

УДК 595.6

ЗМІНИ ВІДНОШЕНЬ МОРФОЛОГІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ В ОНТОГЕНЕЗІ *RANA KLEPTON ESCULENTA* (AMPHIBIA)

Ф. Ф. Куртяк

Зміни відношень морфологічних показників в онтогенезі Rana kl. esculenta (Amphibia). — Ф. Ф. Куртяк. — Вивчено зміни індексів основних морфологічних промірів по відношенню до довжини тіла Rana kl. esculenta. Відмічено, що лише індекси: T./C.int., L.c./L.o. є достатньо стійкими протягом онтогенезу і можуть бути використані для визначення особин даного виду різних вікових груп. Складені емпіричні рівняння залежностей всіх досліджених індексів від довжини тіла тварин.

Ключові слова: земноводні, індекси, онтогенез, морфологія.

Адреса: Ужгородський національний університет, кафедра зоології, вул. А.Волошина, 54, м. Ужгород, 88000, Україна, e-mail: kurtyak@bk.ru.

Change of attitudes of morphological parameters in ontogenesis of Rana kl. esculenta (Amphibia). — F. Kurtyak. — Changes of indexes of the basic morphological measurements relatively to body length of Rana kl. esculenta were studied. It was concluded, that only T./C.int., L.c./L.o. are rather stable during ontogenesis and may be used for determination of this species difference age group. The equations of relations of all studied relations from long bodies animal are compounded.

Key words: amphibians, indexes, ontogenesis, morphology.

Address: Uzhgorod State University, Department of Zoology, Voloshin st. 54, Uzhgorod, 88000 Ukraine. e-mail: kurtyak@bk.ru.

Вступ

Комплекс зелених жаб Західної Палеарктики складається з двох політипних видів: ставкової (*Rana lessonae* Camerano, 1882) і озерної (*Rana ridibunda* Pall., 1771) жаб і виду гібридогенного походження *Rana esculenta* L., 1758 [1, 2, 7–12, 17]. Попри широке вивчення даного комплексу питання, пов'язані з географічним поширенням, морфогенезом і гаметогенезом гібридів, до цього часу залишаються не дослідженими [11].

Так, не до кінця з'ясована діагностика даних видів за морфологічними маркерними ознаками. Найбільш поширеним способом встановлення видової приналежності є ідентифікація батьківських видів і гібридів за пропорціями довжин задніх кінцівок [1, 12–14], проте, дослідженнями останніх років на основі генетично маркованої серії зелених жаб доведено, що дані показники у гібридів та батьківських видів трансгресують [11]. Є необхідність розробляти такі морфологічні індекси, які давали б значний відсоток надійності при визначенні як музейних матеріалів, так і жаб у природних умовах, враховуючи при цьому можливу географічну мінливість та вікові зміни окремих індексів і промірів [11, 13].

Таким чином, навіть використовуючи індекси морфологічних промірів, які, як відомо [15] є стій-

кими і надійними, внаслідок змін в онтогенезі не завжди можливо розрізнити види.

Ще П. В. Терентьев [14, 15, 16] звернув увагу на так звану “еволюцію” індексів. В подальшому, дослідження змін індексів в онтогенезі було продовжено [6], але широкого застосування вони не отримали. Разом з тим, дослідженнями Г.Є. Гончаренко [3, 4, 5] було встановлено залежність довжини тіла деяких земноводних від їх віку, що значно полегшило визначення вікових груп амфібій у біологічних дослідженнях, де немає потреби застосовувати методи високої точності.

Метою нашої роботи було вивчення варіації морфологічних промірів та індексів в онтогенезі *Rana kl. esculenta* з одностатевих гібридних популяцій рівнинного Закарпаття.

Матеріали і методи

Основою для роботи слугував матеріал зібраний протягом 2001–2002 років на території Закарпатської низовини. Оброблено 81 особину *Rana kl. esculenta*. Виміри проведено на зразках, генетичне маркування яких проведено у Відділі еволюційних та генетичних основ систематики Інституту зоології НАН України д.б.н. С.В. Межжеріном та

к.б.н. С.Ю. Морозовим-Леоновим, яким автор висловлює щире подяку.

В якості ідентифікаційних ознак нами використано такі виміри: довжина тіла (L. – *Longitudo corporis*), довжина голови (L.c. – *Longitudo capitis*), довжина морди (D.r.o. – *Distantia rostri oculi*), відстань між передніми краями очних отворів (Sp.oc. – *Spatium oculis*), довжина ока (L.o. – *Longitudo oculi*), ширина повіки (Lt.p. – *Latitudo palpebrae*), ширина голови (Lt.c. – *Latitudo capitis*), проміжок між повіками (Sp.p. – *Spatium palpebralis*), довжина барабанної перетинки (L.tym. – *Longitudo tympani*), довжина стегна (F. – *Longitudo femoris*), довжина гомілки (T. – *Longitudo tibiae*), довжина додаткової гомілки (C.s. – *Longitudo crus secundarius*), довжина першого пальця (D.p. – *Digitus primus*), довжина внутрішнього п'яткового горба (C.i., C. int. – *Callus internus*) [1].

Всі проміри в роботі наведені в міліметрах.

В діагностиці і при описі представників родини Ranidae використовуються наступні індекси, що складені на основі наведених вище промірів – L.c./Lt.c., L.c./L.o., L.o./L.tym., L.c./D.r.o., Sp.oc./D.r.o., D.p./C.i., T./C.i., L./T., F./T., L./F.+T. – та мультиплікативний індекс I^x [13]:

$$I^x = a^2 * b / c^2 * d, \text{ де } a = T, b = D.p., c = C.i., d = C.s.$$

Таблиця 1. Зміни середніх значень індексів (*Mean*) їх стандартні похибки (*s.e.*) та ліміти (*min-max*) для різних розмірних груп *Rana kl. esculenta* [Table 1. Change of average values of indexes (*Mean*), their standard errors (*s.e.*) and limits (*min-max*) for different dimensional groups *Rana kl. esculenta*]

Groups (n)	L.	F./T.	Ix	L.c./Lt.c.	L.c./L.o.	L.o./L.tym.
1 (23)	<u>27,62±0,65</u>	<u>1,01±0,01</u>	<u>32,83±1,23</u>	<u>1,45±0,04</u>	<u>3,98±0,08</u>	<u>1,56±0,05</u>
	23,45–32,75	0,90–1,20	24,59–41,95	1,12–1,70	3,17–4,96	1,21–1,97
2 (15)	<u>37,25±0,73</u>	<u>1,04±0,02</u>	<u>34,79±1,17</u>	<u>1,41±0,04</u>	<u>4,25±0,11</u>	<u>1,43±0,04</u>
	33,3–42,25	0,92–1,17	27,48–41,78	1,13–1,69	3,59–5,04	1,20–1,73
3 (3)	<u>49,03±1,70</u>	<u>1,02±0,01</u>	<u>33,50±3,96</u>	<u>1,12±0,07</u>	<u>3,91±0,27</u>	<u>1,43±0,12</u>
	46,4–52,2	1,01–1,03	25,63–38,11	1,05–1,25	3,54–4,43	1,19–1,55
4 (6)	<u>58,46±1,49</u>	<u>1,02±0,02</u>	<u>34,39±2,23</u>	<u>1,18±0,03</u>	<u>4,19±0,19</u>	<u>1,41±0,05</u>
	53,85–62,7	0,95–1,06	28,19–41,84	1,13–1,31	3,60–4,91	1,26–1,61
5 (12)	<u>68,72±0,74</u>	<u>1,03±0,01</u>	<u>30,37±1,25</u>	<u>1,15±0,04</u>	<u>4,71±0,22</u>	<u>1,28±0,05</u>
	64,3–72,7	0,95–1,12	24,46–39,41	0,92–1,41	3,11–5,76	0,98–1,55
6 (12)	<u>78,14±0,77</u>	<u>1,05±0,02</u>	<u>29,73±1,12</u>	<u>1,25±0,04</u>	<u>5,25±0,09</u>	<u>1,33±0,03</u>
	73,4–82,4	0,94–1,15	24,11–36,95	0,94–1,50	4,71–5,67	1,16–1,48
7 (2)	<u>86,98±3,98</u>	<u>1,13±0,02</u>	<u>25,11±1,62</u>	<u>1,13±0,09</u>	<u>4,96±1,24</u>	<u>1,37±0,16</u>
	83,0–90,95	1,11–1,15	23,49–26,73	1,04–1,22	3,71–6,20	1,21–1,53

Продовження таблиці 1.

Groups (n)	L.c./D.r.c.	Sp.oc./D.r.c.	D.p./C.int.	T./C.int.	L./T.	L./F.+T.
1 (23)	<u>3,10±0,09</u>	<u>1,01±0,03</u>	<u>2,28±0,06</u>	<u>7,99±0,16</u>	<u>2,40±0,03</u>	<u>13,95±0,31</u>
	2,13–4,03	0,76–1,32	1,94–2,92	6,78–9,57	2,23–2,71	11,27–16,50
2 (15)	<u>3,12±0,09</u>	<u>0,93±0,02</u>	<u>2,39±0,06</u>	<u>8,40±0,16</u>	<u>2,25±0,02</u>	<u>18,72±0,38</u>
	2,49–3,74	0,82–1,07	1,80–2,65	7,54–9,47	2,12–2,45	16,46–22,02
3 (3)	<u>2,79±0,22</u>	<u>0,89±0,04</u>	<u>2,28±0,15</u>	<u>8,18±0,35</u>	<u>2,06±0,09</u>	<u>25,92±1,64</u>
	2,42–3,18	0,82–0,97	2,03–2,54	7,50–8,65	1,92–2,23	23,91–29,16
4 (6)	<u>2,80±0,04</u>	<u>0,87±0,05</u>	<u>2,36±0,08</u>	<u>8,50±0,32</u>	<u>2,09±0,03</u>	<u>30,10±1,03</u>
	2,68–2,97	0,66–1,01	2,17–2,64	7,43–9,38	1,96–2,19	27,01–34,11
5 (12)	<u>2,87±0,09</u>	<u>0,86±0,02</u>	<u>2,23±0,06</u>	<u>7,97±0,18</u>	<u>2,16±0,04</u>	<u>33,99±0,71</u>
	2,10–3,22	0,79–0,97	1,95–2,57	6,85–8,86	1,93–2,49	29,18–38,25
6 (12)	<u>3,16±0,07</u>	<u>0,84±0,02</u>	<u>2,19±0,04</u>	<u>8,06±0,15</u>	<u>2,20±0,03</u>	<u>37,62±0,59</u>
	2,73–3,69	0,74–0,93	1,97–2,40	7,25–8,90	2,02–2,32	34,96–42,73
7 (2)	<u>2,78±0,30</u>	<u>0,72±0,08</u>	<u>2,08±0,11</u>	<u>7,33±0,10</u>	<u>2,32±0,06</u>	<u>39,58±2,53</u>
	2,48–3,08	0,64–0,80	1,97–2,19	7,23–7,43	2,27–2,38	37,05–42,12

Примітка: n – об'єм сукупності у кожному випадку.

Залежно від довжини тіла, тварини були розподілені на 7 груп (табл. 1). Математичну обробку даних виконано за допомогою пакетів програм Statistica v.6.0 for Windows та Microsoft Excel v.8.0, рівняння залежностей індексів від довжини тіла складала за допомогою CurveExpert v. 1.3.

Результати та обговорення

Аналіз отриманих в результаті вимірювання даних викладений в табл. 1.

Розглядаючи регресію індексів від довжини тіла тварини, можемо відмітити, що всі індекси з ростом тварини змінюються, що підтверджується і для інших видів амфібій [6]. Але, незважаючи на це, можна виділити найбільш стабільні відношення: T./C.int., L.c./L.o. (рис. 2), які можуть застосовуватись як при визначенні цьоголіток, так і статевозрілих особин.

Найбільша кількість індексів регресує у вигляді нисхідної кривої, тобто з ростом тварини їх значення знижується: D.p./C.int., Ix, T./C.int., L.o./L.tym., Sp.oc./D.r.c. (рис. 1–4).

Це, на нашу думку, є закономірним явищем і свідчить про уповільнення росту тварини з віком, що і знаходить своє відображення в кривій регресії індексів від довжини тіла.

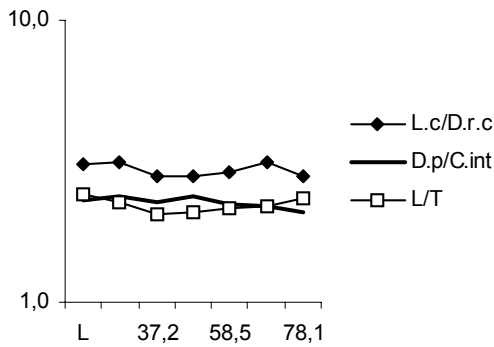


Рис. 1. Логарифмічні криві регресії індексів L.c/D.r.c., D.p/C.int., L/T. від довжини тіла (L.).

Fig.1. Relation curves of L.c/D.r.c., D.p/C.int., L/T. indexes to body length (L.)

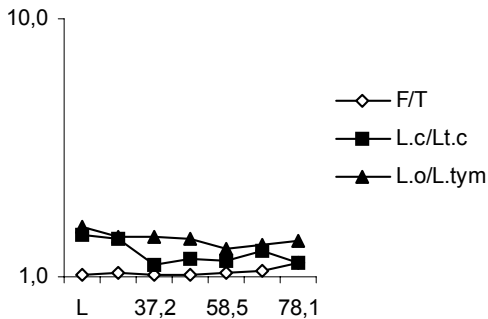


Рис. 3. Логарифмічні криві регресії індексів F/T., L.c/Lt.c., L.o/L.tym. від довжини тіла (L.).

Fig.3. Relation curves of F/T., L.c/Lt.c., L.o/L.tym. indexes to body length (L.)

Індекс L./T. має унімодальну регресію, що описується квадратним рівнянням; значно меншою мірою це стосується індексу L.c/D.r.c. (рис. 1), тому, при визначенні особин необхідно користуватися даними наведеними в таблиці. або ж емпіричними формулами залежностей описаними нижче.

Бімодальну регресію проявляє індекс L.c/Lt.c. (рис. 3). Таким чином, залежність досліджуваних індексів від довжини тіла, найкраще можна описати за допомогою запропонованих нами емпіричних рівнянь.

Так, поліноміальний розподіл характерний для таких індексів:

$$\begin{aligned}
 F./T. &= 0,69+0,02*L+(-0,5^{-3}*L^2)+3,05^{-6}*L^3, \\
 L.c./Lt.c. &= 2,77+(-0,07*L)+1,1^{-3}*L^2+(-5,17^{-6}*L^3), \\
 L.c./D.r.c. &= 5,28+(-0,13*L)+2,1^{-3}*L^2+(-1,14^{-5}*L^3), \\
 Sp.oc./D.r.c. &= 1,82+(-0,05*L)+8,74^{-4}*L^2+(-5,16^{-6}*L^3).
 \end{aligned}$$

Регресію по відношенню до довжини тіла, що добре описується квадратним рівнянням мають наступні індекси:

$$\begin{aligned}
 Ix &= 24,60+0,44*L+(-0,01*L^2), \\
 L.o./L.tym. &= 1,87+(-0,01*L)+9,43^{-5}*L^2,
 \end{aligned}$$

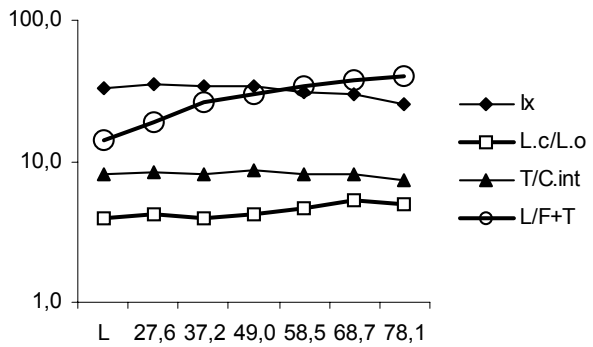


Рис. 2. Логарифмічні криві регресії індексів Ix, L.c/L.o., T./C.int., L/F.+T. від довжини тіла (L.).

Fig.2. Relation curves of Ix, L.c/L.o., T./C.int., L/F.+T. indexes to body length (L.)

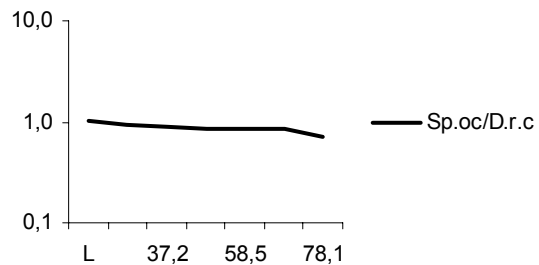


Рис. 4. Логарифмічна крива регресії індексу Sp.oc./D.r.c. від довжини тіла (L.).

Fig.4. Relation curves of Sp.oc./D.r.c. indexes to body length (L.)

$$\begin{aligned}
 T./C.int. &= 6,57+0,07*L+(-7,2^{-4}*L^2), \\
 L./T. &= 3,17+(-0,04*L)+0,3^{-3}*L^2.
 \end{aligned}$$

Синусоїдальну залежність від довжини тіла має індекс L.c/L.o. = 4,50+0,58*cos(0,07*L+0,17).

Наступні індекси носять іншого типу залежності від довжини тіла:

$$\begin{aligned}
 D.p./C.int. &= 0,89*(0,99^L)*(L^{0,35}), \\
 L./F.+T. &= 47,66*e^A, \text{ де } A = -e^{(1,11-0,03*L)}
 \end{aligned}$$

В цілому представлені рівняння точно описують залежності індексів від довжини тіла *Rana* kl. *esculenta* з одностатевих гібридних популяцій Закарпатської низовини.

Порівнюючи представлені дані з матеріалами інших авторів, стосовно *Rana temporaria* L., 1758, *Bufo bufo* (L., 1758) та *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) [6, 14–16], можемо відмітити той факт, що деякі індекси у всіх названих видів проявляють однаково тенденцію з *Rana* kl. *esculenta*.

Для прикладу, лінії регресії індексу D.p./C.int. від довжини тіла у всіх вказаних видів характеризуються унімодальною кривою.

У зв'язку з цим, виведені нами експериментально формули можуть бути застосовані і для ін-

ших видів, при встановленні відповідних коефіцієнтів.

Отже, на основі аналізу регресії індексів морфологічних промірів від довжини тіла у *Rana kl. esculenta* стало можливим враховувати закономірності онтогенетичних змін даних відношень у дослідженнях земноводних.

Висновки

1. Більшість індексів змінюються з віком (довжиною тіла) земноводних. Це можна описати характерним рівнянням залежності.

2. Індеси $T./C.int.$, $L.c/L.o.$ є стабільними протягом усього життя *Rana kl. esculenta* і можуть однаковою мірою застосовуватися при визначенні вікових груп як цюголіток, так і груп статевозрілих особин.

3. Криві регресії деяких індексів збігаються у різних видів земноводних.

4. З'ясовано, що при визначенні особин того чи іншого виду земноводних, необхідно враховувати зміни індексів в онтогенезі.

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. - М.: Просвещение, 1977. - 415 с.
2. Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом // Экология. - 1976. - №2. - С. 37-43.
3. Гончаренко А.Е. Зависимость размеров некоторых земноводных от их возраста // Вестник зоологии. - 1979. - №4. - С. 78 - 83.
4. Гончаренко А.Е. Методика определения возраста бесхвостых земноводных // Вестник зоологии. - 1988. - №1. - С. 82-85.
5. Гончаренко Г.Є. Земноводні Побужжя: Монографія. - К.: Наук. світ, 2002. - 219 с.
6. Канеп С.В. Индексы и онтогенез бесхвостых земноводных // Герпетология. - Ташкент, 1965. - С. 10-16.
7. Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. Аберрантные фенотипы локуса *Ldh-B* в гибридных популяциях *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) // Докл. РАН. - 1992. - 324, № 6. - С. 1314-1317.
8. Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. Генетическая нестабильность при наследовании электрофоретических вариантов, кодируемых локусом *Ldh-B*, в гибридных популяциях *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) // Доклады РАН. - 1994. - 339, №1. - С. 140-141.
9. Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. Диффузия генов в гибридных популяциях зеленых лягушек *Rana esculenta* L., 1758 complex (Amphibia, Ranidae) Приднестровья // Генетика. - 1997. - 33, №3. - С. 358-364.
10. Некрасова О.Д., Морозов-Леонов С.Ю. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) в гибридных популяциях Приднестровья // Вестник зоологии. - 2001. - 35 (5). - С. 45-50.
11. Некрасова О.Д., Морозов-Леонов С.Ю. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) в гибридных популяциях Приднестровья // Вестник зоологии. - 2001. - Том 35 (5). - С. 45-50.
12. Цауне И.А., Боркин Л.Я. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных / Под ред. О.Л. Россолимо. - М.: МГУ, 1993. - С. 34 - 52.
13. Тарашук С.В. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) // Вестник зоологии. - 1985. - № 3. - С. 83-86.
14. Терентьев П.В. Лягушка (Лабораторные животные). - М.: Сов. Наука, 1950. - 345 с.
15. Терентьев П.В. Метод индексов в систематике // Известия АН СССР. Отд. мат.-ест. - 1936.
16. Терентьев П.В. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* // Зоологический журнал. - 1945 - Том 24 (3).
17. Berger L. Principles of studies of European water frogs // Acta zool. cracoviensia. - 1988. - 31, N 21. - P. 563-580.

Отримано: 15 вересня 2003 р.

Прийнято до друку: 3 лютого 2004 р.