

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

ТКАЧЕНКО ОКСАНА ВАСИЛІВНА

УДК 597.8(477)

**МОРФОЛОГІЯ ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ
(ANURA, AMPHIBIA) ФАУНИ УКРАЇНИ**

03.00.08. – зоологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Національному науково-природничому музеї НАН України (м. Київ).

Науковий керівник - кандидат біологічних наук
Пєсков Володимир Миколайович
Національний науково-природничий
музей НАН України,
в.о. завідувача відділу зоології

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук
Морозов-Леонов Святослав Юрійович,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена,
старший науковий співробітник
відділу еволюційно-генетичних основ систематики

кандидат біологічних наук
Смірнов Назар Анатолійович,
Чернівецький обласний краєзнавчий музей,
провідний науковий співробітник
науково-експозиційного відділу природи

Захист дисертації відбудеться 12 березня 2019 року о 10.00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д. 26.153.01 при Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «8» лютого 2019 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук

Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Водний етап личинкового розвитку безхвостих амфібій належить до найменш досліджених відрізків їх онтогенезу. На цей час існує відносно небагато спеціальних досліджень, більшість з яких присвячені вивченню одного-двох видів, наприклад, трав'яної жаби, звичайної землянки, звичайної та зеленої ропух. Найбільш детальним з них є таблиця ембріонального та личинкового розвитку трав'яної жаби Дабагян і Слепцовой (1975). Відомо, що в пуголовків різних видів амфібій будова присоска, зовнішніх зябер, ротового диска й лінійні параметри відрізняються. Тому застосування цих таблиць ускладнене і створює певні труднощі при проведенні досліджень на пуголовках інших видів.

Найбільш універсальною є таблиця личинкового розвитку американських безхвостих амфібій з різних родин, складена К.Л. Госнером (Gosner, 1960). Вона використовується при дослідженнях ембріонального та личинкового розвитку як американських, так і інших видів безхвостих амфібій.

Що стосується європейських видів безхвостих амфібій, то до цього часу відсутня єдина схема дослідження їх личинкового розвитку, не проведені порівняльні дослідження водного етапу онтогенезу личинок з різних родин, не запропоновані єдині морфологічні критерії для визначення стадій їх розвитку. Чітко не визначені таксономічно вагомі ознаки для діагностики видової приналежності личинок на будь-якій стадії їх розвитку. Усе вищезазначене унеможлиблює виявлення особливостей розвитку личинок безхвостих амфібій різних родин, родів і видів та не дозволяє провести повне дослідження водного етапу онтогенезу від виходу з ікриних оболонок до завершення метаморфозу.

Зв'язок роботи з науковими планами, програмами, темами. Дисертаційна робота виконана в рамках міжнародної тристоронньої НДР «Оцінка стану радіоактивного та техногенного забруднення прибережно-водних і лучних екосистем, їх раціональне використання та охорона у прикордонних територіях Брянської (Росія), Чернігівської (Україна) та Гомельської (Республіка Білорусь) областей» (державний реєстраційний номер 0112U004213).

Мета і завдання дослідження. *Мета роботи* – виявити діагностично вагомі морфологічні ознаки та розробити уніфіковану схему для визначення стадій розвитку та таксономічної приналежності личинок 12 видів з 5 родин безхвостих амфібій фауни України.

Для досягнення цієї мети були поставлені такі *завдання*:

1. Описати загальні риси личинкового розвитку у 12 видів з п'яти родин безхвостих амфібій фауни України.
2. Виявити морфологічні критерії та розробити уніфіковану схему для визначення стадій личинкового розвитку досліджених видів безхвостих амфібій.
3. Оцінити морфологічну диференціацію личинок досліджених видів за загальними розмірами (довжиною тіла (L.) і хвоста (L.cd.) та їх співвідношенням (L.cd./L.).
4. Запропонувати морфологічні критерії та скласти діагностичні ключі для визначення таксономічної приналежності личинок до виду, роду, родини.

Об'єкт дослідження – личинки різного віку, які належать до 12 видів з п'яти родин (Bombinatoridae, Pelobatidae, Hylidae, Bufonidae, Ranidae) батрахофауни України.

Предмет дослідження - морфологічні ознаки та стадії розвитку личинок.

Методи дослідження: методи збору дорослих амфібій та кладок ікри, методи штучного розведення амфібій, традиційні методи вирощування личинок безхвостих амфібій і фіксації матеріалу, методи порівняльної морфології, морфометричний аналіз, статистичні методи опрацювання даних.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше за оригінальною уніфікованою схемою досліджено личинковий розвиток 12 видів безхвостих амфібій, що належать до п'яти родин батрахофауни України (*Vombinatoridae*, *Pelobatidae*, *Hylidae*, *Bufo* *nidae*, *Ranidae*). Вперше описано загальні риси личинкового розвитку, виявлено зовнішні морфологічні ознаки, які є загальними для всіх досліджених видів, а також ознаки – специфічні для кожного виду. За результатами проведених досліджень вперше розроблено уніфіковану таблицю стадій личинкового розвитку. Запропоновано морфологічні критерії та розроблено діагностичні ключі для визначення таксономічної приналежності личинок.

Практичне значення одержаних результатів. Встановлені морфологічні особливості личинок безхвостих амфібій можна використовувати для видової ідентифікації личинок як прижиттєво, так і на фіксованому матеріалі. Досвід штучного розмноження безхвостих амфібій та утримання їх личинок може бути використаний для створення лабораторних популяцій. Розроблену уніфіковану схему визначення стадій розвитку можна використовувати при проведенні досліджень на личинках різних видів та при порівнянні особливостей їх розвитку. Запропоновані діагностичні ознаки для ідентифікації таксономічної приналежності личинок досліджених видів безхвостих амфібій можна використовувати при проведенні навчально-польових практик для студентів природничих факультетів ЗВО.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним оригінальним дослідженням. Автором особисто зібрано 75% матеріалу (ікра або дорослі особини) з території України та вирощено личинок всіх зібраних видів (всього 9744 екземпляра) з доведенням їх до метаморфозу.

Здійснено лабораторну обробку матеріалу, опрацювання, аналіз та узагальнення. Особисто та у співавторстві опубліковані праці за результатами проведених досліджень.

Апробація результатів дослідження. Результати досліджень, викладені у дисертації, були представлені на Міжнародних конференціях Українського герпетологічного товариства (Київ, 2005, 2011, 2015, 2017; Ужгород, 2006; Мелітополь, 2007; Дніпропетровськ, 2008; Харків, 2009; Вилкове, 2013), П'ятому з'їзді герпетологічного товариства ім. А.М. Нікольського (Мінськ, 2012), III Міжнародній науково-практичній конференції «Екологічні проблеми Шацького національного природного парку (с. Світязь, 2012).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 15 наукових публікацій, в тому числі 6 - у фахових видання, 1 - у журналі, що внесений до наукометричної бази SCOPUS.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація є рукописом загальним обсягом 210 сторінок (з них – 168 основного тексту) і складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел (всього 168 найменувань, з них 97 латиницею), 1 додатку. Робота містить 152 рисунка та 16 таблиць (4 – в основному тексті та 12 таблиць у додатках).

Подяки. Автор вдячна науковим керівникам дисертаційної роботи доктору біологічних наук Є.М. Писанцю та кандидату біологічних наук В.М. Пескову за надання цінних порад і консультацій; доктору біологічних наук Д.А. Шабанову, кандидату біологічних наук А.О. Кідову, кандидату біологічних наук К.А. Матушкіній, І.М. Коцержинській, Г.І. Микитинець за допомогу в отриманні матеріалу; кандидату біологічних наук А.О. Кідову, кандидату біологічних наук К.А. Матушкіній за редагування спільних статей; доктору філологічних наук О.С. Колеснику та О.І. Гірні за допомогу в перекладі статей на англійську мову; О.В. Левченку за матеріально-технічну допомогу. Автор висловлює подяку співробітникам відділу зоології ННПМ НАН України, членам УГТ, співробітникам природничо-математичного факультету Національного університету «Чернігівський колегіум» за допомогу та всебічну підтримку.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Наведено аналіз основних літературних джерел щодо стану вивченості личинкового розвитку безхвостих амфібій. Використання таблиць нормального розвитку безхвостих земноводних стосувалися різних видів і мали різну кількість стадій залежно від завдань, які ставили перед собою дослідники (Hertwig, 1898; Терентьев, 1950; Kopsch, 1952; Gosner, 1960; Дабагян, Слепцова, 1975; Заброта, Ильенко, 1981; Писанец, 1989; Hertwig, Schneider, 1989; Sidorovska et al., 2002; Del Pino et al., 2004).

Найбільша кількість досліджень присвячена вивченню впливу екологічних факторів на ріст і розвиток личинок (Allen, 1954; Ушаков и др., 1971; Beebe T.J.C., 1979, 1985; Иванова, 1985; Пястолова, Трубецкая, 1989; Pavignano et al., 1990; Skelly, Werner, 1990; Ildos A., Ancona N., 1994; Bradley et al., 1995; Кузьмін, 1999; Laurila, Kujasalo, 1999; Buskirk, 2000, 2001, 2005; Johansson et al., 2001; 2002; Relyea, 2001; Buskirk et al., 2002, 2003; Sheldon et al., 2003; Håkansson, Loman, 2004; Laurila, et al., 2004; Teplitsky et al., 2004; Lyapkov, 2005; Chutmongkonkul, Pariyanonth, 2006; Barni et al., 2007; Ручин, 2008; Писанець, 2014; Ткаченко О.В. и др., 2015).

Набагато менше уваги приділялося дослідженням морфології личинок різних родин та криптичних видів (Gunther, 1978; Channing, Vences, 1999; Adreone et al., 2002; Schlupmann, 2005).

Оскільки будова личинкового ротового апарату вважається діагностичною для таксономічної ідентифікації, було проаналізовано досвід використання різних ознак, цифр і літер у зубних формулах та їх стандартизації (Dubois, 1995; Adreone et al., 2002; Vences et al., 2002; Schlupmann, 2005).

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Тривалість досліджень та обсяг матеріалу

Матеріалом для написання дисертаційної роботи є результати досліджень, проведених упродовж 2003-2016 рр. в межах України. Ікру відбирали з природних водойм або отримували шляхом розмноження тварин в лабораторії. Для стимуляції репродуктивної діяльності в штучних умовах використовували сурфагон.

Інкубація ікри та утримання личинок відбувалося при кімнатній температурі в пластикових лотках об'ємом 10 л з товщиною водного шару до 10 см. Личинок відловлювали і фіксували в етиловому спирті (96%) щодобово. Всього оброблено і описано 9744 екземплярів личинок 12 видів, 6 родів, 5 родин (рис. 1).



Рис. 1. Місця збору матеріалу на території України.

Методи дослідження

Для визначення стадій личинкового розвитку використовували таблицю, запропоновану К.Л. Госнером (Gosner, 1960), адаптуючи її для дослідження фіксованих личинок безхвостих амфібій фауни України. При описі будови ротового апарату личинок використані позначення, запропоновані А. Дюбуа (Dubois, 1995).

Морфологічні структури личинок фотографували цифровою камерою, закріпленою на біноклярі МБС-1 (збільшення $\times 8$). Зняття промірів проводили з використанням електронного штангенциркуля з точністю до сотих міліметра. Статистичний аналіз виконано з використанням статистичного пакету Statistica для Windows, графічна обробка даних виконана за допомогою програми Microsoft Excel. Латинські назви амфібій вжито відповідно виданню «Земноводні Східної Європи. Частина II. Ряд Безхвості» (Писанець, 2014).

МОРФОЛОГІЯ ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ П'ЯТИ РОДИН ФАУНИ УКРАЇНИ

Розділ містить 6 підрозділів, присвячених дослідженню будови, розвитку або редукції морфологічних структур личинок безхвостих амфібій фауни України.

Схема дослідження розвитку личинок безхвостих амфібій фауни України: вигляд личинки на момент виходу з ікринки, розвиток зовнішніх зябер, розвиток та редукція присоска, розвиток оперкулярної складки та розташування оперкулярного отвору, розвиток кінцівок, розвиток та будова личинкового ротового апарату, форма тіла та плавця на різних стадіях розвитку, особливості редукції клоакальної частини плавця, зміна довжини хвоста і тіла упродовж розвитку, зміна величини співвідношення L_{cd}/L , тривалість стадій личинкового розвитку.

Родина Джерелянки – *Bombinatoridae* Gray, 1825

У батрахофауні України джерелянки представлені двома видами: *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), яка розповсюджена майже по всій території України, крім Криму та Карпат, і *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758) – розповсюдження в Україні обмежується гірськими та передгірними районами Карпат. Личинковий розвиток джерелянок уперше досліджений мною (Ткаченко, 2008) (табл. 1).

Таблиця 1

Морфологічні ознаки личинок джерелянок та особливості їх розвитку

Ознака/ характеристика	<i>B. (B.) bombina</i>	<i>B. (B.) variegata</i>
Вихід личинок з ікр'яних оболонок	на 18-19 стадіях розвитку при довжині тулуба 3,51-4,57 мм	на 20 стадії розвитку при довжині тулуба 3,84-4,72 мм
Зовнішні зябра	розвиваються упродовж трьох діб; дві пари коротких зябрових гілок несуть по 3-4 короткі зяброві нитки	розвиваються до виходу личинок з оболонок; I пара зябрових гілок - по 5-6 коротких зябрових ниток, II – по 4-5
Максимальний розвиток зябер	відбувається на 22 стадії розвитку личинок	
Будова присоска	добре розвинений упродовж 18-20 стадій, має форму двох зближених пігментованих півкуль	розвинений упродовж 20-21 стадій; має форму двох пігментованих півкуль, розділених вузьким проміжком
Редукція присоска	починається на 21-22 стадіях.	починається на 22 стадії
Оперкулярна складка	розвивається упродовж трьох діб (4-6 доба) з моменту виходу личинок із оболонок	
Розташування оперкулярного отвору	оперкулярний отвір розташований на черевному боці тулуба симетрично по середній лінії тіла і направлений назад	
Початок формування ротового апарату	21-22 стадії - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп	
Розвиток личинкового ротового апарату	23 стадія - зубна формула 1/2	23 стадія – зубна формула 1/1+1:1
	25 стадія – зубна формула 1:1+1/3	24 стадія – зубна формула 2/3
	28 стадія – остаточне формування, подвійні зубні ряди, зубна формула 2/3	29 стадія – остаточне формування, подвійні зубні ряди, зубна формула 2/3
Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від M = 34,93 мм (32,54–36,82 мм) до M = 12,81 мм (10,86–14,89 мм)	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від 30,07-32,59 мм до M = 12,55 мм (10,12–15,51 мм)
Форма тулуба та плавця на 22 стадії	плавець високий, від потиличного відділу на спинній стороні до клоакального отвору на черевній; тулуб при переході до вільного плавання стає округлим	
Форма тулуба та плавця на 39 стадії		
Резорбція клоакальної частини плавця на 40 стадії	зменшення висоти плавця з черевної та спинної сторони; клоакальний отвір залишається в товщі плавця та знаходиться на рівні основ кінцівок	

Морфометрія. Інтенсивне збільшення довжини тулуба у *B. (B.) bombina* відбувається з 25 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 39 стадії.

Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонки і досягає найбільших значень на 42 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 11,52$ мм (10,77-12,23 мм). З 18 по 42 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,39 до 1,87. На 42 стадії довжина хвоста переважає довжину тулуба в 1,87 рази.

У *B. (B.) variegata* довжина тулуба інтенсивно збільшується з 26 стадії і досягає найбільших значень на 39 стадії личинкового розвитку. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонки і досягає найбільших значень на 41 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,36$ мм (9,30-11,28 мм). З 20 по 41 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,67 до 1,74.

Тривалість личинкових стадій у джерелянок неоднакова. У *B. (B.) bombina* найменш тривалими є стадії з 18 по 24, найбільш тривалими – 25-29 стадії. У *B. (B.) variegata* найменш тривалими є стадії з 20 по 25, найбільш тривалими – 27-30 і 42-45 стадії.

Родина жаби-землянки – Pelobatidae Bonaparte, 1850

У батрахофауні України землянки представлені двома видами: *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) і *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771). Межа між ними проходить у меридіональному напрямку приблизно по 35-38° сх.д. Личинковий розвиток *P. vespertinus* уперше вивчений мною (Ткаченко, 2012) (табл. 2).

Таблиця 2

Морфологічні ознаки личинок землянок та особливості їх розвитку

Ознака/ характеристика	<i>P. fuscus</i>	<i>P. vespertinus</i>
Вихід личинок з ікр'яних оболонки	на 18 стадії при довжині тулуба $M = 3,41 (\pm 0,17)$ мм (3,21–3,67 мм)	на 18 стадії при довжині тулуба $M = 4,11 (\pm 0,24)$ мм (3,70–4,53 мм)
Зовнішні зябра	розвиваються упродовж трьох діб; складаються з трьох пар гілок: I - по 5-7 зябрових ниток, II – по 3-5, III – по 1	розвиваються упродовж трьох діб; складаються з трьох пар гілок: I - по 7-9 зябрових ниток, II – по 5-6, III – по 1
Максимальний розвиток зябер	відбувається на 21 стадії розвитку личинок	
Будова присоска	розвинений упродовж 18-20 стадій, складається з зовнішніх гребенів і внутрішньої серцеподібної частини, відокремлених глибокою щілиною; ширина присоска укладається в ширині голови	розвинений упродовж 18-19 стадій; складається із зовнішніх гребенів, які змикаються нижніми кінцями, і внутрішньої серцеподібної частини; ширина присоска помітно більша за ширину голови
Редукція присоски	починається на 21 стадії	починається на 20 стадії
Оперкулярна складка	розвивається упродовж одинадцяти діб (3-13 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонки	розвивається упродовж дванадцяти діб (3-14 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонки

<i>Продовження таблиці 2</i>		
Розташування оперкулярного отвору	широкий оперкулярний отвір розташований на лівому боці тулуба і направлений назад і догори	
Початок формування ротового апарату	22 стадія - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп	21 стадія - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп
Розвиток личинкового ротового апарату	24 стадія - зубна формула 1/1+1:1 25 стадія - зубна формула 1/2+2:1	25 стадія – зубна формула 1/1+1:1, 1/2+2:1
	26 стадія – зубна формула 1:1+1/2+2:1	26 стадія – зубна формула 1:1+1/2+2:1, 1:2+2/2+2:1, 1:2+2/3+3:1, 1:3+3/3+3:1
	27 стадія – зубна формула 1:2+2/2+2:1	28 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:3+3/4+4:1
	28 стадія – зубна формула 1:1+1/3+3:1, 1:2+2/3+3:1	
	30 стадія – зубна формула 1:3+3/3+3:1	
34 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:3+3/4+4:1		
Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 65,34 (\pm 4,59)$ мм (54,07-75,32 мм) до $M = 24,39 (\pm 2,28)$ мм (21,87-30,82 мм)	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 60,67 (\pm 3,24)$ мм (57,70-65,61 мм) до 20,67-21,22 мм (min-max)
Форма тулуба та плавця на 22 стадії	плавець від потиличного відділу на спинній стороні до клоакального отвору на черевній; тулуб неширокий	
Форма тулуба та плавця на 39 стадії	плавець оточує лише хвостове стебло; тулуб при переході до вільного плавання стає округлим	
Резорбція клоакальної частини плавця на 40 стадії	зменшення висоти плавця з черевної та спинної сторони; клоакальний отвір різко відокремлюється від черевної частини плавця та знаходиться на рівні основ кінцівок	

Морфометрія. Інтенсивне збільшення довжини тулуба у *P. fuscus* відбувається з 26 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 39–41 стадіях. Довжина хвоста також збільшується з 26 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 40 стадіях. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 19,61 (\pm 1,18)$ мм (17,93-21,24 мм). З 18 по 42 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,18 до 2,03.

У *P. vespertinus* довжина тулуба інтенсивно збільшується з 26 стадії і досягає найбільших значень на 40 стадії личинкового розвитку. Довжина хвоста також збільшується з 26 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 41 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба 18,75 мм. З 18 по 42 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,23 до 1,79.

Тривалість личинкових стадій у жаб-землянок неоднакова. У *P. fuscus* найменш тривалими є стадії з 18 по 25, найбільш тривалими – 28-35 стадії. У *P. vespertinus* найменш тривалими є стадії з 18 по 25 та з 42 по 46, найбільш тривалими – 26-28 стадії.

Родина Райки – Hylidae Rafinesque, 1815

У батрахофауні України райки представлені двома видами: райка звичайна *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) і райка східна *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890, “1889”, ареали яких розділені Карпатськими горами. Особливості личинкового розвитку *H. orientalis* вперше досліджено мною (Ткаченко, 2013) (табл. 3).

Таблиця 3

Морфологічні ознаки личинок райки східної та особливості їх розвитку

Ознака/ характеристика	<i>H. orientalis</i>
Вихід личинок з ікр'яних оболонки	на 19 стадії розвитку при довжині тулуба $M = 3,06 (\pm 0,28)$ мм (2,78–3,51 мм)
Зовнішні зябра	розвиваються упродовж трьох діб; складаються з двох пар коротких зябрових гілок, на кожній по 2-3 короткі зяброві нитки
Максимальний розвиток зябер	відбувається на 21-22 стадії розвитку личинок
Будова присоска	добре розвинений упродовж 19-20 стадій, має форму двох пігментованих конусів, розділених проміжком, із поглибленнями на вершинах
Редукція присоска	починається на 22 стадії
Оперкулярна складка	розвивається упродовж п'яти діб (2-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонки
Розташування оперкулярного отвору	оперкулярний отвір вузький, розташований на лівому боці тулуба і направлений назад
Початок формування ротового апарату	21 стадія - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп
Розвиток личинкового ротового апарату	24 стадія - зубна формула 1: 1+1/2
	26 стадія – остаточне формування, зубна формула 1: 1+1/3
Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 34,42 (\pm 4,04)$ мм (25,21–40,11 мм) до $M = 14,18 (\pm 0,67)$ мм (12,57–15,59 мм)
Форма тулуба та плавця на 22 стадії	плавець від головного відділу на спинній стороні до клоакального отвору на черевній; тулуб дещо сплюснений з боків
Форма тулуба та плавця на 39 стадії	Плавець заходить на черево, клоакальний отвір відкривається в товщі плавця з правої сторони; тулуб при переході до вільного плавання стає округлим
Резорбція клоакальної частини плавця на 40 стадії	зменшення висоти плавця з черевної та спинної сторони; клоакальний отвір залишається в товщі плавця та знаходиться на рівні основ кінцівок

Морфометрія. Інтенсивне збільшення довжини тулуба у личинок *H. orientalis* відбувається з 25 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 40 стадії. Довжина хвоста збільшується також з 25 стадії і досягає найбільших значень на 41 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба

$M = 12,47 (\pm 0,74)$ мм (11,16-13,83 мм). З 19 по 41 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,82 до 2,15.

Тривалість личинкових стадій у райки східної коливається. Найменш тривалими є стадії розвитку зовнішніх зябер, плавця, оперкулярної складки (19-25) та остання метаморфні стадія (46), найбільш тривалими є стадії 26 (поява бруньки задньої кінцівки) та 34-39 (з появи зачатків чотирьох пальців до утворення міжфалангових суглобів).

Родина Ропухи – *Bufo* Gray, 1825

Фауна ропух України, що належать до родини *Bufo*, складається з трьох видів: ропуха сіра або звичайна *Bufo (Bufo) bufo* (Linnaeus, 1758), ропуха зелена *Bufo (Bufotes) viridis* Laurenti, 1768 і ропуха очеретяна *Bufo (Epidalea) calamita* Laurenti, 1768. Зважаючи на те, що ропуха очеретяна занесена до Червоної книги України (категорія «уразливі види») та до списків конвенції про охорону дикої фауни, флори та природного середовища існування в Європі (Берн, 1979; додаток II – «види тварин, що підлягають особливій охороні»), ми не вилучали з природи ні дорослих особин, ані кладок ікри. Личинковий розвиток ропухи сірої (Ткаченко, 2009) та зеленої (не опубліковано) вперше вивчено мною (табл. 4).

Таблиця 4

Морфологічні ознаки личинок ропух та особливості їх розвитку

Ознака/ характеристика	<i>B. (B.) bufo</i>	<i>B. (B.) viridis</i>
Вихід личинок з ікр'яних оболонок	на 18 стадії розвитку при довжині тулуба 3,07–3,85 мм	на 18 стадії розвитку при довжині тулуба 2,42–2,90 мм
Зовнішні зябра	розвиваються упродовж трьох діб; скла-даються з трьох пар зябрових гілок: I і II по 4-5 коротких зябрових ниток, III – по 1	розвиваються упродовж чотирьох діб; складаються з трьох пар зябрових гілок: I і II - по 4-5 зябрових ниток, III – по 1
Максимальний розвиток зябер	відбувається на 21 стадії розвитку	відбувається на 21-22 стадії розвитку
Будова присоска	розвинений упродовж 18-20 стадій, складається із зовнішніх гребенів і опуклої внутрішньої частини, відділеної від зовнішніх гребенів глибокою щілиною	
Редукція присоска	починається на 21 стадії	починається на 21-22 стадії
Оперкулярна складка	розвивається упродовж п'яти діб (2-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок	розвивається упродовж двох діб (4-5 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок
Розташування оперкулярного отвору	оперкулярний отвір широкий, розташований на лівому боці тулуба і направлений назад	
Початок формування ротового апарату	21 стадія - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп	
Розвиток личинкового ротового апарату	22 стадія - зубна формула 1:1+1/1+1:2	24 стадія – зубна формула 1:1+1/2
	25 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:1+1/3	

<i>Продовження таблиці 4</i>		
Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 20,49 (\pm 1,39)$ мм (16,93–22,50 мм) до $M = 8,40 (\pm 0,64)$ мм (7,06–10,39 мм)	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від 25,47–28,46 мм (min-max) до 11,37–12,29 мм (min-max)
Форма тулуба та плавця на 22 стадії	плавець невисокий, від головного відділу на спинній стороні до клоакального отвору на черевній	
Форма тулуба та плавця на 39 стадії	плавець охоплює лише хвостове стебло, тіло при переході до вільного плавання стає сплюсненим в дорзо-вентральному напрямку	
Резорбція клоакальної частини плавця на 40 стадії	зменшення висоти плавця з черевної та спинної сторони	
	клоакальний отвір примикає до основи задніх кінцівок	клоакальний отвір різко відокремлюється від основ кінцівок, а по його краю утворюється кільцеве потовщення

Морфометрія. Інтенсивне збільшення довжини тулуба у *B. (B.) bufo* відбувається з 27 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 39 стадії. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонки і досягає найбільших значень на 41 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 7,35 (\pm 0,57)$ мм (5,47–9,41 мм). З 18 по 40 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,27 до 1,42.

У *B. (B.) viridis* довжина тулуба інтенсивно збільшується з 28 стадії і досягає найбільших значень на 40 стадії личинкового розвитку. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонки і досягає найбільших значень на 40 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,83 (\pm 0,63)$ мм (9,84–11,82 мм). З 18 по 40 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,25 до 1,64.

Тривалість личинкових стадій у ропух неоднакова. У *B. (B.) bufo* найменш тривалими є стадії розвитку з 18 по 26, найбільш тривалими – 33–45 стадії. У *B. (B.) viridis* найменш тривалими є стадії 18–25 та 45–46, найбільш тривалими – 26–42 стадії.

Родина Жаби – Ranidae Rafinesque, 1814

Рід Буря (трав'яна) жаба – Rana Linnaeus, 1758

У батрахофауні України бурі жаби представлені трьома видами: жаба трав'яна *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, жаба гостроморда *Rana arvalis* Nilsson, 1842 та жаба прудка *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839. Личинковий розвиток гостромордої та прудкої жаб вперше вивчений мною (Писанец, Ткаченко, 2005; Чибанова, Ткаченко, 2006; Ткаченко, 2007) (табл. 5).

Морфометрія. Інтенсивне збільшення довжини тулуба у *R. temporaria* відбувається з 27 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 36 стадії. Довжина хвоста збільшується рівномірно з 21 стадії і досягає найбільших значень на 39 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,41 (\pm 0,58)$ мм (8,62–11,54 мм). З 18 по 41 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,45 до 2,1.

У *R. arvalis* довжина тулуба інтенсивно збільшується з 25 стадії і досягає найбільших значень на 42 стадії личинкового розвитку. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонок і досягає найбільших значень на 41 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,11 (\pm 1,67)$ мм (6,41-14,22 мм). З 18 по 40 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,32 до 1,98.

У *R. dalmatina* довжина тулуба інтенсивно збільшується з 26 стадії і досягає найбільших значень на 41 стадії личинкового розвитку. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонок і досягає найбільших значень на 41 стадії. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 11,74 (\pm 0,46)$ мм (11,05-12,64 мм). З 20 по 41 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,69 до 2,41.

Тривалість личинкових стадій у бурих жаб неоднакова. У *R. temporaria* найменш тривалими є стадії з 18 по 26 та остання метаморфна 46 стадія, найбільш тривалими є стадії 27-45. У *R. arvalis* найменш тривалими є стадії з 18 по 25 та остання метаморфна 46 стадія, найбільш тривалими – 26-45 стадії. У *R. dalmatina* найменш тривалими є стадії 20-27 та 36-38, найбільш тривалими – 28-35 та 39-46 стадії.

Рід Зелена (водяна) жаба - Pelophylax Fitzinger, 1843

У батрахофауні України зелені жаби представлені двома видами - *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882 “1881”) та гібридною формою *Pelophylax* kl. *esculentus* (Linnaeus, 1758). Личинковий розвиток озерної та ставкової жаб вперше вивчено мною (результати не опубліковані) (табл. 6). Зважаючи на те, що наша робота присвячена вивченню морфології личинок видів безхвостих амфібій, ми не досліджували личинковий розвиток гібридних форм.

Морфометрія. Інтенсивне збільшення довжини тулуба у *P. ridibundus* відбувається з 25 стадії розвитку і досягає найбільших значень на 44–45 стадіях. Довжина хвоста збільшується з 25 стадії і досягає найбільших значень на 40-42 стадіях. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 17,32 (\pm 0,07)$ мм (17,24–17,38 мм). З 21 по 41 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,89 до 2,04.

У *P. lessonae* довжина тулуба інтенсивно збільшується з 24 стадії і досягає найбільших значень на 41–46 стадіях личинкового розвитку. Довжина хвоста інтенсивно збільшується з 23 і досягає найбільших значень на 41-42 стадіях. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба 15,93-16,28 мм (min-max). З 20 по 41 стадії відбувається збільшення середнього значення Lcd/L від 0,7 до 1,96.

Тривалість личинкових стадій у зелених жаб неоднакова. У *P. ridibundus* найменш тривалими є стадії 21-22 та 45-46, найбільш тривалими – 26-44 стадії. У *P. lessonae* найменш тривалими є стадії 21-24 та 42-46, найбільш тривалими – 25-41 стадії.

Морфологічні ознаки личинок бурих жаб та особливості їх розвитку

Ознака/характеристика	<i>R. temporaria</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>R. dalmatina</i>
Вихід личинок з ікр'яних оболонкок	на 18-19 стадіях розвитку при довжині тулуба 2,76-3,78 мм	на 18-20 стадіях розвитку при довжині тулуба від М = 3,01 (±0,28) мм (2,50-3,43 мм) до М = 3,71 (±0,34) мм (3,08-4,32 мм)	на 20-21 стадіях розвитку при довжині тулуба від 3,09 мм до М = 4,00 (±0,04) мм (3,94-4,05 мм)
Зовнішні зябра	розвиваються упродовж двох діб; складаються з трьох пар зябрових гілок: I і II по 6-8 зябрових ниток, III – по 1	розвиваються упродовж чотирьох діб; складаються з трьох пар зябрових гілок: I і II по 5 (рідко 6) зябрових ниток, III – по 1	розвиваються до виходу личинок з оболонкок; на 20 стадії розвитку, складаються з двох пар зябрових гілок: I по 4-5 зябрових ниток, II – по 1-3
Максимальний розвиток зябер	відбувається на 22 стадії розвитку личинок		
Будова присоска	кінці зябрових ниток досягають заднього кінця тулубового відділу добре розвинений упродовж 18-20 стадій; складається із двох видовжених частин, що прилягають одна до одної та мають поздовжні щілини, які розділяють внутрішній та зовнішній гребені	кінці зябрових ниток досягають середини тулубового відділу добре розвинений упродовж 18-20 стадій; складається із двох видовжених частин, розділених глибокою щілиною або широким проміжком; кожна частина присоска має зовнішній та внутрішній гребені	кінці зябрових ниток досягають заднього кінця пронефросу добре розвинений упродовж 20-21 стадій; складається із двох горбків із звуженими задніми кінцями та заглибинами на вершинах, розділених широким проміжком
Редукція присоска	починається на 21-22 стадіях	починається на 21 стадії	починається на 22 стадії
Оперкулярна складка	розвивається упродовж двох діб (3-4 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонкок	розвивається упродовж чотирьох діб (2-5 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонкок	розвивається упродовж шести діб (1-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонкок
Розташування оперкулярного отвору	оперкулярний отвір вузький, розташований на лівому боці тулуба і направлений назад		
Початок формування ротового апарату	21 стадія - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп		

Продовження таблиці 5			
Ознака/характеристика	<i>R. temporaria</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>R. dalmatina</i>
Розвиток личинкового ротового апарату	22 стадія - зубна формула 1/1+1:2	23 стадія – зубна формула 1/1+1:1	24 стадія – зубна формула 1/1+1:2
	24 стадія – зубна формула 1:1+1/1+1:2	26 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:1+1/1+1:2 (рідко 1:1+1/1+1:3)	25 стадія – 1:1+1/1+1:2
	25 стадія – зубна формула 1:1+1/1+1:3		28 стадія – 1:1+1/1+1:3
	27 стадія – зубна формула 1:2+2/1+1:3		29 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:2+2/1+1:3
31 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:3+3/1+1:3	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від М = 29,13 (± 4,29) мм (18,90–34,01 мм) до М = 12,17 (± 1,48) мм (10,34–17,21 мм)	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від М = 28,73 (± 3,87) мм (13,04–36,66 мм) до М = 11,08 (± 1,57) мм (6,97–14,55 мм)	при зменшенні загальної довжини личинок від 35,02-42,04 мм (min-max) до М = 13,96 (± 0,80) мм (12,90-14,97 мм)
Формування дефігитивної будови рога на 42-45 стадіях	тулуб округлий		
Форма тулуба та плавця на 22 стадії	низька частина плавця від середини спинної сторони, високий плавець охоплює хвостове стебло і примикає до тулуба	Плавець на спинній стороні починається за головним відділом, на черевній стороні примикає до тулуба	
Форма тулуба та плавця на 39 стадії	тулуб при переході до вільного плавання стає сплюсненим в дорзо-вентральному напрямку		
Резорбція клоакальної частини плавця на 40 стадії	плавець охоплює лише хвостове стебло	низька частина плавця від середини спинної сторони	
	зменшення висоти плавця з черевної та спинної сторони, залишки плавця між основами стегон майже зникають, клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон		
	черевна частина плавця відокремлена від тулуба	черевна частина плавця заходить на тулуб	

Морфологічні ознаки личинок зелених жаб та особливості їх розвитку

Ознака/ характеристика	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>
Вихід личинок з ікр'яних оболонок	на 21 стадії розвитку при довжині тулуба 3,58 мм	на 20 стадії розвитку при довжині тулуба $M = 3,96 (\pm 0,06)$ мм (3,89–4,03 мм)
Зовнішні зябра	розвиваються до виходу личинок з оболонок; на 21 стадії розвитку, складаються з двох пар коротких зябрових гілок, на кожній по 3-4 короткі зяброві нитки, третя пара несе по 1 нитці	розвиваються до виходу личинок з оболонок; на 20 стадії розвитку, складаються з двох пар коротких зябрових гілок, на кожній по 5-8 короткі зяброві нитки, третя пара несе по 1 нитці
Максимальний розвиток зябер	24 стадія розвитку личинок	22 стадія розвитку личинок
Будова присоска	добре розвинений на 21 стадії	добре розвинений упродовж 20-21 стадій
	має форму двох пігментованих овальних високих горбків із заглибинами на вершинах, нижче кутів рота	
Редукція присоска	починається на 22 стадії	
Оперкулярна складка	розвивається упродовж п'яти діб (2-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок	розвивається упродовж трьох діб (2-4 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок
Розташування оперкулярного отвору	вузький оперкулярний отвір розташований на лівому боці тулуба, направлений назад и догори	
Початок формування ротового апарату	21-24 стадії - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп	21 стадія - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп
Розвиток личинкового ротового апарату	25 стадія - поява лабіальних рядів рогових зубів, зубна формула 1/3	23 стадія – поява лабіальних рядів рогових зубів, зубна формула 1/1+1:2
	33 стадія – остаточне формування, зубна формула 1:1+1/3	24 стадія – зубна формула 1/3
		26 стадія – остаточне формування, подвійні зубні ряди, зубна формула 1:1+1/1+1:2
Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від 45,64 мм до 17,62 мм	при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 47,39 (\pm 3,09)$ мм (44,04–52,93 мм) до $M = 19,94 (3,65)$ мм (14,80–27,11 мм)
Форма тулуба та плавця на 22 стадії	плавець високий, від потиличного відділу на спинній стороні до клоакального отвору на черевній; тулуб округлий	
Форма тулуба та плавця на 39 стадії	плавець охоплює лише хвостове стебло, тіло сплюснене в дорзо-вентральному напрямку	
Резорбція клоакальної частини плавця на 40 стадії	зменшення висоти плавця з черевної та спинної сторони; клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон	

ВИЗНАЧЕННЯ СТАДІЙ РОЗВИТКУ ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ ФАУНИ УКРАЇНИ

Виділено основні групи зовнішньо-морфологічних ознак, що визначають поділ на стадії: ступінь розвитку зовнішніх зябер, плавця, розвиток оперкулярної складки, задніх кінцівок, морфологічні зміни на початку метаморфоза - редукція клоакальної частини хвоста й видимість передніх кінцівок під шкірою, формування рота молодшої тварини.

Розроблено *уніфіковану* схему для визначення стадій личинкового розвитку безхвостих амфібій фауни України, в якій виділено 29 стадій розвитку личинок, згрупованих за домінуючою морфологічною ознакою в сім груп (рис. 2).

№№ стадії	Характеристика стадій	
<i>Розвиток зовнішніх зябер</i>		
1		відділяються гребені зовнішніх зябер
2		поява зачатків зябрових гілок
3		поява на зябрових гілках зябрових ниток
<i>Розвиток плавця</i>		
4		хвостовий плавець розвинений, але ще не прозорий
5		товща хвостового плавця прозора
<i>Розвиток оперкулярної складки</i>		
6		оперкулярна складка стикається/зростається зі шкірою черевця, зябра видно з двох сторін
7		оперкулярна складка повністю сховала зябра з однієї сторони
8		зовнішні зябра повністю сховані під оперкулярною складкою

<i>Розвиток бруньки задньої кінцівки</i>		
9		співвідношення довжини й діаметра бруньки задньої кінцівки: $l < \frac{1}{2}d$
10		співвідношення довжини й діаметра бруньки задньої кінцівки: $l \geq \frac{1}{2}d$
11		співвідношення довжини й діаметра бруньки задньої кінцівки: $l \geq d$
12		співвідношення довжини й діаметра бруньки задньої кінцівки: $l \geq \frac{1}{2}d$
13		співвідношення довжини й діаметра бруньки задньої кінцівки: $l = 2d$
<i>Розвиток пальців і суглобів задньої кінцівки</i>		
14		нога має форму лопатки
15		зачатки двох пальців
16		зачатки трьох пальців
17		зачатки чотирьох пальців

18		зачатки п'яти пальців	<i>Формування дефінітивної будови рота</i>	
19		відособлені зачатки трьох пальців		
20		відособлені зачатки п'яти пальців		
21		утворення додаткової гомілки		
22		утворення міжфалангових суглобів		
<i>Початок метаморфоза</i>				
23	 знизу збоку	резорбція хвоста в клоакальній частині		
24		передні кінцівки видимі через шкіру		
25		кут рота співпадає з вертикаллю ніздрі		
26		кут рота знаходиться між вертикалями ніздрі й середини ока		
27		кут рота співпадає з вертикаллю середини ока		
28		кут рота співпадає з вертикаллю заднього кута ока		
29		метаморфоз завершений		

Рис. 2. Уніфікована схема для визначення стадій личинкового розвитку безхвостих амфібій фауни України

ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ ФАУНИ УКРАЇНИ

Порівняння особливостей розвитку досліджених видів дозволило встановити, що личинки виходять з оболонок на різних стадіях розвитку (табл. 7).

Таблиця 7

Стадії розвитку личинок на момент виходу з оболонок

1-2 стадії	<i>B. (B.) bombina</i> , <i>B. (B.) variegata</i> , <i>P. fuscus</i> , <i>P. vespertinus</i> , <i>H. orientalis</i> , <i>B. (B.) bufo</i> , <i>B. (B.) viridis</i> , <i>R. temporaria</i> , <i>R. arvalis</i>
3-4 стадії	<i>R. dalmatina</i> , <i>P. ridibundus</i> , <i>P. lessonae</i>

Зовнішні зябра при максимальному розвитку мають різну довжину та кількість зябрових ниток (табл. 8).

Присосок у личинок всіх видів добре розвинений на момент виходу з оболонок, його будова специфічна для кожного виду (рис. 3).

Оперкулярний отвір формується на 6-8 стадіях. У личинок більшості видів він розташований на лівому боці тіла і направлений назад і догори. У личинок джерелянок він розташований на черевному боці і направлений назад.

Формування личинкового ротового апарату відбувається поступово за рахунок почергового додавання рядів рогових зубів на верхній та нижній губах. Серед усіх видів виділяються личинки джерелянок, які мають подвійні ряди зубів та трикутну форму ротового диску (табл. 9).

Будова зовнішніх зябер личинок різних видів

Вид	Кількість зябрових ниток на зябрових гілках
<i>B. (B.) bombina</i>	I пара – по 3-4 II пара – по 3-4
<i>B. (B.) variegata</i>	I пара – по 5-6 II пара – по 4-5
<i>P. fuscus</i>	I пара – по 5-7 II пара – по 3-5 III пара – по 1
<i>P. vespertinus</i>	I пара – по 7-9 II пара – по 5-6 III пара – по 1
<i>H. orientalis</i>	I пара – по 2-3 II пара – по 2-3
<i>B. (B.) bufo</i>	I пара – по 4-5 II пара – по 4-5 III пара – по 1
<i>B. (B.) viridis</i>	I пара – по 6-8 II пара – по 6-8 III пара – по 1
<i>R. temporaria</i>	I пара – по 5-6 II пара – по 3-6 III пара – по 1
<i>R. arvalis</i>	I пара – по 4-5 II пара – по 1-3
<i>R. dalmatina</i>	I пара – по 3-4 II пара – по 3-4 III пара – по 1
<i>P. ridibundus</i>	I пара – по 5-8 II пара – по 3-8 III пара – по 1
<i>P. lessonae</i>	I пара – по 5-8 II пара – по 3-8 III пара – по 1

Має форму двох пігментованих півкул



B. (B.) bombina, *B. (B.) variegata*

Складається з зовнішніх гребенів і внутрішньої серцеподібної частини



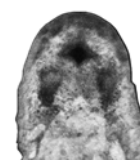
P. fuscus,
P. vespertinus,
B. (B.) bufo,
B. (B.) viridis

Складається з двох частин, які мають зовнішні та внутрішні гребені, розділені щілиною



R. temporaria,
R. arvalis

Має форму двох пігментованих конусів з поглибленнями на вершинах



H. orientalis,
R. dalmatina,
P. ridibundus,
P. lessonae

Рис. 3. Основні форми присосок личинок безхвостих амфібій фауни України

Форма тіла личинок, що ведуть пелагічний спосіб життя (*B. (B.) bombina*, *B. (B.) variegata*, *P. fuscus*, *P. vespertinus*, *H. orientalis*) при переході до вільного плавання залишається округлою, а плавця - високим. Личинки, що ведуть придонний спосіб життя (*B. (B.) bufo*, *B. (B.) viridis*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. dalmatina*, *P. ridibundus*, *P. lessonae*), набувають сплющеного в дорзо-вентральному напрямку тіла.

При редуції клоакальної частини плавця у личинок безхвостих амфібій зменшується висота плавця з черевної і спинної сторони. Клоакальний отвір знаходиться на рівні основ кінцівок або на рівні нижньої частини стегон (рис. 4).

Зубні формули личинок безхвостих амфібій при максимальному розвитку

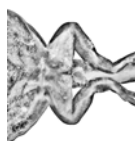
Вид	Зубна формула
<i>B. (B.) bombina</i>	2/3
<i>B. (B.) variegata</i>	
<i>P. fuscus</i>	1:3+3/4+4:1
<i>P. vespertinus</i>	
<i>H. orientalis</i>	1:1+1/3
<i>B. (B.) bufo</i>	
<i>B. (B.) viridis</i>	
<i>R. temporaria</i>	1:3+3/1+1:3
<i>R. arvalis</i>	1:1+1/1+1:2
	або 1:1+1/1+1:3
<i>R. dalmatina</i>	1:2+2/1+1:3
<i>P. ridibundus</i>	1:1+1/1+1:2
<i>P. lessonae</i>	

Зменшення висоти плавця з червеного та спинного боку



личинки всіх видів

Клоакальний отвір на рівні основ кінцівок



джерелянки, землянки, райка східна, ропухи

Клоакальний отвір на рівні нижньої частини стегон



бурі та зелені жаби

Рис. 4. Особливості редукції клоакальної частини плавця

За середньою довжиною тіла і хвоста личинки досліджених видів амфібій, починаючи з 9-10 стадій, диференціюються на чотири групи. Найбільших значень ці показники досягають у землянок, найменших – у ропухи сірої. В проміжку між ними можна виділити ще дві групи. До групи з меншими розмірами входять личинки джерелянок, райки східної, ропухи зеленої та бурих жаб. До групи з більшими розмірами входять личинки двох видів зелених жаб.

З 7 по 25 стадії за співвідношенням довжини хвоста до довжини тіла личинки розподіляються на дві групи. У личинок джерелянок, землянок та ропух це значення впродовж цього періоду дорівнює 1,45, у личинок всіх інших видів – 1,78.

Тривалість стадій личинкового розвитку неоднакова. У представників майже всіх родин менш тривалими є стадії з 1 по 8. Метаморфні стадії з 25 по 29 менш тривалими є у зелених жаб, найтриваліші вони у личинок бурих жаб.

За результатами дослідження особливостей розвитку морфологічних структур личинок безхвостих амфібій розроблено *діагностичні ключі* для визначення їх таксономічної приналежності.

Таблиця для визначення родин, родів і видів личинок безхвостих амфібій при розвиненому присоску

1(2) Присосок має форму двох зближених інтенсивно пігментованих півкуль, розташованих під зачатком ротового отвору	родина Bombinatoridae
2(1) Присосок має іншу форму	3
3(6) Присосок складається із зовнішніх гребенів і внутрішньої серцеподібної частини, які розділені глибокою щілиною	4
4(5) Верхні кінці присоска розташовані по боках зачатку ротового отвору, ширина присоска укладається в ширині голови або значно більша неї ...	родина Pelobatidae
5(4) Верхні кінці присоска знаходяться під зачатком ротового отвору	родина Bufonidae
6(3) Присосок складається з двох частин, більше або менше наближених одна до одної	7
7(8) Частини присоска округлі, розташовані під кутами зачатку ротового отвору.....	родина Hylidae
8(7) Частини присоска видовжені	родина Ranidae

ВИСНОВКИ

У дисертації представлені результати вивчення морфології личинок 12 видів безхвостих амфібій з п'яти родин фауни України, порівняльного дослідження розвитку та/або редукції їх морфологічних структур, змін лінійних параметрів упродовж личинкового розвитку, визначення стадій розвитку та таксономічних відмінностей личинок досліджених видів. Підсумовуючи отримані дані можна сформулювати такі основні висновки.

1. Загальними рисами для личинок досліджених видів є послідовна зміна ступеня розвитку зовнішніх зябер, плавця, оперкулярної складки, задніх кінцівок, редукції клоакальної частини плавця, видимості передніх кінцівок під шкірою, формування дефінітивної форми рота. Відмінності виявляються за будовою зовнішніх зябер, присоска, личинкового ротового апарату, послідовністю виходу назовні передніх кінцівок, лінійними розмірами тіла і хвоста.

2. Для визначення стадій личинкового розвитку діагностично вагомими морфологічними критеріями є: ступінь розвитку зовнішніх зябер; ступінь розвитку хвостового плавця; розвиток оперкулярної складки; розвиток бруньок задніх кінцівок; розвиток пальців і суглобів задніх кінцівок; процеси, пов'язані з початком метаморфозу; формування дефінітивної форми рота та завершення метаморфозу. Увесь водний етап онтогенезу становить 29 стадій.

3. За середніми значеннями довжини тіла і хвоста, починаючи з 9-10 стадій, личинки всіх видів амфібій диференціюються на чотири групи. В порядку зменшення L. і L.cd. їх можна розташувати так: 1 група – землянки; 2 – зелені жаби; 3 – джерелянки, райки, ропуха зелена, бурі жаби; 4 – ропуха сіра. За

співвідношенням довжини хвоста та тіла (L.cd./L.) личинки розподіляються на дві групи: з відносно коротшим хвостом (L.cd./L. = 1,45) – джерелянки, землянки, ропухи; з відносно довшим хвостом (L.cd./L. = 1,78) – всі інші види.

4. Для таксономічної ідентифікації личинок діагностично значущими є: кількість зябрових ниток на зябрових гілках, морфологія присоска, розташування та будова оперкулярного отвору, особливості розвитку та будова личинкового ротового апарату, форма та розміри хвостового плавця, особливості редукції клоакальної частини плавця.

5. До виду личинок всіх досліджених безхвостих амфібій можна визначити за кількістю і довжиною зябрових ниток; за будовою присоска види визначаються в межах родів *Bombina*, *Pelobates*, *Rana*; за зубною формулою при розвиненому личинковому ротовому диску до виду визначаються личинки бурих жаб. Личинок видів, що відносяться до родів *Bombina*, *Pelobates*, *Pelophylax*, можна ідентифікувати тільки на стадіях розвитку зовнішніх зябер.

6. До роду личинок можна визначити в межах родин Hylidae, Bufonidae, Ranidae за будовою присоска; в межах родин Bombinatoridae, Pelobatidae, Ranidae ідентифікувати личинок до роду можна за зубною формулою при максимальному розвитку ротового диска.

7. Представників всіх родин можна ідентифікувати за розташуванням і шириною оперкулярного отвору. До родини можна визначити личинок родин Hylidae та Bufonidae за зубною формулою, якщо враховувати форму і розміри передньої та задньої губ. За розташуванням клоакального отвору на 40-й стадії представники родини Ranidae відрізняються від представників інших родин.

Список основних наукових праць, опублікованих за темою дисертації

1. Tkachenko O. V. Eight Species of Anuran Amphibians (Amphibia, Anura) Found in Ukraine: Comparative Morphology and Classification of Larval Development Stages / O. V. Tkachenko // Vestnik zoologii. – 2017. - 51(4). – P. 343–348.
2. Ткаченко О. В. Особливості личинкового розвитку трав'яної, *Rana (Rana) temporaria* Linne., 1758 гостромордої, *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842 та прудкої *Rana (Rana) dalmatina* Fitz., 1838 жаб (Amphibia, Anura) з території України / О.В.Ткаченко // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. Вип. 21. - Ужгород., 2007. - С. 143-148.
3. Ткаченко О. В. Особенности морфологии личинок чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) с территорий Волынского и Черниговского Полесья / О.В.Ткаченко // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. Розділ 2. Біологія. – 9. – Луцьк, 2012. – С. 228-234.
4. Ткаченко О. В. Случай массового сколиоза у личинок *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) (Amphibia: Anura: Hylidae) в лабораторных условиях / О. В. Ткаченко // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. - 2013. - № 2 (55). - С. 84-88.
5. Ткаченко О. В. Особенности морфологии личинок талышской жабы (*Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008) / О. В. Ткаченко, А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Вестник Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, №6–1. – С. 3084–3086.

(особистий внесок здобувача – збір та обробка матеріалу, написання тексту статті)

6. Ткаченко О. В. Некоторые морфологические особенности развития личинок талышской (*Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008) и кавказской (*B. verrucosissimus* (Pallas, 1814)) жаб в лабораторных условиях / О. В. Ткаченко, А. А. Кидов, К. А. Матушкина, С. А. Блинова, К. А. Африн // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. – 2015. – №2. – С. 6–13. (особистий внесок здобувача – обробка матеріалу, написання тексту статті)
7. Ткаченко О. В. Линейные размеры предличинок и личинок талышской жабы, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov, 2008 на различных стадиях развития / О. В. Ткаченко, А. А. Кидов, К. А. Матушкина, С. А. Блинова, К. А. Африн // Вестник Бурятского государственного университета. – 2015. – №4. – С. 174–179. (особистий внесок здобувача – обробка матеріалу, написання тексту статті)
8. Ткаченко О. В. Особенности личиночного развития краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*B. variegata*) жерлянок (Amphibia, Anura) с территории Украины / О. В. Ткаченко // Праці Українського герпетологічного товариства. - Київ, 2008. – № 1. - С.115-120.
9. Ткаченко О. В. Особенности личиночного развития серой жабы (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) (Amphibia, Anura) с территории Украины / О. В. Ткаченко // Праці Українського герпетологічного товариства. – Київ, 2009. – № 2. – С. 81-89.
10. Ткаченко О. В. Стан вивченості водної стадії онтогенезу земноводних фауни України / О. В. Ткаченко // Природничі науки на межі століть: Матеріали науково-природничої конференції. (Ніжин, 23-25 березня 2004 р.). – Ніжин, 2004. – С. 90-91.
11. Писанец Е. М. Материалы по личиночному розвитку травяной, *Rana (Rana) temporaria* и остромордой, *Rana (Rana) arvalis* лягушек (Amphibia: Anura) фауны Украины / Е. М. Писанец, О. В. Ткаченко // Матеріали першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. (Київ, 10-12 жовтня 2005 р.). – К., 2005. – С. 142–146. (особистий внесок здобувача – збір та обробка матеріалу, написання тексту статті)
12. Чибанова О. В. Особливості водної стадії онтогенезу жаби гостромордої (*Rana arvalis*) фауни України. / О. В. Чибанова, О. В. Ткаченко // Молодь та поступ біології: Збірник тез II Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів. - Львів: Вид. Центр Львівського національного ун-ту, 2006.
13. Ткаченко О. В. Изменение зубной формулы и размерно-возрастных показателей у личинок *Rana arvalis*, *R. dalmatina* и *R. temporaria* (ANURA, RANIDAE) с территории Украины / О. В. Ткаченко // ZOOCENOSIS-2007. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: IV Міжнародна наукова конференція. (Дніпропетровськ, ДНУ, 9-12 жовтня 2007 р.). - Дніпропетровськ, 2007. – С. 401-403.
14. Ткаченко О. В. Предварительные материалы по изменчивости личинок чесночниц (Amphibia: Anura: Pelobatidae) с территории Украины / О. В. Ткаченко // Вопросы герпетологии: Материалы 5-го съезда Герпетол.

об-ва А.М.Никольского (Минск, Беларусь, 25-28 сентября 2012 г.) / Минск: Право и экономика, 2012. – С. 318-321.

15. Кириенко С. В. Геоботанические исследования днепровских лугов в приграничной полосе Украины и Беларуси // С. В. Кириенко, В. М. Попруга, О. В. Ткаченко / Тенденции и инновации современной науки: Материалы X Международной научно-практической конференции (тезисы докладов). 17 сентября 2013 г. Сборник научных трудов. - Краснодар, 2013. – С. 61.

АНОТАЦІЯ

Ткаченко О. В. Морфологія личинок безхвостих амфібій (ANURA, AMPHIBIA) фауни України. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 03.00.08. – зоологія. Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2018.

Дисертація присвячена вивченню особливостей морфології личинок безхвостих амфібій фауни України на різних стадіях їх розвитку. Досліджено морфологічні зміни кожного виду упродовж водного етапу онтогенезу. Встановлено основні групи зовнішньо-морфологічних ознак, що визначають поділ на стадії та супутні ознаки. За результатами порівняльного вивчення ознак зовнішньої морфології, загальними для досліджених видів, розроблено уніфіковану схему для визначення стадій личинкового розвитку безхвостих амфібій фауни України. Проведено порівняння морфологічних структур між видами кожної родини, а також міжродинні відмінності. Вперше на основі дослідження особливостей розвитку морфологічних структур личинок безхвостих амфібій запропоновано діагностичні ознаки для ідентифікації їх таксономічної приналежності. Результати роботи дають змогу порівняння особливостей різних видів амфібій на різних стадіях личинкового розвитку.

Ключові слова: морфологія личинок, стадії розвитку, безхвості амфібії, фауна України.

АННОТАЦИЯ

Ткаченко О. В. Морфология личинок бесхвостых амфибий (ANURA, AMPHIBIA) фауны Украины. – Квалификационная научная работа на правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08. - зоология. Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2018.

Диссертация посвящена изучению особенностей морфологии личинок бесхвостых амфибий фауны Украины на разных стадиях их развития. Исследованы морфологические изменения каждого вида в течение водного этапа онтогенеза. Установлено, что последовательная смена определенных морфологических признаков, таких как степень развития наружных жабр, плавника, оперкулярной складки, задних конечностей, редукция клоакальной части плавника, видимость передних конечностей под кожей, формирование дефинитивной формы рта является общей для личинок исследованных видов.

Отличия проявляются в строении внешних жабр, присоски, личиночного ротового аппарата, последовательностью выхода наружу передних конечностей, линейными размерами тела и хвоста.

По результатам сравнительного изучения признаков внешней морфологии, общими для исследованных видов, разработана унифицированная схема для определения стадий личиночного развития бесхвостых амфибий фауны Украины. По доминирующему морфологическому признаку выделено 7 групп стадий: постепенное развитие наружных жабр (3 стадии), развитие хвостового плавника (2 стадии), развитие оперкулярной складки (3 стадии), развитие почек задних конечностей (5 стадий), развитие пальцев и суставов задних конечностей (9 стадий), процессы, связанные с началом метаморфоза (2 стадии), формирование дефинитивной формы рта и завершение метаморфоза (5 стадий). Весь водный этап онтогенеза состоит из 29 стадий.

Проведено сравнение морфологических структур между видами каждого семейства, а также рассмотрены отличия между семействами. Сравнение особенностей развития личинок всех исследованных видов позволило установить, что более развитыми выходят из оболочек личинки прыткой и зелёных лягушек. Личинки исследованных видов отличаются количеством и длиной жаберных нитей на жаберных ветвях, строением присоски, расположением и размерами оперкулярного отверстия, строением ротового аппарата, формой и размерами туловища и хвостового плавника, продолжительностью стадий личиночного развития.

Впервые на основе исследования особенностей развития морфологических структур личинок бесхвостых амфибий предложены диагностические признаки и разработаны ключи для определения их таксономической принадлежности. Результаты работы дают возможность сравнения особенностей разных видов амфибий на разных стадиях личиночного развития.

Ключевые слова: морфология личинок, стадии развития, бесхвостые амфибии, фауна Украины.

ABSTRACT

Tkachenko O. V. The morphology of the larvae of anurans (ANURA, AMPHIBA) of the fauna of Ukraine. - Manuscript.

Dissertation to obtain the scientific degree of candidate in biological sciences within the specialization 03.00.08 – zoology. – I. I. Shmalgausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, 2018.

The dissertation is devoted to the study of the morphology of the larvae of the anurans of the fauna of Ukraine at different stages of their development. The morphological changes of each species during the water stage of ontogenesis were studied. The main groups of external morphological traits that define the division into stages, and the accompanying traits are established. According to the results of a comparative study of signs of external morphology, common to the studied species, a unified scheme was developed for determining the larval development stages of anurans of the fauna of Ukraine. Comparison of morphological structures between species of each family has been made, as well as differences between families. For the first time, on the basis of a study of the specific features of the development of the morphological

structures of the larvae of anurans amphibians, diagnostic keys are proposed for determining their taxonomic identity. The results of the work make it possible to compare the characteristics of different types of amphibians at different stages of larval development.

Key words: larva morphology, developmental stages, anurans amphibians, fauna of Ukraine.

Підписано до друку 06.02.2019 р. Формат 60x84 1/16.
Папір офсетний. Друк на різнографі.
Ум. друк. арк. 1,16. Обл.-вид. арк. 0,9.
Наклад 100 прим. Зам. № 0107.

Віддруковано ТОВ «Видавництво «Десна Поліграф»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції.
Серія ДК № 4079 від 1 червня 2011 року

14035, м. Чернігів, вул. Станіславського, 40
Тел. (0462) 972-664