

Морфологічна мінливість зелених жаб (*Pelophylax*) водойм Львівської області та Шацького національного природного парку

Роботу виконано на кафедрі зоології
ЛНУ ім. І. Франка

Зелені жаби України представлені трьома видами, а саме жабою озерною – *Pelophylax ridibundus* [Pallas, 1771], ставковою – *Pelophylax lessonae* [Camerano, 1882 «1881»] та їхнім гібридом – їстівною – *Pelophylax esculentus* [Linnaeus, 1758]. Морфологічно ці види подібні, проте використання індексу F/T дає можливість у польових умовах на 70 % установити їхню видову належність. Мультиплікативний індекс є доцільним для використання лише для вибірок, у яких є не менше 20 особин. У водоймах Львівської області частіше траплялися особини зі світлим черевом та світлим горлом. У вибірці жаб із цих гідроєкосистем були всі чотири стани прояву дорзомедіальної смуги, у той час як у водоймах Шацького НПП не траплялися особини без смуги. Досліджувані гідроєкосистеми відрізнялися ступенем розвитку вищої водної рослинності, зокрема, для водойм Львівської області властивою є незначна кількість макрофітів.

Ключові слова: індекс F/T, мультиплікативний індекс, зелені жаби, морфологічна мінливість.

Стах В. О., Хамар І. С. Морфологическая изменчивость зеленых лягушек (*Pelophylax*) водоемов Львовской области и Шацкого национального природного парка. Зеленые лягушки Украины представлены тремя видами, а именно лягушкой озерной – *Pelophylax ridibundus* [Pallas, 1771], прудовой – *Pelophylax lessonae* [Camerano, 1882 «1881»] и их гибридом – съедобной – *Pelophylax esculentus* [Linnaeus, 1758]. Морфологически эти виды подобны, однако использование индекса F/T позволяет в полевых условиях на 70 % установить их видовую принадлежность. Мультипликативный индекс целесообразно использовать только для выборок, в которых имеется не менее 20 особей. В водоемах Львовской области чаще встречались особи со светлым брюхом и светлым горлом. В выборке лягушек из данных гидроэко систем были представлены все четыре состояния проявления дорзомедиальной полосы, в то время как в водоемах Шацкого НПП не попадались особи без этой полосы. Исследуемые гидроэко системы отличались степенью развития высшей водной растительности, в частности, для водоемов Львовской области присущим является незначительное количество макрофитов.

Ключевые слова: индекс F/T, мультипликативный индекс, зеленые лягушки, морфологическая изменчивость.

Stakh V. O., Khamar I. S. Morphological Changeability of Green Frogs (*Pelophylax*) in the Basins of Lviv Region and Shatsk National Natural Park. Green frogs in Ukraine are represented by three species: lake frog – *Pelophylax ridibundus* [Pallas, 1771], pond frog – *Pelophylax lessonae* [Camerano, 1882 «1881»] and their hybrid – *Pelophylax esculentus* [Linnaeus, 1758]. All these species are pretty similar in their morphology. However, the usage of F/T index gives the possibility to distinguish them in the field up to 70 %. The multiplicative index, though, can only be applied to the samples which have not less than 20 individuals. In the reservoirs of Lviv region we are more likely to find the representatives with light belly and light throat. In the groups of these representatives all four conditions of displaying the back stripe have been observed, while in the reservoirs of Shatsk NNP it was impossible to find representatives which no stripe. The hydroecosystems under this study are quite different taking into consideration the development of higher water vegetation. Small part of macrovegetation is especially typical for the reservoirs of Lviv region.

Key words: F/T index, multiplicative index, green frogs, morphological changeability.

Постановка наукової проблеми та її значення. Амфібії належать до групи тварин, чутливих до дії антропогенного чинника. Особливу увагу слід звернути на толерантні види, здатні проживати в умовах великого антропогенного навантаження. На території Львівської та Волинської областей такими видами є представники роду зелених жаб. Відомо, що в умовах антропогенного впливу спостерігаються зміни фенотипічних показників та фізіологічного стану тварини. Для характеристики фенотипічного складу використовують такі показники, як відсутність чи присутність дорзомедіальної смуги.

Зелені жаби представлені у Львівській та Волинській областях трьома видами: жабою озерною – *Pelophylax ridibundus* [Pallas, 1771], ставковою – *Pelophylax lessonae* [Camerano, 1882 «1881»] та їхнім гібридом – їстівною – *Pelophylax esculentus* [Linnaeus, 1758].

Аналіз досліджень цієї проблеми. Основну частину історії вивчення зелених жаб, розподіл на таксони чи окремі види проводився за зовнішніми ознаками: спочатку за загальними особливостями зовнішнього вигляду, пізніше – за морфометричними ознаками.

П. В. Терентьев вважає, що «batrachos», які згадує Аристотель, були озерними жабами. Зелених жаб згадували К. Геснер, А. Левенгук, Дж. Рей та інші класики біології.

10-те видання «Системи природи» К. Ліннея стало вагомим у відокремленні жаб від ропух та інших груп безхвостих. Оскільки європейські жаби чітко розділяються на наземних (бурих) і водяних (зелених), Л. Фіцинжер виділив останніх у рід *Pelophylax*. Проте не всі систематики сприймали це рішення.

Наприкінці ХХ – на початку ХХІ ст. молекулярно-біологічні дослідження були на користь досить давнього розділення зелених та бурих жаб [14], що призвело до відродження родової назви, запропонованої Л. Фіцинжером. Це відобразилося в авторитетній таксономічній ревізії за участю Д. Фроста [12], яка ввела в обіг значну кількість нових та поновлених назв.

Відомо, що зелені жаби є однією з найпоширеніших груп серед безхвостих амфібій України. У комплекс середньоевропейських зелених жаб (*Pelophylax esculenta* complex) входить три види: жаба озерна (*Pelophylax ridibunda* [Pallas, 1771]), жаба ставкова (*Pelophylax lessonae* [Camerano, 1882 «1881»]), та жаба їстівна (*Pelophylax esculentus* [Linnaeus, 1758]). Усі вони добре поширені в центральній та західній Європі. Для багатьох представників цього комплексу характерні переважання в забарвленні тіла зелених тонів та їстотна (виявлена більшою мірою порівняно з бурими жабами) прив'язаність до водойм.

Проблема польових досліджень комплексу зелених жаб пов'язана з їх точним видовим визначенням. Прийнято вважати, що між видами наявні морфологічні відмінності [2; 6; 10]. Проте точність видової ідентифікації при використанні лише морфологічних показників викликає сумніви, оскільки вони не завжди підтверджуються більш точними методами, наприклад, такими, як ДНК – цитометрія [9] чи електрофорез білків [13].

Метою нашої роботи було з'ясування особливостей морфологічних ознак водойм Львівської області та Шацького національного природного парку. Для досягнення мети були поставлені такі **завдання**: проаналізувати мінливість основних таксономічно важливих морфологічних ознак (індекс F/T, мультиплікативний індекс, забарвлення горла та черева, дорзомедіальна смуга).

Матеріал і методи. Матеріал відбирався в польових умовах за допомогою сачка. У водоймах смт Нижанковичі (Львівська обл., Старосамбірський р-н) було відібрано 31 особину; у водоймах орнітологічного заказника «Чолгині» (Львівська обл., Яворівський р-н) – 42 особини; в озері Пісочне (Волинська обл., Шацький р-н) – 12 особин; в озері Луки (Волинська обл., Шацький р-н) – 9 особин.

Морфологічній частині досліджень передувала робота з вивчення проявів мінливості зовнішніх морфологічних ознак та можливостей їх використання в еволюційно-таксономічному аналізі. На початку досліджень було проведено аналіз, до якого були залучені 24 морфометричних ознак статевозрілих особин зелених жаб: *L.* (довжина тіла); *L.c.* (довжина голови); *Lt.c.* (ширина голови); *D.r.-o.* (відстань від кінця морди до ока); *D.r.-n.* (відстань від ніздрі до кінця морди); *Lt.r.* (ширина рила); *L.o.* (довжина ока); *Sp.in.* (проміжок між очима); *D.n.-o.* (відстань від ніздрі до переднього краю ока); *Lt.p.* (ширина повіки); *Sp.ip.* (проміжок між повіками); *L.tum.* (найбільша довжина барабанної перетинки); *D.tum.-o.* (відстань від барабанної перетинки до заднього краю ока); *L.m.* (довжина передньої лапки); *Lt.m.* (ширина п'ясті); *D.p.* (довжина першого пальця передньої кінцівки); *F.* (довжина стегна); *T.* (довжина гомілки); *L.c.s.* (довжина додаткової гомілки); *Lt.c.s.* (ширина додаткової гомілки); *D.h.* (довжина першого пальця задньої кінцівки); *D.q.* (довжина четвертого пальця задньої кінцівки); *Lt.ci.* (довжина внутрішнього яткового горбка); *At.ci.* (ширина внутрішнього яткового горбка).

Під час опису фенотипу зелених жаб використовували 9 ознак, враховуючи їх декілька станів: *дорзомедіальна смуга* (добре виражена, слабо виражена, переривчаста, відсутня); *плямистість верхньої частини тіла* (крупні темні плями від 10-ти і більше діаметром 6–14 мм; дрібні темні плями від 10-ти і більше діаметром 2–5 мм; крупні темні плями до 9-ти і менше діаметром 6–14 мм; дрібні темні плями до 9-ти і менше діаметром 2–5 мм; рисунка немає); *структура шкіри* (шерехата,

гладка); забарвлення черева (темне черево (наявність плям), світле черево (плями відсутні)); забарвлення горла (темне горло (наявність плям), світле горло (плями відсутні)); забарвлення стегна та гомілки (наявність суцільних поперечних смуг, наявність переривчастих поперечних смуг, наявність плям); наявність складок (латеральні смуги) на верхній частині тіла (присутні, відсутні); загальний фон верхньої частини тіла (темний, світлий); наявність смуг на морді (присутні, відсутні); характер стику гомілковостопних зчленувань (заходять одна за одну, не торкаються одна одної, торкаються одна одної) [1; 5–7; 11].

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. Два роки (2011–2012 рр.) для аналізу морфометричних та фенотипних показників ми відібрали 94 особи (табл. 1).

Таблиця 1

Видове співвідношення вибірок Львівської та Волинської областей

Вид \ Вибірка	«Чолгині»	Шацький НПП		Нижанковичі
		оз. Пісочне	оз. Луки	
<i>P. ridibundus</i>	18	5	–	31
<i>P. lessonae</i>	18	1	1	–
<i>P. esculentus</i>	6	6	8	–
Разом	42	12	9	31
		21		

Дуже важливими при визначенні видової належності тої чи тієї особи зелених жаб є співвідношення довжини стегна (F) та гомілки (T). Індекс F/T, або визначення характеру стику задньогомілкових зчленувань, найчастіше використовується при визначенні виду в польових умовах. В озерної жаби стегно коротше від гомілки, отже, індекс F/T є меншим від одиниці, а в ставкової – задньогомілкові зчленування заходять одне за одне, тобто індекс F/T більший від одиниці. Їстівна ж жаба характеризується проміжними даними, тобто F/T = 1, і задньогомілкові зчленування торкаються одне одного [8] (рис. 1). Індекс F/T дає можливість у 70 % особин точно встановити видову належність [3].



Рис. 1. Визначення характеру стику задньогомілкових зчленувань у зелених жаб (*Pelophylax*). А – *Pelophylax ridibunda*; Б – *Pelophylax esculentus*; В – *Pelophylax lessonae*

У таблиці 2 наведено значення індексу F/T досліджених нами жаб.

Таблиця 2

Значення індексу F/T зелених жаб у водоймах Львівської та Волинської областей

Індекс	Вид	Територія	Результат
F/T	<i>Pelophylax lessonae</i>	Чолгині	1,02
F/T	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Чолгині	0,95
F/T	<i>Pelophylax esculentus</i>	Чолгині	0,99
F/T	<i>Pelophylax lessonae</i>	Нижанковичі	–
F/T	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Нижанковичі	0,96
F/T	<i>Pelophylax esculentus</i>	Нижанковичі	–
F/T	<i>Pelophylax lessonae</i>	Шацьк	1,04
F/T	<i>Pelophylax esculentus</i>	Шацьк	1,02
F/T	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Шацьк	0,99

Також для морфологічного опису ми використовували 24 загальноприйняті показники. Всі вони є інформативними, та лише співвідношення деяких може використовуватися при визначенні виду.

Наприклад, Л. Бергер указував на діагностичність таких відносних показників, як довжина стегна відносно довжини гомілки (F/T); довжина першого пальця задньої кінцівки відносно довжини внутрішньоп'яtkового горбка (D.p./L.t.ci.); довжина гомілки відносно довжини внутрішньоп'яtkового горбка (T./L.t.ci.). У 80-х рр. С. В. Таращук [1985] запропонував узагальнений мультиплікативний індекс: $I_x = T./L.t.ci. \cdot D.p./L.t.ci. \cdot T./L.c.s.$

Для кожного виду є визначені межі мультиплікативного індексу. Однак літературні джерела подають різні показники мінімуму та максимуму. Наприклад: *P. lessonae* < 20 < *P. esculentus* < 32 < *P. ridibundus* [6]; *P. lessonae* < 22 < *P. esculentus* < 42 < *P. ridibundus* [10].

Мультиплікативний індекс слід використовувати лише під час характеристики популяції, вибіркою не менше 20 особин (табл. 3). Його застосування для визначення видової належності особини є не завжди виправданим. Обчислення індексу для кожної особини не несе жодної інформації, оскільки числові показники для особин одного виду (визначених генетично) є настільки різними, що виявити певну закономірність, яка б полегшила визначення в польових умовах, є неможливим.

Таблиця 3

Значення мультиплікативного індексу для *Pelophylax ridibundus*, *Pelophylax lessonae* та *Pelophylax esculentus* Львівської, Волинської областей і їх середні значення

Індекс	Вид	Територія	Результат
I _x	<i>Pelophylax lessonae</i>	Чолгині	20
I _x	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Чолгині	39
I _x	<i>Pelophylax esculentus</i>	Чолгині	28
I _x	<i>Pelophylax lessonae</i>	Нижанковичі	–
I _x	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Нижанковичі	47
I _x	<i>Pelophylax esculentus</i>	Нижанковичі	–
I _x	<i>Pelophylax lessonae</i>	Шацьк	25
I _x	<i>Pelophylax ridibundus</i>	Шацьк	45
I _x	<i>Pelophylax esculentus</i>	Шацьк	30

Фенотипічні показники також можна використовувати під час визначення виду. Та ці дані не завжди є достовірними. У *P. ridibundus* черево і горло мають темне забарвлення, мармурове, а для *P. lessonae* та *P. esculentus* характерним є відсутність забарвлення на горлі й череві [8].

Проте неможливо стверджувати, що існує залежність між забарвленням горла та черева і належністю до певного виду (табл. 4). Темне та світле черево трапляються і в жаби озерної, і в жаби ставкової.

Таблиця 4

Таблиця кількісного співвідношення темного й світлого забарвлення горла і черева, особин жаби озерної, ставкової та їстівної

Назва виду	Темне черево, % (n)	Світле черево, % (n)	Темне горло, % (n)	Світле горло, % (n)
<i>P. ridibundus</i>	28,7 (27)	28,7 (27)	31,9 (30)	25,5 (24)
<i>P. lessonae</i>	3,2 (3)	18 (17)	3,2 (3)	18 (17)
<i>P. esculentus</i>	10,6 (10)	10,6 (10)	11,7 (11)	9,6 (9)

Забарвлення горла та черева, можливо, пов'язане з оселищем, у якому проживає жаба. Водойми Львівської області були більш відкритими (рис. 2, рис. 3), без великої рослинності узбережжям. У зелених жаб Львівської області світле забарвлення горла та черева переважає (табл. 5).



Рис. 2. Водойма смт Нижанковичі



Рис. 3. Водойма орнітологічного заказника «Чолгині»

Таблиця 5

Кількісне співвідношення забарвлення черева в зелених жаб Львівської та Волинської областей

Світле черево	9	–	–	18	17	5	–	–	–	–	–	5
Темне черево	22	–	–	–	1	1	5	1	6	–	1	3
Назва виду	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>
Територія	Нижанковичі			Чолгині			оз. Пісочне			оз. Луки		

Оселища зелених жаб Волинської області чітко відрізняються рослинними узбережжями (рис. 4, рис. 5). Для жаб Волинської області характерним є темне (мармурове) забарвлення горла та черева (табл. 6).



Рис. 4. Озеро Пісочне



Рис. 5. Озеро Луки

Таблиця 6

Кількісне співвідношення забарвлення горла у зелених жаб Львівської та Волинської областей

Світле горло	9	–	–	15	17	5	–	–	1	–	–	3
Темне горло	22	–	–	3	1	1	5	1	5	–	1	5
Назва виду	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>	<i>P. esculentus</i>
Територія	Нижанковичі			Чолгині			оз. Пісочне			оз. Луки		

Форма прояву дорзомедіальної смуги міняється після метаморфозу [8], тому, можливо, стан оселища впливає на форму прояву ознаки. Водойми смт Нижанковичі й орнітологічного заказника «Чолгині» зазнають чималого впливу антропогенного та біотичного фактору (рис. 2, рис. 3), а оз. Пісочне та оз. Луки знаходяться на території Шацького національного природного парку.

У жаб водойм Львівської області проявляються всі чотири стани дорзомедіальної смуги, а Волинської (оз. Луки та оз. Пісочне Шацького НПП) – три стани (табл. 7).

Таблиця 7

Присутність різних станів дорзомедіальної смуги в зелених жаб Львівської та Волинської областей

Регіон	Дорзомедіальна смуга				назва виду
	добре виражена	слабо виражена	переривчаста	відсутня	
Львівська обл.	37	3	3	6	<i>P. ridibundus</i>
	13	4	1	–	<i>P. lessonae</i>
	2	2	1	1	<i>P. esculentus</i>
Разом	52 (71 %)	9 (12,3 %)	5(6,8 %)	5(6,8 %)	
Волинська обл.	3	–	2	–	<i>P. ridibundus</i>
	2	–	–	–	<i>P. lessonae</i>
	11	3	–	–	<i>P. esculentus</i>
Разом	16 (71 %)	3 (14,2 %)	2 (9,5%)	–	

Висновки та перспективи подальших досліджень. Отже, на основі отриманих даних можна зробити висновок, що серед усіх індексів найбільш важливими для визначення виду зелених жаб є характер стику гомілкових зчленувань (індекс F/T), який дав чіткий видовий розподіл зелених жаб (*P. ridibundus* – 57,4 %; *P. lessonae* – 21,3 %; *P. esculentus* – 21,3 %). Мультиплікативний індекс (Ix) є показовим і доцільним для використання лише за умови достатньо великої вибірки (понад 20 особин). Ми припускаємо, що такі морфологічні особливості, як забарвлення черева та горла, а також форма прояву дорзомедіальної смуги, можуть залежати від фізико-хімічних властивостей оселищ. Оскільки водойми знаходяться на значних відстанях одна від іншої, тому географічні перешкоди не дають можливості жабам вільно пересуватися між ними. Водойми смт Нижанковичі й орнітологічного заказника «Чолгині» є більш відкритими на узбережжі, ніж водойми Шацького національного природного парку, а саме оз. Луки та оз. Пісочне, які характерні наявністю значної рослинності. Тому ми припускаємо, що характер забарвлення горла та черева може відігравати певну роль у маскуванні. Дорзомедіальна смуга проявляється вже після метаморфозу і контролюється експресією певного гена, проте, як відомо, фенотип формується під дією генотипу, опосередкованого низкою факторів довкілля та можливими взаємодіями між ними. Ймовірно, характер прояву дорзомедіальної смуги може залежати від фізико-хімічних особливостей оселищ. Інтенсивність антропогенного впливу на території Шацького НПП є меншою, ніж у водоймах смт Нижанковичі й орнітологічного заказника «Чолгині». Ми припускаємо, що антропогенний чинник може бути визначальним у прояві дорзомедіальної смуги. Всі припущення, наведені в цій роботі, потребують подальшого вивчення для перевірення їхньої достовірності.

Джерела та література

1. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридного вида *Rana esculenta* / А. Е. Виноградов, Ю. М. Розанов, И. А. Цауне, Л. Я. Боркин // Цитология. – 1988. – № 30 (6). – С. 691–698.
2. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии / А. Г. Борисовский, Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов // Вестн. Удмурт. ун-та. – 2000. – № 5. – С. 70–75.
3. Морфологічний та генетичний поліморфізм зелених (*Pelophylax*) водойм Західної України / В. Стах, М. Белоконь, І. Хамар [та ін.] // Вісн. біол. – 2014. – № 63. – С. 111–124.
4. Некрасова О. Д. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) в гибридных популяциях Приднестровья / О. Д. Некрасова, С. Ю. Морозов-Леонов // Вестн. зоологии. – 2001. – Вып. 35, № 5. – С. 45–50.
5. Некрасова О. Д. Структура популяцій та гібридизація зелених жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій Середнього Придніпров'я : автореф. дис. ... канд. біол. наук. 03.00.08 / О. Д. Некрасова ; НАН України. – К., 2002. – 19 с.
6. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко [и др.]. – М. : Просвещение, 1977. – 415 с.
7. Пашенко Ю. Й. Визначник земноводних та плазунів УРСР / Ю. Й. Пашенко. – К. : Рад. шк., 1955. – 148 с.
8. Писанець Є. М. Земноводні України / Є. М. Писанець ; ред. Ю. Некрутенко. – К. : Вид-во Раєвського, 2007. – 192 с.
9. Полуклональное наследование в гибридном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК – цитометрии / Л. Я. Боркин, А. Е. Виноградов, Ю. М. Розанов, И. А. Цауне // Докл. АН СССР. – 1987. – Вып. 295, № 5. – С. 1261–1264.
10. Таращук С. В. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) / С. В. Таращук // Вестн. зоологии. – 1985. – № 3. – С. 83–85.
11. Таращук С. В. Схема морфометрической обработки представителей настоящих лягушек (Ranidae) / С. В. Таращук. // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / [под ред. Н. Н. Щербака]. – Киев, 1989. – С. 73–74.
12. Frost D. R. The Amphibian tree of life / D. R. Frost., et al. // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. – 2006. – P. 297–370.
13. Tunner H. G. Das Serumeiweißbild einheimischer Wasserfösche und der Hybrid-charakter von *Rana esculenta* / H. G. Tunner // Verh. Dtsch. Zool. Ges. – 1970. – P. 352–358.
14. Veith M. Climatic oscillations triggered post – Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) / M. Veith, J. Kosuch, M. Vences // Molec. phylogen. Evol. – 2003. – Vol. 26. – P. 310–327.

Стаття надійшла до редколегії
08.10.2013 р.