103, iss. 9–10, article no. 75. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1401-0>
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ

- Han X., Fu J. Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 2013, vol. 13, iss. 1, article no. 27. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-27>
- Hayes T. B. Sex determination and primary sex differentiation in amphibians: Genetic and developmental mechanisms. *Journal of Experimental Zoology*, 1998, vol. 281, iss. 5, pp. 373–399.
- Juszczyk W. *Плaзы и Гaды Краjowe*. Warszawa, PWN, 1974. 721 p.
- Kowalewski L. Observations on the phenology and ecology of amphibia in the region of Częstochowa. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1974, vol. 19, pp. 391–460.
- Kupfer A. Sexual size dimorphism in amphibians: an overview. In: Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Szekely T., eds. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. New York, Oxford University Press, 2007, pp. 50–59.
- Lada G. A., Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Morphological variation in two cryptic forms of the common Spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe. *Russian Journal of Herpetology*, 2005, vol. 12, suppl., pp. 53–56.
- Lambert M. R., Stoler A. B., Smylie M. S., Relyea R. A., Skelly D. K. Interactive effects of road salt and leaf litter on wood frog sex ratios and sexual size dimorphism. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2017, vol. 74, iss. 2, pp. 141–146. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0324>
- Lance V. A. Is regulation of aromatase expression in reptiles the key to understanding temperature-dependent sex determination? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 2009, vol. 311A, iss. 5, pp. 314–322. <https://doi.org/10.1002/jez.465>
- Liao W. B., Zeng Y., Zhou C. Q., Jehle R. Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers Zoology*, 2013, vol. 10, article no. 10. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-10>
- Lovich J. E., Gibbons J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging*, 1992, vol. 56, iss. 3, pp. 269–281.
- Lyapkov S. M. Geographical variability and sex differences in body length and age composition in grass frog: Formation and patterns of manifestation. *Principles of Ecology*, 2012, vol. 1, no. 2, pp. 22–44 (in Russian).
- Lyapkov S. M., Kornilova M. B., Marchenkovskaya A. A., Missura A. N., Gasso V. Y. Peculiarities of age composition, size sexual differences and reproductive characteristics in *Rana arvalis* populations from southern part of the range. In: Dujsebajeva T. N., ed. *Herpetological Researches in Kazakhstan and Adjacent Countries*. Almaty, ACBK–SOPK, 2010, pp. 150–165 (in Russian).
- Miaud C., Guyétant R., Elmgrey J. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): A literature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology*, 1999, vol. 249, iss. 1, pp. 61–73. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01060.x>
- Monnet J. M., Cherry M. I. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2002, vol. 269, iss. 1507, pp. 2301–2307. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2170>
- Nali R. C., Zamudio K. R., Haddad C. F. B., Prado C. P. A. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, 2014, vol. 184, iss. 6, pp. 727–740. <https://doi.org/10.1086/678455>
- Nöllert A. Die Knoblauchkröte. *Neue Brehm-Bücherei*, 1990, Bd. 561. 144 S.
- Nöllert A., Grossenbacher K., Laufer H. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – Knoblauchkröte. In: Grossenbacher K., ed. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 5/I, *Froschlurche (Anura) I*. Wiebelsheim, AULA-Verlag GmbH, 2012, pp. 465–562.
- Ogielska M., Kotusz A. Pattern and rate of ovary differentiation with reference to somatic development in anuran amphibians. *Journal of Morphology*, 2003, vol. 259, iss. 1, pp. 41–54. <https://doi.org/10.1002/jmor.10162>

- Oldham R. S. Initiation of breeding behavior in the American toad, *Bufo americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, 1969, vol. 47, pp. 1083–1108.
- Piquet J. Détermination du sexe chez les batraciens en fonction de la température. *Revue Suisse de Zoologie*, 1930, vol. 37, pp. 173–281.
- Reading C. J. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia*, 1998, vol. 117, iss. 4, pp. 469–475. <https://doi.org/10.1007/s004420050682>
- Rensch B. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1950, Bd. 1, S. 58–69.
- Romano A., Ficetola G. F. Ecogeographic variation of body size in the spectacled salamanders (*Salamandrina*): Influence of genetic structure and local factors. *Journal of Biogeography*, 2010, vol. 37, iss. 12, pp. 2358–2370. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02369.x>
- Rot-Nikcevic I., Sidorovsca V., Dzukic G. V., Kalezic M. L. Sexual size dimorphism and life history traits of two European Spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry. *Annales, Series Historia Naturalis*, 2001, vol. 11, iss. 1, pp. 107–120.
- Ruchin A. B. Ecology of amphibians and reptiles of Mordovia. Report 1. Pallas' spadefoot, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771). *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*, 2014, vol. 12, pp. 337–349 (in Russian).
- Ruiz-García A., Roco, Á. S., Bullejos M. Sex differentiation in amphibians: Effect of temperature and its influence on sex reversal. *Sexual Development*, 2021, vol. 15, iss. 1–3, pp. 157–167. <https://doi.org/10.1159/000515220>
- Schäuble C. S. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, vol. 82, iss. 1, pp. 39–56.
- Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia*, 1979, vol. 1979, iss. 2, pp. 297–306. <https://doi.org/10.2307/1443418>
- Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 1989, vol. 64, iss. 4, pp. 419–461. <https://doi.org/10.1086/416458>
- Smith D. C. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*, 1987, vol. 68, iss. 2, pp. 344–350. <https://doi.org/10.2307/1939265>
- Stănescu F., Forti L. R., Cogălniceanu D., Márquez R. Release and distress calls in European spadefoot toads, genus *Pelobates*. *Bioacoustics*, 2019, vol. 28, iss. 3, pp. 224–238. <https://doi.org/10.1080/09524622.2018.1428116>
- Uchida T. Studies on the sexuality of amphibia III. Sex-transformation in *Hynobius retardus* by the function of high temperature. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University, Series VI. Zoology*, 1937, vol. 6, pp. 59–71.
- Ujszegi J., Bertalan R., Ujhegyi N., Verebélyi V., Nemeszázi E., Mikó Z., Kásler A., Herczeg D., Szederkényi M., Vili N., Gál Z., Hoffmann O. I., Bókony V., Hettyey A. “Heat waves” experienced during larval life have species-specific consequences on life-history traits and sexual development in anuran amphibians. *Science of The Total Environment*, 2022, vol. 835, article no. 155297. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155297>
- Wallace H., Badawy G. M. I., Wallace B. M. N. Amphibian sex determination and sex reversal. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1999, vol. 55, iss. 7, pp. 901–909. <https://doi.org/10.1007/s000180050343>
- Wells K. D. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago, University of Chicago Press, 2007. 1400 p.
- Williams D. D. *The Ecology of Temporary Waters*. Dordrecht, Springer, 1987. 206 p.
- Witschi E. Studies on sex differentiation and sex determination in amphibians II. Sex reversal in female tadpoles of *Rana sylvatica* following application of high temperature. *Journal of Experimental Zoology*, 1929, vol. 52, pp. 267–291.

СНИЖЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА МЕТАМОРФОВ ЧЕСНОЧНИЦЫ

Woolbright L. L. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *American Naturalist*, 1983, vol. 121, iss. 1, pp. 110–119.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Abundance accounting result convergence of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) migrating toadlets at full and partial enclosing of a spawning waterbody by drift fences with pitfalls. *Current Studies in Herpetology*, 2011a, vol. 11, iss. 3–4, pp. 121–131 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Reproductive parameters of females *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) as functions of size and weight characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2011b, vol. 11, iss. 1–2, pp. 28–39 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the spawning migrations of spadefoot toads (*Pelobates*, Anura): Distribution in the European Russia and the phenomenon scale in 2020. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022a, no. 1, pp. 3–16 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-3-16>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the Southeastern European Russia and anomalies of the phenology of spawning migrations of the Pallas' spadefoot toad *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia). *Russian Journal of Herpetology*, 2022b, vol. 29, no. 4, pp. 206–214.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Environmental predictors of the onset of spawning migration in *Pelobates vespertinus* (Anura: Pelobatidae). *South American Journal of Herpetology*, 2023, vol. 29, pp. 18–26. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-21-00003.1>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Bogoslovsky D. S., Ivanov G. A. Noninvasive sex determination of spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) toadlets by morphometric and weigh characteristics. *Current Studies in Herpetology*, 2012, vol. 12, iss. 1–2, pp. 40–48 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Body condition dynamics of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) toadlets during their migration from spawning waterbodies. *Current Studies in Herpetology*, 2015a, vol. 15, iss. 1–2, pp. 39–54 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast). *Biology Bulletin*, 2015b, vol. 42, no. 10, pp. 931–936. <https://doi.org/10.1134/S1062359015100040>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Long-term dynamics of the size-weight and sexual structure in populations of *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) in the Medveditsa River valley (Saratov Region). *Current Studies in Herpetology*, 2016, vol. 16, iss. 3–4, pp. 113–122 (in Russian).

Zhang L., Lu X. Sexual size dimorphism in anurans: Ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evolutionary Biology*, 2013, vol. 40, iss. 1, pp. 84–91. <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9187-2>

**Sexual dimorphism of the Pallas spadefoot toad
(*Pelobates vespertinus*: Anura, Pelobatidae) metamorphs
is reduced when tadpoles are developed in an overheated water body**

M. V. Yermokhin ¹✉, V. G. Tabachishin ²

¹ *Saratov State University*

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

² *Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*

24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

Received: March 22, 2024 / revised: May 28, 2024 / accepted: May 29, 2024 / published: September 30, 2024

Abstract. Our survey was carried out in five local populations of *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) in the floodplain of the Medveditsa river (Russia, Saratov region, Lysogorsky district) in 2009–2018. We have found that the sexual dimorphism in body length (SDI_L) and weight (SDI_W) of males and females of the Pallas spadefoot toad is a widespread feature of populations of this anuran amphibian species, characteristic not only among sexually mature individuals, but also among metamorphs. In metamorph populations, sexual dimorphism averages 3% and 9% in body length and live weight, respectively. It is less pronounced in metamorphs than in sexually matured individuals (by 3 and 4.5 times, respectively). The sexual dimorphism development level may undergo a significant transformation by temperature conditions during the tadpole development period in the spawning lake. The threshold value of the average temperature for the period of development up to the stage of metamorphosis (MDT_{90}), at which any differences between males and females in body length are lost in metamorphs, is 18.2°C. Against the background of climate warming over the past decade (2011–2020), there has been a significant expansion of the range area of this species, which is exposed to abnormally high water temperatures. Nevertheless, size–weight sexual dimorphism, even at the stage of metamorphosis, should hardly be excluded from the list of diagnostic characters of the species.

Keywords: Pallas spadefoot toad, sexual dimorphism, metamorphs, spawning pond, temperature regime

Ethics approval and consent to participate. Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of Saratov State University (protocol No. 9 dated May 14, 2024).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Sexual dimorphism of the Pallas spadefoot toad (*Pelobates vespertinus*: Anura, Pelobatidae) metamorphs is reduced when tadpoles are developed in an overheated water body. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 304–322 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-304-322>

✉ *Corresponding author.* Department of Animal Morphology and Ecology, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mikhail V. Yermokhin: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru; Vasily G. Tabachishin: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinv@sevin.ru.