

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ НАУКОВО-ПРИРОДНИЧИЙ МУЗЕЙ НАН УКРАЇНИ**

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ТКАЧЕНКО ОКСАНА ВАСИЛІВНА

УДК 597.8(477)

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

03.00.08. – зоологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

/ Ткаченко О.В.

Науковий керівник: Песков Володимир Миколайович, к.б.н.

Київ - 2019

АНОТАЦІЯ

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

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.08.00 – зоологія. – Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2019.

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, що послідовна зміна певних морфологічних ознак, таких як ступінь розвитку зовнішніх зябер, плавця, оперкулярної складки, задніх кінцівок, редукція клоакальної частини плавця, видимість передніх кінцівок під шкірою, формування дефінітивної форми рота є загальною для личинок досліджених видів. Відмінності проявляються в будові зовнішніх зябер, присоска, личинкового ротового апарату, послідовністю виходу назовні передніх кінцівок, лінійними розмірами тулуба та хвоста.

За результатами порівняльного вивчення ознак зовнішньої морфології, загальними для досліджених видів, розроблено уніфіковану схему для визначення стадій личинкового розвитку безхвостих амфібій фауни України. За домінуючою морфологічною ознакою виділено 7 груп стадій: поступовий розвиток зовнішніх зябер (3 стадії), розвиток хвостового плавця (2стадії), розвиток оперкулярної складки (3 стадії), розвиток бруньок задніх кінцівок (5 стадій), розвиток пальців і суглобів задніх кінцівок (9 стадій), процеси, пов'язані з початком метаморфозу (2 стадії), формування дефінітивної форми рота та завершення метаморфозу (5 стадій). Увесь водний етап онтогенезу становить 29 стадій.

Проведено порівняння морфологічних структур між видами кожної родини, а також розглянуто відмінності між родинами.

Порівняння особливостей розвитку личинок всіх досліджених видів дозволило встановити, що більш розвиненими виходять із оболонок личинки прудкої та зелених жаб – на 3-4 стадіях, тоді як личинки більшості видів залишають ікр'яні оболонки на 1-2 стадіях розвитку.

Зовнішні зябра при появі зябрових ниток найкоротші у личинок джерелянки жовточеревої, найдовші – у личинок жаби ставкової. При максимальному розвитку зовнішні зябра найкоротші у личинок райки східної, найдовші – у личинок жаби трав'яної.

Присосок у личинок усіх видів добре розвинений на момент виходу з оболонок. Будова присоска специфічна для кожного виду, всього виділено чотири основні форми присоска.

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

Розвиток личинкового ротового апарату личинок майже всіх видів починається на 4-5 стадіях. Формування ротового диска відбувається поступово за рахунок почергового додавання рядів рогових зубів на передній і задній губах. Серед усіх видів виділяються личинки джерелянок, у яких подвійні ряди зубів і трикутна форма ротового диску. Повністю сформовані ротові диски мають такі зубні формули: у джерелянок двох видів – $2/3$, у жаб-землянок двох видів – $1:3+3/4+4:1$, у райки східної та двох видів ропух – $1:1+1/3$, у жаби трав'яної – $1:3+3/1+1:3$, у жаби гостромордої – $1:1+1/1+1:2$ (рідко $1:1+1/3$), у жаби прудкої – $1:1+1/1+1:3$, у двох видів зелених жаб – $1:1+1/1+1:2$.

Форму тулуба та плавця розглядали на 5 стадії, коли личинки починають переходити до вільно плаваючого способу життя, та на 22 передметаморфній стадії при добре розвинених задніх кінцівках. У личинок, що ведуть пелагічний спосіб життя, тіло залишається округлим. Личинки, що ведуть придонний спосіб життя, набувають сплющеного в дорзо-вентральному напрямку тіла.

За показниками середніх довжин тулуба та хвоста з 9-10 стадій починається диференціація видів на чотири групи. Найбільших значень ці показники досягають у жаб-землянок, найменших – у ропухи сірої, в проміжку між ними до групи з меншими розмірами входять личинки джерелянок, райки східної, ропухи зеленої та бурих жаб. До групи з більшими розмірами входять личинки зелених жаб.

За співвідношенням довжини хвоста до довжини тулуба з 7 по 25 стадії личинки диференціюються на дві групи. У личинок джерелянок, жаб-землянок і ропух середнє значення співвідношення дорівнює 1,45; у личинок інших видів середнє значення цього співвідношення дорівнює 1,78.

Тривалість стадій личинкового розвитку неоднакова. Менш тривалими є стадії з 1 по 8 (стадії розвитку зовнішніх зябер, хвостового плавця, оперкулярної складки) і остання 29 метаморфна стадія. Стадії розвитку бруньки задніх кінцівок з 9 по 13, пальців і суглобів задніх кінцівок з 14 по 22, а також дві передметаморфні стадії 23 і 24 є більш тривалими.

Уперше на основі дослідження особливостей розвитку морфологічних структур личинок безхвостих амфібій запропоновані діагностично вагомі ознаки для визначення стадій личинкового розвитку та таксономічної приналежності личинок 12 видів з 5 родин безхвостих амфібій фауни України.

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

Список публікацій здобувача

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.
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.
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.
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 развитию 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.
 12. Чибанова О.В. Особенности водной стадии онтогенезу жабы гостромордой (*Rana arvalis*) фауны Украины. / 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. – С. 266-267.
 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.

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, 2019.

The dissertation is devoted to the study of the morphology of the larvae of the anuran amphibians 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. It was established that sequential change of certain morphological features, such as development stages of the external gills, tail fin, operculum, hind limbs, resorption of the tail fin in its cloacal piece, front limbs are seen through the skin, the formation of a grown animal's mouth is common for the larvae of the studied species. Differences are manifested in the structure of the external gills, sucker, larval mouth, the sequence of output to the outside of the hind limb's, the linear dimensions of the body and tail.

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 anuran amphibians of the fauna of Ukraine.

According to the dominant morphological traits, 7 groups of stages were distinguished: gradual development of the external gills (3 stages), development of the tail fin (2 stages), development of the operculum (3 stages), development of the limb bud's (5 stages), the development of fingers and hind limb's joints (9 stages), the processes associated with the onset of metamorphosis (2 stages), the formation of

a grown animal's mouth and the completion of metamorphosis (5 stages). The entire water stage of the ontogenesis consists of 29 stages.

A comparison of morphological structures between species of each family has been made, and differences between families have been considered.

Comparison of the developmental characteristics of the larvae of all the species studied allowed us to establish that the more rapidly developed larvae of agile and green frogs leave the spawn shells at stages 3-4, as the larvae of most species leave the spawn shells at stages 1-2 of the development.

The external gills with the appearance of gills' filaments are the shortest in the larvae of the yellow-bellied toad, the longest in the larvae of the pool frog. With maximum development, the external gills are the shortest in eastern tree frog larvae, the longest in the larvae of the common frog.

The sucker in larvae of all species is well developed at the time of exit from the shells. The structure of the sucker is specific for each species, in total four main forms of the sucker are allocated.

Operculum is formed in 6-8 stages. In the larvae of most species, it is located on the left side of the body and directed back and up. In larvae of fire-bellied toads, it is located on the side of the abdomen and directed backwards.

The development of the larval mouth in the larvae of almost all species begins at stages 4-5. The formation of the oral disc occurs gradually due to the alternate addition of keratodont rows on the anterior and posterior labiums. Among all the species, larvae of fire-bellied toads are distinguished, which have double rows of keratodonts and a triangular shape of the oral disc. The finally formed oral discs have the following dental formulas: in the two types of fire-bellied toads - $2/3$, in the two types of common spadefoot toads - $1:3+3/4+4:1$, in the eastern tree frog and two types of toads - $1:1+1/3$, in the common (grass) frog - $1:3+3/1+1:3$, in the moor frog - $1:1+1/1+1:2$ (rarely - $1:1+1/3$), in the agile frog - $1:1+1/1+1:3$, in two types of green frogs - $1:1+1/1+1:2$.

The shape of the body and tail fin was considered at stage 5, when the larvae begin to move to a free-floating mode of life, and at 22 subject-amorphous stage with

well-developed hind limbs. In the larvae that lead the pelagic way of life, the body remains rounded. The larvae leading the near-bottom way of life acquire a flattened body in the dorso-ventral direction.

In terms of average body and tail lengths, from 9-10 stages, the differentiation of species into four groups. The highest values of these indicators are in the common spadefoot toads, the smallest - in the common toad, in the interval between them in the group with smaller sizes are the larvae of fire-bellied toads, eastern tree frogs, green toads and brown frogs. Larger sizes group includes green frog larvae.

According to the ratio of the length of the tail to the length of the body from stage 7 to stage 25, the larvae are differentiated into two groups. In larvae of fire-bellied toads, common spadefoot toads and toads, the average value of the ratio is 1,45; in the larvae of other species, the average value of this ratio is 1,78.

The duration of the larval development stages varies. The least prolonged stages are from 1 to 8 (the stages of development of the external gills, tail fin, operculum) and the last 29 metamorphic stage. The development stages of the limb bud's from 9 to 13, the fingers and hind limbs joints from 14 to 22, as well as the two subject-amorphous stages 23 and 24, are longer.

For the first time, based on a study of the characteristics of the development of the morphological structures of the larvae of tailless amphibians, diagnostically significant signs were proposed for determining the stages of larval development and the taxonomic identity of the larvae of 12 species from 5 families of the fauna of Ukraine.

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: larvae morphology, developmental stages, anurans, fauna of Ukraine.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
ВСТУП	13
РОЗДІЛ 1. Огляд літератури	18
1.1. Видовий склад безхвостих амфібій фауни України	18
1.2. Ембріональний та личинковий розвиток безхвостих амфібій	20
1.2.1. Проблеми визначення стадій личинкового розвитку	20
1.2.2. Явища педогенезу та пedomорфозу в личинок безхвостих амфібій	24
1.2.3. Екологічні фактори розмноження, росту і розвитку	25
1.2.4. Фенотипічна пластичність личинок безхвостих амфібій	36
1.2.5. Географічна мінливість пуголовків конспецифічних видів ...	37
1.3. Проблема діагностування виду личинок безхвостих амфібій	37
1.3.1. Діагностування за морфологічними ознаками	37
1.3.2. Особливості будови ротового апарату пуголовків	38
1.3.3. Діагностування личинок криптичних видів	39
1.4. Інкубація ікри та утримання личинок	40
РОЗДІЛ 2. Матеріал і методи дослідження	44
2.1. Тривалість дослідження та обсяг матеріалу	44
2.2. Методи дослідження	47
2.2.1. Отримання личинок безхвостих амфібій та догляд за ними в лабораторних умовах	47
2.2.2. Обробка отриманого матеріалу	48
РОЗДІЛ 3. Морфологія личинок безхвостих амфібій п'яти родин фауни України	49
3.1. Схема дослідження розвитку личинок безхвостих амфібій фауни України	49
3.2. Родина джерелянки – Bombinatoridae Gray, 1825	51

3.2.1. Джерелянка червоночерева - <i>Bombina (Bombina) bombina</i> (Linnaeus, 1761)	51
3.2.2. Джерелянка жовточерева - <i>Bombina (Bombina) variegata</i> (Linnaeus, 1758)	58
3.3. Родина жаби-землянки – <i>Pelobatidae</i> Bonaparte, 1850	64
3.3.1. Землянка звичайна - <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	64
3.3.2. Землянка Палласа - <i>Pelobates vespertinus</i> (Pallas, 1771)	71
3.4. Родина райки – <i>Hylidae</i> Rafinesque, 1815	79
3.4.1. Райка східна - <i>Hyla orientalis</i> Bedriaga, 1890 “1889”	79
3.5. Родина ропухи – <i>Buфонidae</i> Gray, 1825	85
3.5.1. Ропуха сіра або звичайна – <i>Bufo (Bufo) bufo</i> (Linnaeus, 1758) ...	85
3.5.2. Ропуха зелена – <i>Bufo (Bufotes) viridis</i> Laurenti, 1768	93
3.6. Родина жаби – <i>Ranidae</i> Rafinesque, 1814	100
3.6.1. Рід Бура (трав’яна) жаба - <i>Rana</i> Linnaeus, 1758	100
3.6.1.1. Жаба трав’яна - <i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758	100
3.6.1.2. Жаба гостроморда або болотяна - <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842.....	106
3.6.1.3. Жаба прудка – <i>Rana dalmatina</i> Fitzinger in Bonaparte, 1839	112
3.6.2. Рід Зелена (водяна) жаба – <i>Pelophylax</i> (Fitzinger, 1843)	118
3.6.2.1. Жаба озерна - <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)	118
3.6.2.2. Жаба ставкова - <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882 “1881”)	124
РОЗДІЛ 4. Визначення стадій розвитку личинок безхвостих амфібій	131
4.1. Критерії поділу на стадії розвитку личинок безхвостих амфібій	131
4.2. Уніфікована схема для визначення стадій личинкового розвитку безхвостих амфібій фауни України	132
РОЗДІЛ 5. Порівняльна морфологія личинок безхвостих амфібій фауни України. Визначення родин, родів, видів	139
5.1. Родина джерелянки	139

5.2. Родина жаби-землянки	141
5.3. Родина райки	143
5.4. Родина ропухи	145
5.5. Родина Жаби	147
5.5.1. Рід Бура (трав'яна) жаба	147
5.5.2. Рід Зелена (водяна) жаба	151
5.6. Визначення таксономічно вагомих ознак на різних стадіях розвитку	153
5.7. Діагностичні ключі для визначення таксономічної приналежності личинок досліджених видів	163
Висновки	167
Список використаних джерел	169
Додаток	189

ВСТУП

Актуальність теми. Личинки безхвостих амфібій використовуються при проведенні морфологічних, фізіологічних, цитологічних, генетичних, еволюційних досліджень. Водний етап розвитку безхвостих амфібій, який вони проходять в стадіях ембріону та личинки, належить до найменш досліджених відрізків їх онтогенезу. Зазначимо, що личинковий етап розвитку досліджено тільки у п'яти (33,3%) із п'ятнадцяти видів безхвостих амфібій фауни України [105, 155, 157].

Розпочавши вивчення личинкового розвитку безхвостих амфібій фауни України ми зіткнулися з відсутністю універсальної таблиці нормального розвитку європейських видів безхвостих земноводних.

Різними авторами [30, 31, 45, 104, 105, 135] для полегшення роботи з матеріалом та впорядкування даних були запропоновані таблиці личинкового розвитку безхвостих амфібій. Часто вони створені на основі вивчення одного-двох видів, наприклад, трав'яної жаби [30, 31, 45, 104], звичайної землянки [105], звичайної та зеленої ропух [135]. Найбільш детальною з них є таблиця Дабагян і Слєпцовой (1975), що стосується ембріонального та личинкового розвитку трав'яної жаби. Відомо, що у личинок різних видів амфібій будова присоска, зовнішніх зябер, ротового диска та лінійні параметри відрізняються. Тому застосування таблиць, у яких описується розвиток трав'яної жаби, звичайної землянки, представників роду *Bufo* для інших видів безхвостих земноводних ускладнене.

Найбільш універсальною є таблиця личинкового розвитку американських безхвостих амфібій з різних родин, складена К.Л. Госнером [26]. Вона використовується при дослідженнях ембріонального та личинкового розвитку як американських [17], так і інших видів [85] 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 ікр'яних оболонок до завершення метаморфозу.

Дослідження личинкового розвитку безхвостих земноводних п'яти родин фауни України виконані на базі Національного науково-природничого музею НАН України під керівництвом д.б.н., професора **Євгена Максимовича Писанця** та к.б.н. Пєскова Володимира Миколайовича.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, 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: 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 мети визначено наступні 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 (Lcd) та їх співвідношенням (Lcd/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. Статистичний аналіз виконано з використанням статистичного пакету Statistica для Windows, графічна обробка даних виконана за допомогою програми Microsoft Excel.

Наукова новизна роботи. Вперше за оригінальною уніфікованою схемою досліджено личинковий розвиток 12 видів безхвостих амфібій, що належать до п'яти родин батрахофауни України (Bombinatoridae, Pelobatidae, Hylidae, Bufonidae, 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 роботи. Встановлені морфологічні особливості личинок безхвостих амфібій можна використовувати для видової ідентифікації пуголовків 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. Дисертація є самостійним оригінальним дослідженням. Автором особисто виконано аналіз літературних джерел з цієї проблеми, самостійно зібрано 75% матеріалу (ікра або дорослі особини) з території України та вирощено личинок всіх зібраних видів (всього 9744 екземплярів) з доведенням їх до метаморфозу. Самостійно здійснено лабораторну обробку матеріалу, опрацювання, аналіз отриманих результатів та їх узагальнення. За результатами проведених досліджень опубліковано низку праць - одноосібних та у співавторстві.

Апробація результатів дисертації. Результати дисертаційного дослідження 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» (Луцьк, 2012).

Публікації. За темою дисертації 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 додатку).

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» імені Т.Г. Шевченка за допомогу та всебічну підтримку.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Видовий склад безхвостих амфібій фауни України

В межах України мешкає, за останніми даними, 15 видів безхвостих земноводних, які об'єднують у 6 родів і 5 родин [140].

У батрахофауні України родина джерелянки *Bombinatoridae* Gray, 1825 представлена двома видами: джерелянка червоночерева *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), яка розповсюджена майже по всій території України, крім Криму та Карпат, і джерелянка жовточерева *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758), розповсюдження якої в Україні обмежується гірськими та передгірними районами Карпат. Ці два види адаптувалися до різних середовищ існування: джерелянка червоночерева надає перевагу великим природним водоймам із прозорою водою та значною кількістю водяної рослинності, жовточерева – невеликим водоймам антропогенного походження з непрозорою водою без рослинності. Особини *B.(B.) bombina* трапляються до висоти 319 м н.р.м., а особини *B.(B.) variegata* – з висоти понад 308 м н.р.м. В зоні перекривання ареалів джерелянок ці види вільно схрещуються, внаслідок чого з'являються гібриди *B.(B.) bombina* x *variegata*, які займають проміжне висотне положення між батьківськими видами (275-356 м н.р.м.) [32, 101].

Донедавна вважалося, що жаби-землянки на території України представлені тільки одним видом – землянка звичайна *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768). Але аналіз мінливості розміру генома землянки звичайної [47] показав, що цей таксон представлений двома (західною й східною) геномними формами. Морфологічних ознак для діагностування цих форм виявити не вдалось. Результати наступного генетичного дослідження [122] показали, що ці форми - два криптичні види, і для східної форми було запропоновано видову назву "землянка Палласа", *P. vespertinus* (Pallas, 1771). Межа між ними проходить у меридіональному напрямку приблизно по 35-38° сх.д. Отже, у

межах території України мешкає два види – землянка звичайна та землянка Палласа.

Упродовж тривалого часу деревних жаб з території України відносили до одного виду *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758). Останні дослідження, проведені на основі порівняльно-каріотипічного аналізу дозволили встановити, що на території України мешкає два види деревних жаб, ареали яких розділені Карпатськими горами [114, 136]. Тому родина Райки представлена на території України двома видами – райка звичайна *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) та райка східна *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890 “1889”.

Фауна ропух України, що належать до родини Bufonidae Gray, 1825, складається з трьох видів. Ропуха сіра або звичайна *Bufo (Bufo) bufo* (Linnaeus, 1758) поширена на більшій частині території України, крім півдня Херсонської та Запорізької областей та Криму. Після перегляду комплексу *Bufo viridis* популяції зелених ропух, що населяють майже всю Європу і далі на Схід до Казахстану, відносять до підроду *Bufotes*. *Bufo (Bufotes) viridis* Laurenti, 1768 поширена по всій Україні, але біотопічно роз’єднана з двома іншими видами ропух [21, 84, 98, 141]. Ропуха очеретяна *Bufo (Epidalea) calamita* Laurenti, 1768 трапляється тільки в західних областях України – Волинській та подекуди у Львівській та Рівненській областях.

У батрахофауні України родина жаби Ranidae Rafinesque, 1814 представлена шістьма видами, що належать до двох родів. Рід Бура (трав’яна) жаба *Rana* Linnaeus, 1758 налічує три види. Жаба трав’яна *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 поширена в Україні у більшій частині північних, західних та східних регіонів та майже повністю відсутня у степових районах. Жаба гостроморда або болотяна *Rana arvalis* Nilsson, 1842 поширена на більшій частині території України у степовій та лісостеповій зонах, у степову зону заходить тільки долинами великих річок. В деяких регіонах України допускали наявність підвиду *R. a. wolterstorffi*, але точка зору на цей підвид суперечна [5, 46, 60]. Жаба прудка *R. dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839 поширена у

Закарпатській, Івано-Франківській, Вінницькій, Чернівецькій та Львівській областях України [141, 151].

Рід Зелена (водяна) жаба *Pelophylax* Fitzinger, 1843 також налічує три види. Жаба озерна *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) поширена в Україні всюди, де є прісні водойми, надаючи перевагу водоймам відкритих просторів. Цей вид витримує антропогенне навантаження [130], на відміну від наступних видів. Жаба ставкова *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882 “1881”) поширена в лісовій та лісостеповій зонах України, а також в дельті Дунаю та гирлі Дніпра. Жаба їстівна *Pelophylax* kl. *esculentus* (Linnaeus, 1758), яка виникає внаслідок гібридизації перших двох видів, поширена на більшій частині території України, в лісовій та лісостеповій зонах, проникаючи в степову зону долинами великих річок. Ці види важко діагностувати за морфологічними маркерними ознаками, навіть використовуючи індекси морфологічних промірів [111, 152]. Комплекс зелених жаб цікавий своїми міжвидовими відносинами – різного роду обмінами генетичною інформацією, в основі яких лежить гібридизація озерної та ставкової жаб [2, 10-12, 61, 63, 64, 89, 102, 115, 117, 118, 125; 129, 142, 145].

1.2. Ембріональний та личинковий розвиток безхвостих амфібій

1.2.1. Історія розвитку уявлень про стадійність личинкового розвитку безхвостих земноводних.

Уперше для вивчення личинкового розвитку безхвостих земноводних стали використовувати личинок трав'яної жаби *R. temporaria*, тому що вона поширена по всій Європі, досить численна, її утримання та розмноження не викликає особливих труднощів. Перша таблиця нормального розвитку трав'яної жаби, що згадується в літературі, створена О. Гертвігом у 1898 році і містить 9 стадій, 6 з яких ембріональні та 3 – личинкові [30].

Більш ніж через півстоліття, в 1950 році, П.В. Терентьєв публікує таблицю, у якій описано 33 стадії, більша частина з яких (1-19) стосується ембріонального розвитку, 11 стадій (20-30) узагальнено характеризують

личинковий період онтогенезу, і ще 3 стадії (31-33) - тварини після метаморфозу [154].

У монографії Ф. Копша представлена таблиця, в якій описано 30 стадій личинкового розвитку безхвостих амфібій [45].

У 1960 році К.Л. Госнер склав таблицю для визначення стадій ембріонів і личинок американських безхвостих амфібій, що належать до різних родин [26]. Увесь розвиток від моменту запліднення до завершення метаморфозу він поділив на 46 стадій. У цій таблиці 1-25 стадії – ембріональні, 26 стадія є першою личинковою стадією. Однак Госнер відзначає, що в деяких видів нею фактично є 25 стадія, а 46 стадія характеризується завершенням метаморфозу.

У 1975 році Н.В. Дабагян і Л.А. Слепцова [104], посиляючись на труднощі використання таблиць О. Гертвіга та Ф. Копша через недостатню кількість стадій і дрібних малюнків, опублікували нову таблицю, у якій більш докладно описується розвиток ембріонів і личинок трав'яної жаби. При цьому вони виділяють 30 (0-29) ембріональних і 25 (30-54) личинкових стадій.

В 1981 році С.М. Заброра та Є.П. Ільєнко за аналогією з таблицею Н.В. Дабагян і Л.А. Слепцової склали таблицю, що описує розвиток личинок звичайної землянки *P. fuscus* [105]. Ними виділено 19 стадій, з яких тільки одна (перша) ембріональна.

У 1989 році Є. Писанець на основі таблиці нормального розвитку трав'яної жаби Дабагян та Слепцової об'єднав деякі стадії, узагальнив їх характеристики та запропонував таблицю для дослідження розвитку безхвостих амфібій, зокрема, роду *Bufo* [135]. При цьому ним було виділено 4 групи ембріональних стадій, 9 груп личинкових стадій та 6 окремих передметаморфних і метаморфних личинкових стадій.

Ірис Гертвіг і Ганс Шнейдер [30], на відміну від Н.В. Дабагян і Л.А. Слепцової, вважали таблицю Копша занадто детальною. У 1989 р. на її основі вони створили спрощену схему розвитку трав'яної жаби, що складається з 7 секцій: розподіл, гастрюляція, нейруляція, стадія хвостової бруньки, молоді личинки (перша личинкова стадія), пуголовок (друга личинкова стадія), старі

личинки (стадії метаморфозу, третя личинкова стадія). Усього таблиця включає 23 стадії. З них безпосередньо на личинковий розвиток припадає 11 стадій, розділених на три секції.

Більшість авторів для виділення стадій личинкового розвитку використовували переважно морфологічні ознаки. Так, О. Гертвіг [30], вивчаючи вплив температури та кухонної солі на розвиток ембріонів і личинок жаб, у якості критеріїв для виділення личинкових стадій використав будову зовнішніх зябер, плавця та загальну довжину личинки.

П.В. Терентьев [154] у якості критеріїв для визначення стадій розвитку личинок використовує початок кровообігу у зябрах і кінчику хвоста, а також рухливість кінцівок.

У таблиці, запропонованій К.Л. Госнером [26], деякі личинкові стадії не мають чітко виражених критеріїв для визначення або містять такі характеристики як м'язові скорочення, биття серця, кровообіг у зябрах і плавці. А це, як і при застосуванні таблиці П.В. Терентьева, утруднює роботу з фіксованим матеріалом. Однак ця таблиця є найбільш універсальною із усіх перерахованих. Таблиця зручна тим, що її можна застосувати для визначення стадій розвитку різних видів. Вона донині не втрачає свого практичного значення й застосовується для досліджень, наприклад, ембріонального розвитку американських деревних жаб, зокрема *Colostethus machalilla* [17]. Незважаючи на те, що таблиця К.Л. Госнера складена для американських видів безхвостих, В. Сідоровська зі співавторами [85], вивчаючи морфологію личинок двох криптичних видів землянок - звичайної та сірійської - також успішно її використовували. Але для статистичної обробки вони об'єднали деякі стадії в такий спосіб: стадія I - 34-36 стадії, стадія II - 37 і 38 стадії, стадія III - 39 і 40 стадії, стадія IV - 41 стадія, стадія V - 42-45 стадії.

У таблиці Н.В. Дабагян і Л.А. Слепцовой [104] основними критеріями для виділення личинкових стадій стали розвиток зовнішніх зябер, присоска, оперкулярної складки, задніх кінцівок, поява передніх кінцівок, редукція хвоста із зазначенням конкретної довжини на останніх стадіях розвитку. У якості

характеристики личинкових стадій паралельно з розвитком, зміною або редукцією відповідних морфологічних структур, а іноді й у якості головної ознаки, ці автори наводять і зміни личинкового ротового апарата.

С.М. Заброда та Є.П.Ільєнко [105] в якості основи поділу на личинкові стадії використовували будову ротового апарата, наявність/відсутність зовнішніх зябер і їх будову, ступінь розвитку задніх кінцівок, розвиток/редукцію хвоста. Варто також відзначити, що однією з основних характеристик у цій таблиці розглядається будова личинкового рота.

Є.М. Писанець [135] узяв за основу поділу на стадії та їх групи такі ознаки як будову зовнішніх зябер, розвиток оперкулярної складки, задніх кінцівок, личинкового рота, поступовий вихід передніх кінцівок. У якості додаткових ознак він використовував початок активного харчування й ступінь резорбції хвоста.

Ірис Гертвіг і Ганс Шнейдер [30] у якості основних критеріїв для виділення стадій використовували довжину тварини, будову й розташування зовнішніх зябер, будову присоска, ступінь розвитку оперкулярної складки, будову ротового апарату, ступінь розвитку задніх кінцівок, ступінь редукції хвоста.

Таким чином, упродовж понад сто років, починаючи з 1898 року, небагато герпетологів зверталися до цієї теми. Кожен з них мав свої погляди на кількість стадій у личинковому розвитку безхвостих амфібій (від 9 у таблиці О. Гертвіга до 54 у таблиці Н.В. Дабагян і Л.А. Слепцовой). Найбільш популярним об'єктом вивчення в країнах Європи стала трав'яна жаба, менша увага приділялася землянкам і видам роду *Bufo*. Універсальна таблиця для видів, що належать до різних родин, була створена лише для американських безхвостих амфібій.

У більшості із вищезазначених таблиць для визначення стадій використовуються такі морфологічні ознаки як будова зовнішніх зябер, присоска, розвиток оперкулярної складки, розвиток задньої кінцівки, а також морфологічні зміни, пов'язані з метаморфозом. Деякі автори використовують у

якості визначальних ознак кровообіг у зябрах і кінчику хвоста, лінійні параметри та будову личинкового ротового апарата.

Відомо, що у личинок різних видів амфібій будова присоска, зовнішніх зябер, ротового диска і загальних розмірів тіла відрізняються, тому застосування таблиць, в яких описується розвиток трав'яної жаби, звичайної землянки, представників роду *Bufo* для інших видів безхвостих земноводних ускладнений.

Відсутність уніфікованої таблиці для визначення стадій личинкового розвитку європейських видів безхвостих земноводних ускладнює виявлення особливостей розвитку різних видів амфібій.

1.2.2. Явища педогенезу, неотенії і пedomорфозу у безхвостих амфібій

Педогенез – розвиток у тілі личинки незапліднених яйцеклітин, що дають початок новому поколінню – явище, характерне переважно для безхребетних тварин [99].

Л.Я. Боркін із співавторами [100], проаналізувавши літературні відомості щодо знаходження в природі гігантських пуголовків європейських зелених жаб комплексу *Rana esculenta* та результати лабораторних досліджень з їх отримання, сформулювали можливі причини цього явища. Однією з таких причин можуть бути порушення діяльності щитоподібної залози та аденогіпофізу. Автори відмічають, що випадки розмноження гігантських пуголовків зелених жаб та інших безхвостих амфібій взагалі не відомі. Навіть якщо теоретично уявити, що гігантські личинки досягають статевої зрілості, то і в цьому випадку вони не здатні до розмноження внаслідок порушення шлюбної поведінки, що викликано відсутністю кінцівок.

А. Дюбуа [20] повідомляє, що в Туреччині були знайдені скам'янілі рештки 19 пуголовків досить великого розміру на 36-38 стадіях (за Госнером). Приблизно визначено, що вони належать до роду *Pelobates*. Двоє з цих пуголовків мали незвичайну групу чорних округлих плям в області черева. Третя подібна група плям була знайдена в інших скам'янілостях, але невідомо чи пов'язана вона з пуголовком, чи ні. Дюбуа припускає, що в неймовірному

випадку, коли ці плями відповідали б ікринкам, це було б першим випадком повідомлення про природній педогенез у безхвостих земноводних. Таке явище до цього часу вважали неймовірним головним чином з анатомічних причин (наприклад, відсутність простору в черевній порожнині).

Педоморфоз – втрата в ході еволюції деякими організмами останніх стадій розвитку, властивих їхнім предкам, та збереження дорослими формами специфічних особливостей личинкової стадії [99]. Педоморфоз можливий у тих видів організмів, личинки яких набули здатності до розмноження, зокрема, на основі неотенії або педогенезу. Типовим прикладом неотенії є розмноження аксолотля, що втратив здатність до метаморфозу в звичайних умовах. У безхвостих земноводних неотенію можна спричинити штучно.

Деякі автори розглядають неотенію і педоморфоз як еволюційні фактори у виникненні безхвостих амфібій. Так, З. Роцек [75], досліджуючи черепні структури третинних форм і сучасних дорослих амфібій, виявив, що черепні структури дорослих амфібій сучасних видів відповідають більш раннім стадіям розвитку третинних форм. Він відмічає, що зникнення форм з великим ступенем скостеніння і їх заміни формами, що скостеніли меншою мірою, відповідає періодам несприятливих кліматичних змін наприкінці олігоцену та у плейстоцені. Таке скорочення соматичного розвитку, вважає Роцек, відіграло значну роль у виживанні цих форм упродовж несприятливих періодів.

С. Смірнов [81], порівнюючи особливості будови черепа та типу зубів сучасних жаб і лабіринтодонтів висуває гіпотезу, що жаби є педоморфними нащадками лабіринтодонтів. Він указує, що педоморфоз впливає із прискорення статевого / затримки соматичного розвитку, що приводить до неповної реалізації морфогенетичної програми. Будову черепа і зубів сучасних жаб і лабіринтодонтів, вважає С. Смірнов, потрібно розглядати як докази, що підтримують гіпотезу педоморфного походження жаб.

1.2.3. Екологічні фактори розмноження, росту і розвитку

Екологічні характеристики водних об'єктів, які обирають безхвості земноводні для відкладання ікри, мають відповідати особливостями їх

розмноження і личинкового розвитку. Зазвичай це стоячі або повільно текучі води, неглибокі, з більш-менш розвиненою водною рослинністю. Але кожен вид надає перевагу певним умовам. Так, С.Л. Кузьмін [140] зазначає, що ранній розвиток *P. fuscus* зазвичай відбувається в постійних, стоячих, неглибоких (до 20-130 см) водах, вкритих густою трав'янистою рослинністю (у ставках, озерах, затоплених кар'єрах, канавах тощо) з рН 6,5-8,6. Береги таких водойм, як правило, пологі. Звичайна землянка віддає перевагу теплій, досить чистій, слабо кислій воді з низькою мінералізацією й відсутністю нітратів, але іноді розмножується й у сильно забрудненій воді. Розвиток ікри та личинок деяких видів може відбуватися у водоймах з підвищеною солоністю води, насичених органікою. Нерест *Bufo viridis*, ікру та личинок нерідко спостерігали у прибережних солонуватих водоймах біля моря та лиманів, у стічних канавах на тваринницьких фермах тощо. Майже всі амфібії мешкають або розмножуються у прісній воді. Але дослідження, проведені Чі-Шіун Ву та Єонг-Чоу Кам [97] показали, що деякі амфібії можуть існувати в умовах підвищеної солоності води або тимчасово перебувати в таких умовах. Личинки *Fejervarya limnocharis*, що розповсюджена на Тайвані, були помічені в прибережних солонуватих водах. В лабораторних дослідах з'ясувалось, що при підвищеній солоності води ріст та розвиток личинок затримуються, а розмір у метаморфозі зменшується.

Шляхом застосування дискримінантного аналізу та аналізу основних компонент установлені фактори, що впливають на присутність та величину популяцій земноводних [6, 7]. Основними з цих факторів є рН, покриття рослинністю, рослинність біля водойми, питома електропровідність, площа поверхні, максимальні глибини та ступінь рослинного покриття водойми, присутність або відсутність риби, геологічна основа водойми (крейда, глина, пісок, алювій або третинні відклади) та наземні біотопи, що зустрічаються в межах 100 м від водойми (хвойна або листяна лісова місцевість, рілля, пасовище, кущі, сад, пустище). З'ясовано, що розміри та вік ставків, геологічні особливості місцевості не впливають на розташування видів. *P. esculentus* та

B. bufo можуть займати найрізноманітніші водойми, а *R. dalmatina* та *H. arborea* мають більш вузькі екологічні вимоги. У великих старих ставках з високим рН (до 9,8) ропух більше, ніж жаб. Крім того, ропухи намагаються уникати ставків без риби [33, 66].

Щільність населення личинок має істотний вплив на їх розвиток та темпи росту. Експерименти з личинками гостромордої жаби підтвердили залежність розміру особин, що завершили метаморфоз, від щільності населення личинок експериментальних популяцій. Найбільшу вагу мали метаморфи в умовах одноосібного утримування, найменшу – в умовах утримування при підвищеній щільності населення. З підвищенням щільності зменшується і швидкість росту личинок. Залежність довжини тіла від щільності населення проявляється не так чітко, але з підвищенням щільності вона поступово зменшується [107, 146]. При низькій щільності населення личинки *Rana arvalis*, які вилупилися з рано та пізно відкладеної ікри, розвиваються практично однаково. Однак при високій щільності личинки, що вилупилися з пізно відкладеної ікри, мають вищу смертність, нижчі темпи росту і розвитку. Вони метаморфізують до стану цьогорічок малого розміру та мають невеликі енергетичні резерви. Це може бути причиною їх низької виживаності. Однак у сприятливих умовах життя відбувається компенсаційний ріст, що дозволяє їм досягти розмірів особин з ранніх кладок [110]. У личинок зеленої ропухи відмічалось явище, коли збільшення щільності населення веде до зменшення розмірів тіла цьогорічок без збільшення часу передметаморфного розвитку [54].

Температура є фактором, що значною мірою впливає на тривалість ембріонального та личинкового розвитку. Так, С.Л. Кузьмин [110] та Є.М. Писанець [140] відмічають, що період ембріонального розвитку та строки метаморфозу бурих жаб залежать від температурного режиму. На початок відкладання ікри, строки вилуплення личинок, метаморфоз істотно впливають не тільки температура, але й попередні фенологічні явища: температура лютого та березня місяців, строки танення снігу, червневі коливання температури тощо. Б.П. Ушаков із співавторами [106] у досліджах з визначення теплостійкості

м'язової тканини личинок трав'яних жаб виявили, що їм властиве явище теплової адаптації. Вона спричинила різке підвищення стійкості м'язової тканини для популяції загалом. У личинок з нижчою теплостійкістю м'язової тканини ця властивість зростає при тепловій аклімації тварин. У пуголовків з вищою теплостійкістю м'язової тканини такі зміни в процесі аклімації незначні.

Освітленість, за експериментальними даними, більше впливає на виживання личинок, ніж на темпи їх розвитку. О.Б. Ручін [150] та Є. М. Писанець [140] зазначають, що темпи розвитку бурих жаб мало залежать від світлового фактора. Однак освітленість виявляє помітний вплив на виживання. Довжина личинок, що проклюнулися, як і швидкість розвитку, мало відрізняється при різній освітленості.

Вплив хімічних речовин на ріст і розвиток. Досліджуючи вплив колхіцину на ембріони *Rana ripiens* на стадії останньої гастрюли, М.Й. Аллен [3] з'ясував, що їх смертність після обробки колхіцином корелює з концентрацією та тривалістю обробки. Гістологічні спостереження показали, що ступінь чутливості деяких ембріональних органів корелює зі ступенем їх диференціювання і деякою мірою - з розташуванням вздовж ембріональної вісі органів, що розвиваються. Окрім цього, були виявлені деякі ознаки поліплоїдії - наявність численних ядер великого розміру.

При експериментальному дослідженні впливу нітратів та фосфатів на щільність населення личинок у водоймах С. Тернер і Г.У. Рейер [90] зробили припущення, що хімізм води має вплив на виживання безпосередньо або опосередковано через продуктивність безхвостих амфібій.

Спостерігаючи вплив високих концентрацій нітратів на розмір і вік метаморфів трав'яної жаби, М. Йоханссон із співавторами [34] зазначають, що у менших метаморфів нижча локомоторна здатність та нижча терпимість до зневоднення і, як наслідок, нижча виживаність до зрілості. При порівнянні впливу нітратів на личинки північних та південних популяцій на території Швеції з'ясувалось, що у північних личинок вища смертність при обробці нітратами, ніж у південних. Отже, збільшене антропогенне навантаження,

пов'язане із застосуванням нітратів, має більший негативний вплив на північні, ніж на південні популяції трав'яної жаби.

У дослідженні впливу гербіциду атразину на розвиток деяких видів амфібій (в тому числі *Xenopus laevis*, *Rana pipiens* і *R. clamitans*) [83] з'ясовано, що їх смертність та час до метаморфозу не залежать від дози цієї речовини. Але наявність атразину може впливати на розвиток гонад та вторинні статеві ознаки. Автори висувають гіпотезу, що дія атразину може спричинити гормональні ефекти, пов'язані з розвитком амфібій.

При вивченні впливу пестицидів на живі організми застосовують екотоксикологічні тести. Б.Р. Шмідт [76] вважає, що індивідуальні ефекти (наприклад, поведінка або смертність) не обов'язково екстраполюються на популяційні ефекти. Але якщо є сильна залежність личинкової стадії від щільності, то збільшена смертність личинок не дуже впливає на популяційну екологію. А. Сіх із співавторами [73] погоджуються із Б.Р. Шмідтом, але приходять до інших висновків. Вони припускають, що дослідження індивідуальних реакцій мають ключову роль у розумінні впливів стресових факторів на популяції. При підвищеній щільності личинок збільшену смертність через кілька днів можуть викликати хижаки, тому вплив пестицидів на популяцію може бути незначним.

Г.М. Феллерс і П. Клеман [24] відмічають, що майже кожен вид безхвостих амфібій, що мешкають в Каліфорнії, зазнає значних популяційних знижень. При аналізі зразків води, осадів, повітря, снігу та зразків тканин амфібій було виявлено всі застосовувані сільськогосподарські пестициди. Лабораторні експерименти підтвердили високу смертність личинок під впливом високих концентрацій пестицидів. Це переконливо свідчить про те, що зниження популяцій амфібій в Каліфорнії пов'язані з широким використанням пестицидів.

С. Барні із співавторами [23] проаналізували вплив постійних забруднювачів води (фосфати, нітрити, кадмій, ртуть та інші) на личинок та дорослих жаб *Rana esculenta*. Личинкова фаза виявилася більш чутливою до

забруднювачів порівняно із дорослою фазою. Причиною цього є постійний контакт личинок із хімікатами, розчиненими у воді. Ксенобіотики легко проникають через їх шкіру, рот та зябра; печінкова біотрансформація в личинковому організмі менш ефективна порівняно із дорослим організмом. У зв'язку з цим особини, що постійно зазнають впливу забруднювачів, мають цитогенетичні зміни крові та печінки, знижену життєздатність і, отже, вони більш уразливі для хвороб та інфекцій.

Рівень pH. Дослідження різних гідрохімічних показників на місцях нересту *B. (Bufotes) viridis* показало, що одним з провідних факторів, який впливає на загибель ікри та личинок, є рівень pH. При цьому в нейтральній воді кількість виходу личинок звичайно нижче норми; при низькому значенні цього показника причиною загибелі є втрата організмом іонів Na^+ та K^+ . Підвищення кислотності води призводить також до більшої загибелі зародків *Rana temporaria* [140].

Антропофактори. О.О. Пястолова та О.А. Трубецька [147] зазначають, що порушення природних ландшафтів, викликане господарською діяльністю людини, призводить до значної зміни умов проживання тварин. Особливо великої уразливості від антропогенних навантажень зазнають малі водойми, які є місцем нересту, ембріонального та личинкового розвитку багатьох видів амфібій. Личинки амфібій мають високу чутливість до якості води. Проведені експерименти показали, що під впливом антропогенних забруднень у личинок *Rana arvalis* відбуваються структурно-функціональні зміни в організмі, зокрема, у печінці – зміна її відносних розмірів і основних структурних одиниць гепатоцитів. Найбільша ембріональна смертність (30%) помічена у водоймі, що являє собою заболочену ділянку стічного каналу промислового підприємства з високим ступенем засоленості ґрунту й високим вмістом (у порівнянні з контролем) іонів Fe^{3+} , SO_4^{2-} , HCO_3^- , Cl^- , CO_2 . У цього річка відмічалася підвищення відносної ваги печінки, що, можливо, пов'язано зі зниженням рівня води й поступовим підвищенням щільності населення

личинок. Також збільшення індексу печінки можна пояснити реакцією тварин на забруднення.

Продовжуючи дослідження інтенсивної антропогенної дії на природні комплекси, О.А. Трубецька [164] з'ясувала, що при різких антропогенних змінах середовища види тварин з високими генетичною мінливістю, швидкістю розмноження та швидкою зміною поколінь мають селективну перевагу та, відповідно, більші шанси на виживання. В досліді порівнювали строки виходу личинок, строки розвитку, період виходу на сушу личинок з кладок, що були вилучені з водойми із значним рівнем концентрації ПАР, та з кладок контрольної приміської водойми. З'ясовано, що розвиток личинок міських і приміських кладок відрізнявся між собою як у контролі, так і в розчинах ПАР більш тривалим періодом виходу на сушу. Відзначено загальну тенденцію затримки розвитку на стадіях 39-40 (за Дабагян, Слєпцовой, 1975) і більш швидкі темпи метаморфозу в розчинах більш високої концентрації.

Б. Макселл і Г. Хокіт [58] вказують, що амфібії є ключовим компонентом багатьох екологічних систем. В усьому світі спостерігається тенденція зниження їх популяцій у зв'язку із прямими або опосередкованими діями людини. Так, інтродуковані види риб і амфібій можуть конкурувати з місцевими видами або полювати на них. Використання гербіцидів і пестицидів у сільському господарстві негативно впливають на населення герпетофауни. Дорожній транспорт знищує герпетофауну або створює бар'єри для нерестових міграцій, руйнує середовище існування і збільшує хімічне забруднення. Розвиток сільського господарства може призвести до фрагментації та руйнування метапопуляційної динаміки. Тому дуже важливим є знання розподілу і статусу багатьох видів для того, щоб упоратися з факторами, що негативно впливають на них.

Вплив паразитів і хижаків. При дослідженні співвідношення між частотою і типами морфологічних відхилень у амфібій, що були під впливом рН-фактора, пестицидів, фосфатів і нітратів було з'ясовано, що жодна з якісних вимірних змінних не впливала на наявність аномалій, але вони були пов'язані

з трематодами. Експериментальним шляхом з'ясовано, що паразитичні трематоди викликають аномалії розвитку при впливі їх на пуголовків. При цьому виникають такі аномалії як поліміелія, ектромелія, полідактилія, поліфалангія, спайки шкіри. Зараженість трематодами – важлива та широко розповсюджена причина аномалій земноводних. Паразити, крім того, можуть знижувати природні популяції земноводних та заражати широкий діапазон хребетних хазяїв, в тому числі ссавців, які харчуються земноводними та їх личинками [14, 65, 74].

Упродовж розвитку личинки безхвостих амфібій зазнають впливу безхребетних і хребетних хижаків, що мешкають у водоймі. Так, наприклад, деякі види планарій, п'явки, личинки бабок, личинки та імаго жуків-плавунців, раки, риби, тритони, зелені жаби, болотяні черепахи, вужі, водяні та болотяні птахи, деякі ссавці поїдають ікру та личинок червоночеревої джерелянки, східної райки, звичайної ропухи, трав'яної, озерної та ставкової жаб. Окрім цього, було виявлено канібалізм у формах личинка-яйце, личинка-личинка у звичайної землянки, східної райки, сірої та зеленої ропух, трав'яної, гостромордої, озерної, ставкової жаб [110, 140].

Експериментальні дослідження Д. Скеллі та Е.Е. Вернера [79, 80], що стосувалися впливу хижаків (личинок бабки, тритонів, річкових раків) на ріст і розвиток личинок безхвостих амфібій показали, що в присутності хижака та при невеликій кількості їжі личинки мали менші розміри. Це спричиняє уповільнення темпів росту, що позначається на розмірах личинок у метаморфозі. З'ясувалося, що присутність хижаків або обмежує кількість схованок і в такий спосіб підсилює міжвидову конкуренцію серед личинок різних видів, або, навпаки, сприяє просторовому розподілу й зменшенню міжвидової конкуренції. Дослідження Б.Р. Ангольта та Е.Е. Вернера [4] довели, що при великій кількості їжі пуголовки рухаються повільніше, ніж при нестачі їжі. Тому ймовірність зіткнення з хижаком малоімовірна і, відповідно, смертність через хижаків при високих рівнях їжі більш низька.

Наявність хижих риб у місцях нересту й личинкового розвитку *Bufo maculatus* спричиняє формування щільних скупчень личинок до декількох тисяч особин. Така поведінка, як з'ясували М. Спіелер і К.Е. Лінсенмайр [82], зумовлена комбінацією двох факторів - хімічним (що іде від травмованих личинок) і механічним (швидкі рухи водних хижаків). Личинки, що живуть у щільних скупченнях, мають менші розміри, ніж личинки, що живуть розсіяно. Це відбувається через обмеження харчових ресурсів і накопиченням отруйних продуктів метаболізму в межах групи. Після усунення хижака щільні скупчення личинок перетворювалися в розсіяні. Така поведінка личинок спостерігається у водах з численними хижаками.

При дослідженні взаємодії факторів висихання водойми й наявності хижаків була виявлена адаптивна пластичність личинок *Rana temporaria*. Висихання водойми виявилось важливішим фактором, ніж наявність хижаків, оскільки у першому випадку прискорюються розвиток і перебіг метаморфозу, а у другому - личинковий період триваліший, метаморфоз затримується [49]. Дослідження впливу присутності хижаків (личинок жука-плавунця, п'явок, колючки) на строки вилуплення та морфології личинок бурих жаб показало, що присутність хижаків не впливала на строки вилуплення. Однак у личинок, які щойно вилупилися та розвиваються в присутності хижака, були відносно коротші тіла й нижчі хвостові плавці, ніж у личинок, що розвиваються при відсутності хижака. Це показує, що присутність хижаків або їхні хімічні сигнали можуть викликати морфологічні зміни у хребетних тварин на ранніх стадіях розвитку. При постійній присутності хижаків збільшується тривалість личинкового періоду й розміри метаморфів, що сприяє вищій виживаності [48, 50, 51, 86]. Вивчення поведінкових реакцій личинок жаб на присутність різних хижаків показало, що ці реакції були високо корельовані з їхнім ростом [71, 72]. Присутність хижих риб не змінює або незначно змінює просторовий розподіл личинок і їх ріст, а також зменшує активність личинок. Присутність личинок бабки викликає найбільші зміни просторового розподілу, скорочення росту та збільшення висоти хвостового плавця.

Поведінкова і морфологічна пластичність присутня у личинок всіх видів безхвостих амфібій. Вони демонструють різні реакції на однакові види хижаків. Однак, личинкам властиві різні реакції на різні види хижаків, причому на кожен вид хижака у жертви існує певний набір реакцій. З'ясовано, що поведінкові особливості були більш мінливими, ніж морфологічні ознаки, оскільки останні більшою мірою залежать від особливостей середовища існування. Так, личинки, що населяють тимчасові водойми, мають вищу активність, меншу висоту плавця й більші тіла, що призводить до прискореного розвитку [70]. Зміна середовища існування може спричинити різке зменшення чисельності видів безхвостих амфібій. Порівняння з історичними даними показало загрозову ситуацію з *Bombina variegata variegata* у північній Італії, де жовточерева джерелянка є одним з вимираючих видів [18]. До цього привело збільшення хижаків, основними з яких є личинки бабок, жуки-плавунці та їх личинки, водяні клопи та їх личинки, хижі риби, саламандри, тритони та їх личинки, вужі. Надмірна присутність хижаків, що поїдають ікру та личинок жовточеревої джерелянки, являє собою значний фактор загрози.

Дослідження ефектів присутності хижої риби та личинок бабки на поведінку та смертність личинок американських видів жаб в лабораторних умовах [22] показали, що личинки всіх видів обмежували свою діяльність у присутності хижаків. Наявність у водоймі хижої риби обмежувала негативний вплив личинок бабки на кількість пуголовків. І навпаки, наявність личинок бабки - причина обмеження негативного впливу хижої риби на кількість пуголовків.

Експериментальні дослідження [1, 8, 56, 77, 87, 88, 92-96] засвідчують, що присутність хижаків спричиняє у личинок всіх видів безхвостих амфібій морфологічні зміни та поведінкові особливості. Морфологічно вони реагують значним скороченням темпу росту (але при наявності достатньої кількості їжі високі темпи росту можуть зберігатися); адаптацією довжини хвоста, висоти плавця та ширини м'язів плавця до присутності хижаків. Тому що личинки із занадто довгими або короткими хвостами частіше зазнають нападів в області

голови та тіла, а високий хвостовий плавець є чинником високого ризику загибелі від хижаків. Поведінкові реакції проявляються через обмеження харчування та плавальну активність. Личинки реагують не тільки на присутність хижаків у водоймі, а й на хімічні сигнали, які виникають при поїданні хижаком конспецифічних пуголовків. При наявності двох різних хижаків личинки зменшують свою активність в присутності того хижака, з яким вони частіше зустрічаються у природних водоймах у процесі розвитку.

Хижацтво, як біотичний механізм, може бути фільтром при впливі на склад угруповання личинок різних видів у ефемерних та постійних середовищах існування [15]. Хижаки у присутності личинок проявляють морфологічні реакції. Так, Х. Мічіме із співавторами [59] у своїх експериментах доказали, що вібрація води від коливань хвостів пуголовків є ключовим сигналом для утворення морфи з широкою головою у личинок саламандри *Hynobius retardatus*.

Б. Шелдон із співавторами [78] експериментально довели, що вторинні статеві ознаки, а саме шлюбне забарвлення самців *Rana arvalis*, вказують на генетичні ефекти виживаності потомства цього виду. Інтенсивність забарвлення самців не впливала на розмір тіла личинок, але потомство інтенсивно забарвлених самців краще протистояло хижакам і мало більшу виживаність, ніж потомство слабо забарвлених самців. Тому інтенсивність забарвлення самців впливає і на пріоритетність вибору самців самками.

Захищеність ікри від хижаків залежить від її розташування в скупченнях ікри [29, 110]. Було помічено, що самки гостромордих жаб після основного періоду нересту відкладали ікру в центрах скупчень. Перевага такого відкладання ікри полягає в тому, що у центрі скупчень вища температура і коротший час розвитку яєць у порівнянні з периферійними кладками. Тому така ікра більше захищена від хижаків.

Залежність будови морфологічних структур личинок різних видів безхвостих амфібій від способу життя. Різні види безхвостих амфібій обирають для нересту різні типи водойм. Крім того, їх личинки займають різні

біотопи у водоймі, яку вони населяють. Залежно від цього вони мають відмінності у будові морфологічних структур, що дозволяє їм використовувати ту чи іншу ділянку водойми. При вивченні личинок двох видів роду *Bufo* - талиської та кавказької ропух, з'ясувалось, що личинки кавказької ропухи, які є реофілами, мають більш широкий та потужний присосок, ніж лімнофільні личинки талиської ропухи [112].

При переході до вільного плавання у личинок розвивається хвостовий плавець, який у різних видів буває різної висоти. Так, личинки *Bombina bombina* та *Hyla orientalis* ведуть пелагічний спосіб життя, тому мають високий хвостовий плавець, який дозволяє їм триматися у товщі води [110; 141].

1.2.4. Фенотипічна пластичність

Амфібії виявляють надзвичайну фенотипічну пластичність. Лабораторні дослідження показали, що деякі їх види реагують на кількість води у водоймі: метаморфоз прискорюється, коли їх водойми пересихають. При зниженні рівня води ускладнюються пошуки личинками їжі, що прискорює метаморфоз. При цьому не знайдено ніяких генетичних передумов у темпах росту та розмірів у метаморфозі для фенотипічної пластичності [16, 48].

Нерест найвищих португальських популяцій *Hyla meridionalis*, що мешкають на висоті 902 м над рівнем моря, починається взимку і продовжується до квітня. Личинки, що виходять до початку весняних місяців, встигають завершити метаморфоз до висихання тимчасових водойм, в яких відбувався нерест [25]. У лабораторному експерименті [50] було досліджено личинок *Rana temporaria*, що походять з двох поселень на відстані 1600 км (північне і південне). З'ясовувалось, як личинки регулюють свій ріст і розвиток, реагуючи на фотоперіодичні сигнали, і чи залежать ці реакції від температури середовища. Виявилось, що у північних личинок фотоперіод не вплинув на вік метаморфозу, але вплинув на темпи росту. Ріст і норми розвитку, розмір в метаморфозі та вживання їжі були вищі у личинок із північної популяції, ніж із південної. Личинки південної популяції при впливі високої температури

перестають харчуватися, що приводить до затримки метаморфозу та збільшує їх смертність.

1.2.5. Географічна мінливість личинок конспецифічних видів

При дослідженні росту бурих жаб в умовах помірного клімату Скандинавського півострова було з'ясовано, що у личинок *Rana temporaria* північних популяцій були швидші темпи росту, ніж у личинок південних популяцій. При цьому на ріст личинок північних популяцій негативно впливала наявність великої кількості їжі, в той час як на ріст личинок південних популяцій вона мала позитивний ефект. Отже, личинки північних популяцій мають генетичну здатність закінчувати розвиток і проходити метаморфоз швидше, ніж личинки південних популяцій, оскільки жаби північних популяцій пристосувались до короткого та холодного літа і закінчують свій розвиток швидше, ніж конспецифічні личинки південних популяцій [68].

1.3. Проблеми діагностування виду личинок безхвостих амфібій

1.3.1. Діагностування за морфологічними ознаками

Вивчення морфології личинок деяких видів з родини Bufonidae (*Boophis occidentalis* і *Bufo dombensis* на 26 та 34 стадії (Gosner, 1960)) показало, що вони мають спільні риси будови: великі овальні ніздрі з припіднятим краєм; отвори ніздрів дорсолатерально невидимі; очно-носова лінія відсутня; очі розташовані дорсолатерально; оперкулярний отвір розташований на боці приблизно посередині тіла; довжина хвоста складає 66-67% довжини тіла. Відмінностями є розташування осі хвоста (проходить нижче або вище ока) та колір личинок [13, 62].

У ході вивчення морфологічних особливостей пуголовків трьох видів зелених жаб Р. Гюнтер вказує [28], що такі ознаки як форма тіла, довжина хвоста, відношення відстані між очима до відстані між ніздрями, відстань між ніздрями та вершиною морди є ненадійними і навіть дезорієнтуючими. Більш надійними відмінними ознаками між *ridibunda* та *lessonae* є діаметр ніздрі та індекс «відстань між зіницями/назо-епіфізарна відстань»; якщо личинки мають добре розвинені задні кінцівки, то вони відрізняються співвідношенням

«довжина пальців кінцівки/довжина п'яткового горбка». Личинки *esculenta* мають проміжні ознаки батьківських видів. Визначальною ознакою для них є тільки форма п'яткового горбка; додатковою ознакою є індекс довжина пальців кінцівки/довжина п'яткового горбка, який варіює від 2 до 3.

С. Мартін [57] у таблиці для визначення личинок бурих жаб відмічає (без зазначення стадії розвитку), що у личинок гостромордої жаби відстань між очима дещо більша, ніж відстань між ніздрями; хвіст у 1,5 рази довший за тіло, закінчується гостро; загальна довжина до 45 мм; верхня частина плавця відносно низька, не досягає вертикалі оперкулярного отвору. У личинок трав'яної жаби відстань між очима у 1,5 рази більша, ніж відстань між ніздрями; хвіст у 2 рази довший за тулуб, закінчується тупо; загальна довжина до 46 мм; верхня частина плавця відносно низька, не досягає вертикалі оперкулярного отвору.

1.3.2. Особливості будови ротового апарату пуголовків

А. Дюбуа [19], вивчаючи різні системи для позначення будови ротового апарату личинок, визначив дві основні мети використання цих систем. Перша полягає в тому, щоб детально описати кількість, розташування і характер зубних рядів у кожної конкретної личинки. Друга – дати інформацію про зміни кількості та розташування зубних рядів поміж декількох личинок. Ці дві мети, на його думку, неможливо об'єднати, використовуючи один вид формули. Тому Дюбуа запропонував стандартизацію використання різних ознак, цифр і літер у зубних формулах. Він вважає, що однією із систем, яку доцільно використовувати, є система з використанням арабських цифр. При цьому неперервні ряди позначаються однією цифрою, переривні – за допомогою знаку «+», неперервні від переривних рядів відокремлюються знаком «:»; верхній лабіум від нижнього відокремлюється за допомогою знаку «/». Наприклад, формула $1:4+4/1+1:3$ означає, що на верхній губі один зовнішній ряд безперервний і чотири ряди – переривні, на нижній губі один внутрішній ряд переривний і три ряди – безперервні.

Така система отримала прихильність інших дослідників. М. Венцес із співавторами [67], досліджуючи личинок *R. temporaria* з водойм різної величини, виявили, що личинки у великих водоймах мають зубну формулу $1:3+3/1+1:3$, а личинки у малих водоймах – $1:2+2/1+1:3$. С. Мартін [57] у таблиці для визначення личинок бурих жаб без зазначення стадії личинкового розвитку наводить будову ротового апарату, яку можна виразити формулами: для *Rana arvalis* – $1:1+1/1+1:2$, для *R. dalmatina* – $1:2+2/1+1:3$, для *R. temporaria* – $1:3+3/1+1:3$.

Описуючи ротовий апарат деякі автори [62] окрім зубної формули використовують ще й такі ознаки як величина і розташування ротового диска, кількість рядів і розташування папілярних складок, форма (зазубрені чи не зазубрені) і колір рогових щелеп.

1.3.3. Діагностування личинок криптичних видів

Внутрішньовидову зміну маси тіла та морфометричні характеристики різних личинкових стадій було вивчено [85] у личинок популяцій *Pelobates fuscus* і *P. syriacus* із Сербії та Македонії. Виявилось, що міжвидові відмінності у розмірах були набагато більшими у личинок на ранніх стадіях розвитку. Конвергенція в морфометричному аспекті прогресувала до часу метаморфозу. На всіх наступних стадіях таких відмінностей не виявлено. Вивчення географічних змін цих ознак не показало суттєвих розходжень між видами. Таким чином, морфологічні характеристики личинок *P. fuscus* і *P. syriacus* можуть бути використані для видової ідентифікації тільки на ранніх стадіях розвитку.

Аналіз мінливості розміру генома звичайної землянки *Pelobates fuscus* Laurenti, 1768 показав, що цей таксон представлений двома (західною та східною) геномними формами. Межа між ними проходить в меридіональному напрямку приблизно по $35-38^\circ$ сх. д. Морфологічних ознак для діагностики цих форм виявити не вдалося [47]. Результати наступного генетичного дослідження [122] дозволили зробити висновок, що ці форми є двома критичними видами, і

запропонувати для східної форми видову назву «землянка Палласа», *P. vespertinus* (Pallas, 1771).

Б. Люшер із співавторами [53] провели аналіз генетичного диференціювання личинок швейцарських популяцій *Bufo b. bufo* та *B. b. spinosus*. Його результати показали, що в межах однієї популяції генетичне диференціювання більше, ніж між кількома популяціями. Поняття підвидів *B. b. spinosus* у Середземноморському регіоні, яке базується на морфологічних ознаках, не було підтверджене генетичними дослідженнями. Можливо, морфологічні ознаки, що відділяють популяції Середземномор'я від північних популяцій *Bufo b. bufo*, визначаються екологічними умовами.

1.4. Інкубація ікри та утримання личинок

Інкубація ікри. Для успішної інкубації ікри з метою виведення личинок її необхідно утримувати в певних умовах. При розведенні безхвостих амфібій взимку деякі дослідники рекомендували обігрів посудини з ікрою електричною лампою при температурі близько 19°C та щоденну заміну води [103].

О. Кінне із співавторами [44] у досліді розведення і вирощування личинок *Bombina bombina* вміщували яйця у пластикові лотки, заповнені відфільтрованою ставковою водою на висоту 3-4 см. Ікра розвивалася при амплітудах денних температур 15-23°C та 13°-17°C - нічних (червень-липень). В цих умовах зародковий розвиток тривав 5-7 днів. Інші автори [42] утримували ікру *B. orientalis* у чашках Петрі діаметром 15 та 18 см, де кількість яєць була 40 і 80 відповідно. Дехлоровану воду з-під крана замінювали один раз на день, температура води коливалась від 15,6° до 25,0°C. За таких умов зародковий розвиток тривав 3-5 днів. Розвиток ікри *Bufo bufo* також триває 3-5 діб, але, залежно від температури, може розтягуватись до 15 діб [168]. У деяких експериментах запліднені яйця звичайної ропухи утримували при діапазоні температур 17°-24°C до початкових личинкових стадій [40].

Т. Кавамура та М. Нішіока [35] при розведенні *Rana nigromaculata* запліднені яйця вміщували в емальовані каструлі розміром 33,5 см×23,5 см×5,5 см та витримували при кімнатній температурі 20°-25°C до ранньої стадії

пуголовка. Ті ж дослідники для виведення міжвидових гібридів бурих жаб запліднені яйця вміщували в маленькі скляні посудини і витримували при температурі 17°-24°C до ранніх личинкових стадій [41].

Умови утримання личинок. Після виходу личинок безхвостих амфібій з ікр'яних оболонок їм необхідне забезпечення умов для подальшого росту і розвитку. С.В.Герд [103] рекомендував утримувати пуголовків у посудині з невеликим шаром води та замінювати її через 8-10 днів. О. Кінне із співавторами [44] вирощували личинок *Bombina bombina* в акваріумах об'ємом 50 л з водою. Акваріуми, наповнені відфільтрованою ставковою водою, витримували упродовж двох тижнів, інколи додаючи гілочки елодеї або міріофіллюма, для підтримання росту найпростіших на дні та стінках акваріумів. За таких умов загальна тривалість личинкового розвитку від виходу з оболонок до кінця метаморфозу склала 45-65 діб (23 доби при температурі води 26°C). Личинки (4%), період розвитку яких тривав понад 80 днів, були аномально маленькими і зрештою загинули.

Для вирощування личинок *Bombina orientalis* Т. Кавамура із співавторами [42] використовували емальовані або пластикові посудини розміром приблизно 33 см×23 см×6 см. Заміна дехлорованої води відбувалася щодня. Щільність личинок регулювали залежно від їх розміру. У різні посудини вміщували різну кількість личинок: 100 - загальною довжиною близько 15 мм; 40-60 личинок - 23 мм. Для завершення метаморфозу у кожній посудині залишали близько 50 личинок. Якщо личинок вирощували на відкритому повітрі, їх утримували в цементних резервуарах розміром 83 см×54 см×17 см з висотою водяного стовпа 14 см, воду в резервуарах замінювали нерегулярно. Для завершення метаморфозу в кожному резервуарі залишали біля 100 личинок. У таких умовах вирощували і личинок міжвидових гібридів бурих жаб. Личинок *Rana nigromaculata* утримували в резервуарах розміром 90 см×60 см×20 см, личинок *Rana japonica* та *Rana tsushimensis* - у резервуарах розміром 95 см×65 см×20 см [35, 38; 41]. Зазвичай для нормального розвитку личинок до завершення метаморфозу достатньо кімнатної температури. Є досвід вирощування за таких

умов личинок сирійської землянки та гібридів японських водяних жаб *Rana nigromaculata* та *Rana brevipoda* [37, 113]. Для вирощування личинок *Bufo bufo* рекомендують використовувати спеціально підготовлені акватераріуми, оснащені містками для виходу цюгорічок з води на берег після завершення метаморфозу. Воду з температурою 18°-22°C постійно аерують та періодично фільтрують. З метою швидшого розвитку личинок рекомендують вчасно калібрувати та розсаджувати. За таких умов розвиток відбувається упродовж 30-40 днів [168]. При дослідженні особливостей метаморфозу *Rana temporaria* їх личинки відразу після виходу з оболонок розсаджували по 20 особин в акваріуми з об'ємом води 18 л і утримували до метаморфозу при постійній температурі 20°C [109]. У ході вивчення личинкового розвитку *R. arvalis* О.А. Трубецькою з'ясовано [164], що у разі загибелі однієї личинки в акваріумі необхідно відлити з нього 500 мл води для підтримання постійної щільності тварин. Л. Бергер із співавторами [9] утримували личинок водяних жаб при щільності 4 пуголовки на літр води, акваріуми були розміщені в сонячній кімнаті, воду змінювали щоденно або через день.

Годування. Важливим фактором для нормального розвитку личинок безхвостих земноводних є повноцінне харчування. С.В.Герд [103] рекомендує в якості корму на ранніх стадіях розвитку давати скибки сирої картоплі, а пізніше додавати шматочки крутозвареного яйця. О. Кінне [44] із співавторами вказує, що личинки *Bombina bombina* на ранніх стадіях розвитку живляться найпростішими (бактеріями та діатомовими водоростями), які вкривають плівкою підводні поверхні. Пізніше личинки живляться водяними рослинами, а доросліші можуть споживати риб'ячий корм, подрібнене листя кропиви та салату. Коли личинки досягали загальної довжини 30-33 мм їм давали рибні кульки, але окрім цього необхідні й корми іншої якості - рештки рослин (елodeя, міріофіллум, очерет) або тварин (хробаки, комахи), що розкладаються. Л.Ф. Мазанаєва та А.Д. Аскендеров [168] наводять досвід годування личинок сирійської землянки *P. syriacus* тільки тваринними кормами - шматочками риби та м'яса, сушеною дафнією та мотилем [113]. Личинок *Bufo bufo* рекомендують

щоденно годувати дрібними безхребетними, рослинними суспензіями та спеціальними акваріумними кормами. В дослідях зі схрещування деяких видів водяних жаб їх личинок годували як рослинними, так і тваринними кормами - протертим горохом, жовтком крутозварених яєць, вареним салатом та розтертою кропивою [9]. Багато авторів наводять приклади успішного вирощування личинок, годуючи їх тільки рослинними кормами. Так, М.Б. Корнілова із співавторами [109] годували личинок *Rana temporaria* вареною кропивою, додаючи при цьому вітамінізовані корми для декоративних риб. Інші автори [164] упродовж всього дослідження годували пуголовків *R. arvalis* вареним листям кульбаби, даючи небагато їжі, у міру необхідності. У численних дослідях з вирощування личинок *Bombina orientalis*, *Bufo bufo*, *Rana nigromaculata*, *R. brevipoda*, *R. plancyi chosonica*, *R. lessonae*, *R. ridibunda*, *R. esculenta*, гібридів бурих та зелених жаб годували вареним шпинатом та мангольдом [35-37, 39, 40-43].

Метаморфоз. Деякі дослідники [9] вважають, що перехід від личинки до цьогорічка у *Bombina bombina* починається з появи бруньок задніх кінцівок, які потім швидко ростуть. Після появи передніх кінцівок починається резорбція хвоста. Під час метаморфозу відбувається перебудова рота та кишечника, припиняється харчування. Особини, що проходять метаморфоз, можуть виходити на вологу землю з хвостом майже повної довжини, а личинки, у яких хвіст зменшився всього на 10-20% можуть навіть стрибати за комахами. Інші автори [168], які вирощували пуголовків водяних жаб, початком метаморфозу вважали вихід назовні передніх кінцівок. Під час метаморфозу личинки не тільки джерелянки червоночеревої, а й інших безхвостих амфібій (наприклад, ропухи звичайної) не живляться. В деяких дослідях [43] жабенят після метаморфозу годували москітами.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Тривалість досліджень та обсяг матеріалу

Дослідження проводилося упродовж 2003-2016 рр. Порівняльний аналіз морфології личинок 12 видів безхвостих амфібій виконаний на матеріалі, зібраному на території України. Запліднену ікру відбирали з природних водойм, а також отримували методом стимуляції розмноження тварин у лабораторних умовах.

У роботі з різних причин відсутні дані стосовно личинкового розвитку *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), *Bufo calamita* Laurenti, 1768 та *Pelophylax esculentus* Linnaeus, 1758. Однак, це не вплинуло на основні результати та висновки роботи з огляду на несуттєві відмінності морфології личинок споріднених видів.

Всього оброблено і описано 9744 екземплярів личинок (табл. 2.1.1).

Таблиця 2.1.1

Видовий та кількісний стан досліджених личинок безхвостих земноводних

Вид	Дата збору	Місце збору	Метод отримання ікри	Кількість екземплярів досліджених личинок
<i>B. bombina</i>	01.05.2003	Чернігівська обл., Чернігівський р-н, с. Деснянка	Відбір із природної водойми, розмноження в лабораторії	196
	03.05.2003	Чернігівська обл., Чернігівський р-н, околиці с. Рябці		
	21.04.2004, 11.04.2016	м. Чернігів, урочище Кордівка		
<i>B. variegata</i>	05.05.2005	Закарпатська обл., Ужгородський р-н, околиці с. Кам'яниця, г. Плішка	Розмноження в лабораторії	172
<i>P. fuscus</i>	07.04.2009	м. Чернігів, урочище Бобровиця	Відбір із природної водойми	

Продовження таблиці 2.1.1				
	23.04.2010	Волинська обл., Шацький р-н, оз. Люцимер	Відбір із природної водойми	982
<i>P. vespertinus</i>	21.04.2011	Харківська обл., Зміївський р-н, околиці с. Гайдари, Іськів ставок	Відбір із природної водойми	1883
<i>H. orientalis</i>	14.04.09, 28.04.11	м. Чернігів, урочище Бобровиця	Розмноження в лабораторії	806
<i>B. (B.) bufo</i>	09.04.2008	м. Чернігів, урочище Кордівка	Відбір із природної водойми	1581
	05.06.2016	м. Чернігів, урочище Бобровиця		
<i>B. (B.) viridis</i>	20.04.2012, 27.04.2012	м. Чернігів, урочище Бобровиця	Відбір із природної водойми	391
<i>R. temporaria</i>	01.04.2004	Закарпатська обл., Ужгородський р-н, урочище Дубки	Відбір із природної водойми	763
	10.04.2006	м. Київ, урочище “Сирецький гай”		
<i>R. arvalis</i>	28.04.2003, 12.04.2004, 14.04.2005, 25.03.2007	м. Чернігів, урочище Кордівка	Відбір із природної водойми, розмноження в лабораторії	2229
	12.04.2005	Чернігівська обл., Чернігівський р-н, околиці с. Рябці		
<i>R. dalmatina</i>	08.04.2006, 26.04.2006	Закарпатська обл., Ужгородський р-н, околиці с. Невицьке	Відбір із природної водойми	242
<i>P. ridibundus</i>	17.04.2012	Запорізька обл., Пологовський р-н, с. Семенівка	Розмноження в лабораторії	72
<i>P. lessonae</i>	07.05.2010	Чернігівська обл., Коропський р-н, Мезинський НП	Розмноження в лабораторії	427
	09.05.2010	Чернігівська обл., м. Ніжин		

Кількість личинок за розподілом по стадіях нерівномірна, оскільки початкові та метаморфні стадії проходять швидше, ніж інші. Крім цього,

різниться кількість ікринок у кладках та стадія виходу з оболонок у різних видів (табл. 2.1.2).

Таблиця 2.1.2

Кількість личинок досліджених видів на різних стадіях розвитку

Номер стадії (Gesner, 1960)	Кількість екземплярів личинок											
	<i>B. bombina</i>	<i>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>	<i>R. dalmatina</i>	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. lessonae</i>
18	1	-	8	13	-	4	4	1	10	-	-	-
19	2	-	4	8	5	5	3	2	18	-	-	-
20	1	4	12	30	10	4	17	17	32	1	-	5
21	1	2	15	36	8	2	6	4	37	5	1	4
22	1	2	2	24	3	3	3	5	29	1	1	6
23	5	1	18	15	6	5	-	3	17	-	4	3
24	1	1	12	31	11	1	2	2	20	9	5	2
25	14	3	9	119	21	2	3	2	12	15	3	100
26	55	2	174	631	115	5	15	5	530	10	13	45
27	13	9	38	206	70	12	26	12	149	4	1	16
28	16	25	149	194	80	72	38	13	210	20	3	20
29	10	11	50	54	27	45	17	16	56	14	3	13
30	2	3	47	33	30	23	20	12	41	16	2	5
31	2	2	80	51	19	25	21	9	59	13	1	15
32	2	3	33	22	21	21	15	9	44	8	1	9
33	5	1	15	32	17	33	19	9	54	10	1	9
34	3	3	40	91	38	43	31	9	44	10	3	27
35	11	10	61	60	21	48	18	12	67	12	5	32
36	2	1	23	18	22	27	13	6	36	9	1	8
37	3	3	11	15	17	26	18	5	50	7	2	13

<i>Продовження таблиці 2.1.2</i>												
38	6	3	18	37	39	36	20	5	48	4	2	28
39	8	9	31	36	41	19	17	7	53	15	3	19
40	5	10	13	63	26	47	14	7	69	10	3	15
41	2	9	33	55	53	78	6	20	56	15	6	13
42	5	3	38	5	15	31	4	16	90	4	1	8
43	5	8	7	-	17	79	9	38	139	5	1	-
44	8	9	10	1	14	501	10	58	124	11	3	2
45	7	34	20	-	24	133	2	38	108	7	1	9
46	-	1	7	2	2	44	1	1	20	7	1	4

2.2. Методи дослідження

2.2.1. Отримання личинок безхвостих амфібій та догляд за ними в лабораторних умовах

Ікру відбирали з природних водойм або отримували шляхом розмноження тварин в лабораторії. Коли не вдавалося досягти парування і розмноження безхвостих амфібій в штучних умовах, ми стимулювали розмноження за допомогою сурфагону, який останнім часом використовують в якості стимулятора дозрівання статевих продуктів осетрових риб [143, 144] та репродуктивної діяльності у амфібій [55].

Сурфагон - синтетичний нанапептид, аналог гонадотропін-релізінг гормону Лг-Рг-люліберину, який випускають у вигляді стерильного розчину у 0,9% розчині хлориду натрію з консервантом ніпагіном. В 1 мл препарату міститься 5 мкг діючої речовини. Первісно він застосовувався для лікування яєчників та фолікулярних кіст великої рогатої худоби, збільшення функціональної активності жовтого тіла, підвищення заплідненості самиць, ранньої індукції статевого циклу, стимуляції поліовуляції у корів-донорів, синхронізації овуляції у свиноматок та овець, стимуляції статевої функції у овець, з метою попередження ранньої ембріональної смертності [167].

Введенням сурфагону ми стимулювали репродуктивну діяльність *H. orientalis*, *P. ridibundus*, *P. lessonae*. Дрібним тваринам (райка східна) вводили підшкірно 0,5-1 мл сурфагону, жабам – 1-2 мл на одну ін'єкцію. Ми вважали, що ікра відкладена повністю, коли амплексус розпадався. Після цього тварин відсаджували з нерестовища.

Інкубація ікри та утримання личинок відбувалося при кімнатній температурі в пластикових лотках об'ємом 10 л з товщиною водяного шару до 10 см. Воду щоденно замінювали на відстояну (не менше доби) водопровідну. Личинок з початку активного живлення до метаморфозу годували вареним листям кульбаби. В період метаморфозу лотки встановлювали в похиле положення для забезпечення виходу на суходіл молодих тварин.

2.2.2. Обробка отриманого матеріалу

Личинок відбирали і фіксували в етиловому спирті (96%) щодобово. Для визначення стадій личинкового розвитку використовували таблицю, запропоновану К.Л. Госнером [26], адаптуючи її для дослідження личинок безхвостих амфібій фауни України. Схема К.Л. Госнера, розроблена для дослідження живих личинок, адаптована нами для фіксованого матеріалу. При описі будови ротового апарату личинок використані позначення, запропоновані А. Дюбуа [19].

Морфологічні структури личинок фотографували цифровою камерою, закріпленою на біноклярі МБС-1 (збільшення $\times 8$). Вимірювання лінійних розмірів личинок 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 до видання «Земноводні Східної Європи. Частина II. Ряд Безхвості» [140].

РОЗДІЛ 3

МОРФОЛОГІЯ ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ

П'ЯТИ РОДИН ФАУНИ УКРАЇНИ

3.1. Схема дослідження розвитку личинок безхвостих амфібій фауни України

Личинковий розвиток кожного виду досліджували за схемою: 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 (рис. 3.1),

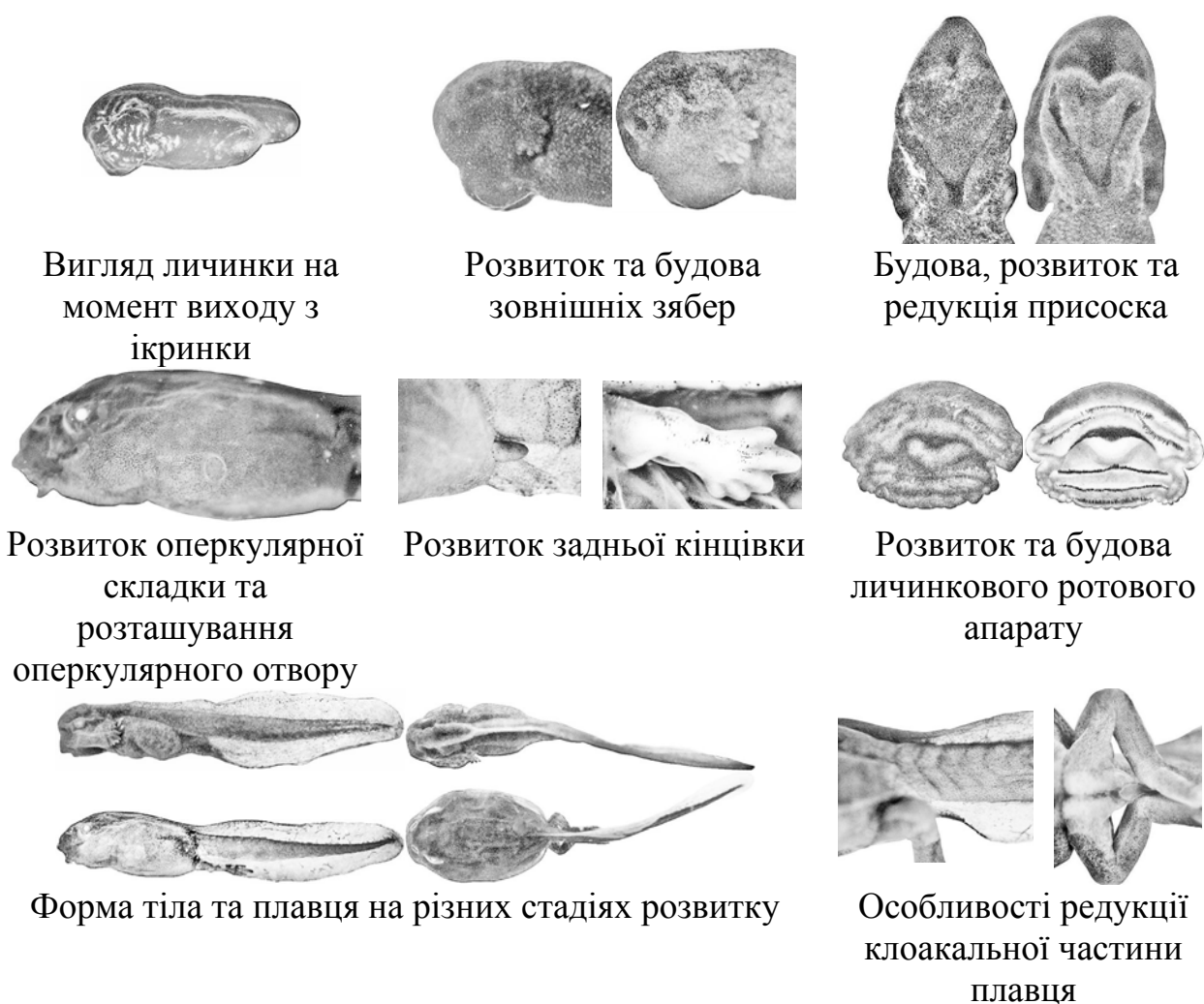


Рис. 3.1. Послідовність дослідження морфологічних структур личинок безхвостих амфібій

зміна довжини хвоста і тіла впродовж розвитку (рис. 3.2),

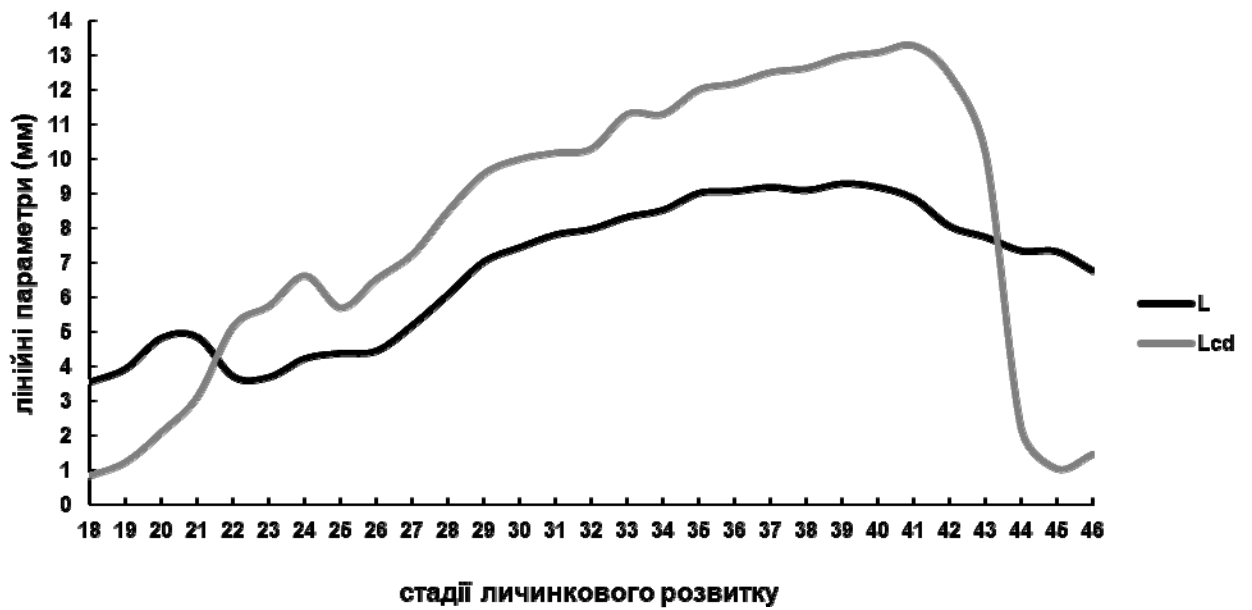


Рис. 3.2. Зміна довжини тулуба і хвоста личинок

зміна величини співвідношення Lcd/L (рис. 3.3),



Рис. 3.3. Зміна величини співвідношення Lcd/L

тривалість стадій личинкового розвитку (рис. 3.4).

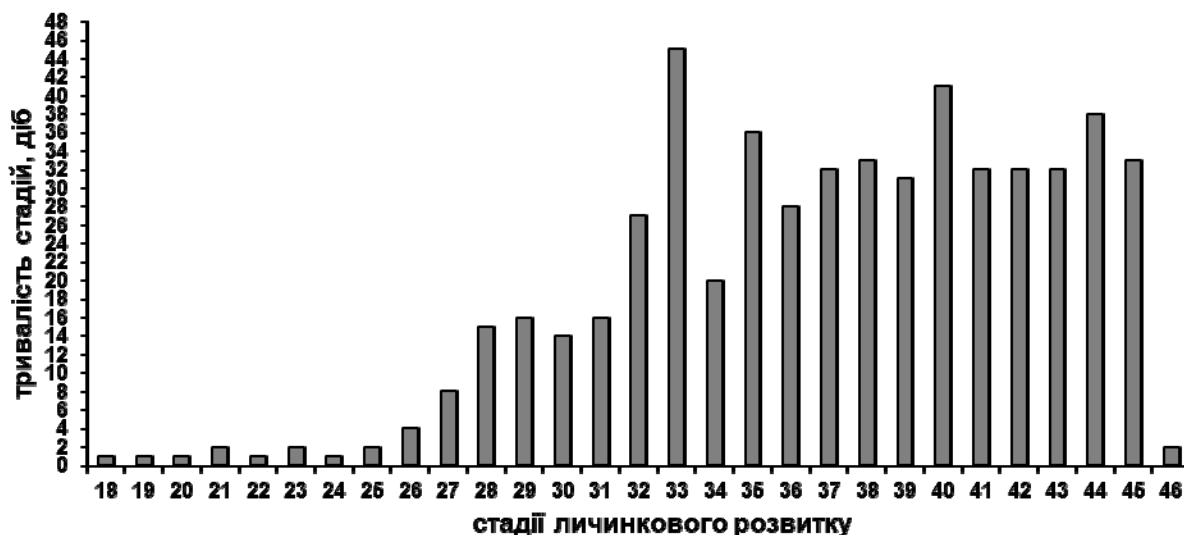


Рис. 3.4. Тривалість стадій личинкового розвитку

Тривалістю кожної стадії ми вважали кількість діб від початку появи перших личинок на цій стадії розвитку до моменту, коли личинки на цій стадії спостерігалися останній раз.

3.2. Родина Джерелянки – *Vombinatoridae* Gray, 1825

3.2.1. Джерелянка червоночерева - *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)

Вихід личинок із ікр'яних оболонок відбувається на 18-19 стадіях розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба 3,51-4,57 мм (min-max). У личинок, які щойно вийшли, ледь помітні або гребні зябрових дуг, або короткі зачатки зябрових гілок. Добре розвинений присосок має форму двох зближених пігментованих півкуль під зачатком ротового отвору, який має вигляд невеликої заглибини. Невисокий зачаток плавця на спинній стороні починається від потиличного відділу, а на черевній стороні примикає до тулуба. Анального отвору і зачатків кінцівок немає (рис. 3.5).

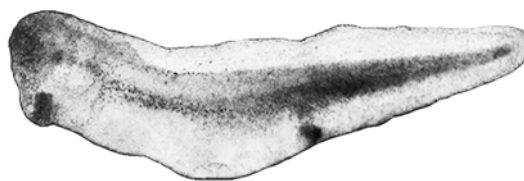
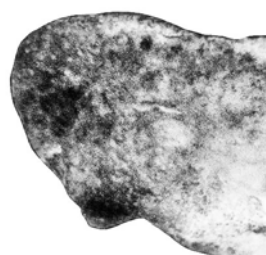


Рис. 3.5. Личинка джерелянки червоночеревої на 19 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж трьох діб (18-20 стадії). На 20 стадії розвитку личинки на двох коротких зябрових гілках з кожного боку головного відділу з'являються по 3-4 короткі зяброві нитки. Максимального розвитку зябра досягають на 22 стадії розвитку личинок (рис. 3.6).



18 стадія



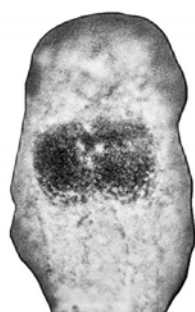
19 стадія



22 стадія

Рис. 3.6. Вигляд зовнішніх зябер на 18-22 стадіях розвитку личинок *B. bombina*

Присосок (апарат прилипання) личинок джерелянки червоночеревої добре розвинений на 18-20 стадіях їх розвитку і має форму двох зближених пігментованих півкуль нижче зачатка рота. Редукція присоска починається на 21-22 стадіях з появи вузького проміжку між його частинами, на 25 стадії від нього залишаються дві вузькі пігментовані смужки, а на 26 стадії - незначне скупчення пігментних клітин (рис. 3.7).



18 стадія



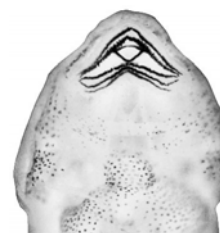
19 стадія



22 стадія



25 стадія



26 стадія

Рис. 3.7. Зовнішній вигляд присоска на 18-19 (розвиток) і 22-26 (редукція) стадіях розвитку личинок *B. bombina*

Оперкулярна складка розвивається упродовж трьох діб (4-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок. Вона формує на черевному боці оперкулярний отвір, спрямований назад, по середній лінії тіла (рис. 3.8).

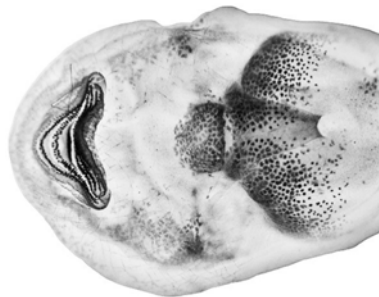


Рис. 3.8. Оперкулярний отвір личинки *B. bombina*

Ротовий апарат. На 21-22 стадіях у личинок джерелянки червоночереві починається формування ротового диску - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп. На 23 стадії (2-6 доба з моменту виходу з оболонок) відбувається розвиток лабіальних рядів рогових зубів, які можна описати формулою $1/2$ (один безперервний ряд на передній губі / два безперервних ряди на задній губі). На 25 стадії на передній губі з'являється один перервний внутрішній ряд, на задній губі додається один безперервний зовнішній ряд зубів і будова ротового апарату описується формулою $1:1+1/3$, але подвоєння рядів, характерного для личинок роду *Bombina*, ще не відбулося. На 27 стадії перервний ряд передньої губи замикається, відбувається подвоєння зубних рядів у їхній центральній частині, зубна формула має вигляд $2/3$. На 28 стадії остаточно формується личинковий ротовий апарат - зубні ряди подвоюються по всій довжині, збільшення кількості зубних рядів більше не відбувається, зубна формула залишається $2/3$. Паралельно з розвитком личинкового ротового апарату з 26 по 41 стадію включно може відбуватися й часткова його редукція, що, імовірно, пов'язано з умовами життя та характером кормів. Розмаїття зубних формул при цьому залежить від наявності перервних рядів на передній і задній губах. Ротовий диск личинок джерелянки червоночереві упродовж свого розвитку та часткової редукції зберігає трикутну форму (рис. 3.9).

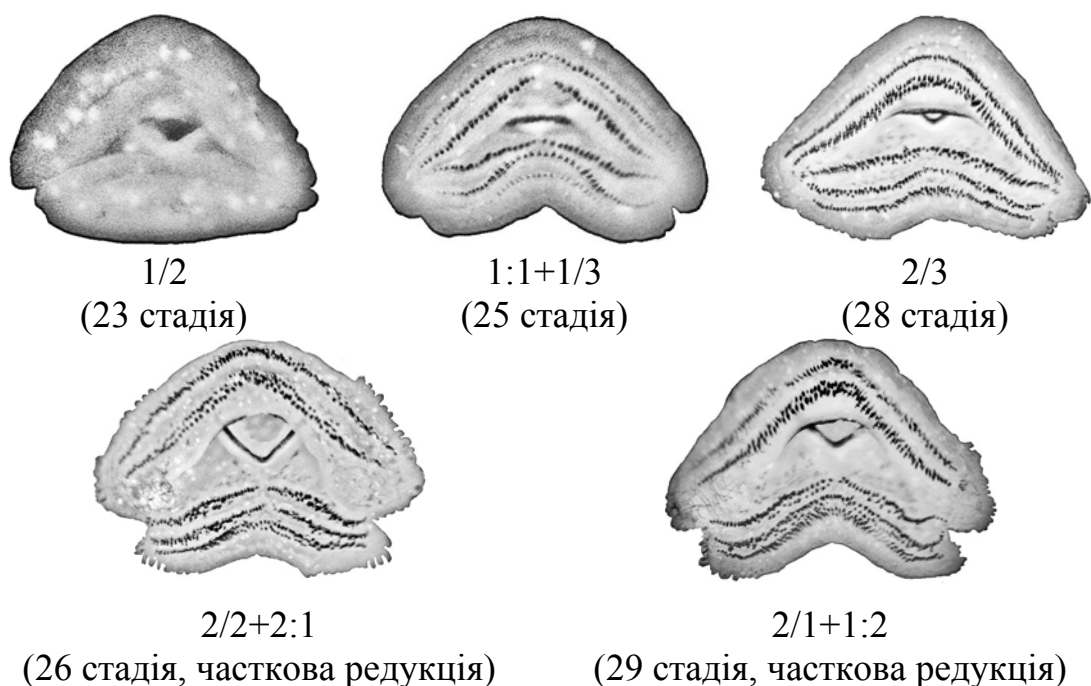


Рис. 3.9. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок *B. bombina*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 34,93 (\pm 1,71)$ мм (32,54-36,82 мм) до $M = 12,81 (\pm 1,60)$ мм (10,86-14,89 мм). Цей процес у різних особин починається з 67-78 доби й триває по 70-93 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії розвитку тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії у личинок *B. bombina* сформований високий плавець, що починається на спинній стороні від потиличного відділу, а на черевній стороні доходить до клоакального отвору. Упродовж всього личинкового періоду, по 39 стадію включно, плавець залишається високим, а клоакальний отвір відкривається на його гребні з черевного боку. Тулуб личинки при переході до вільно плаваючого способу життя стає округлим (рис. 3.10).

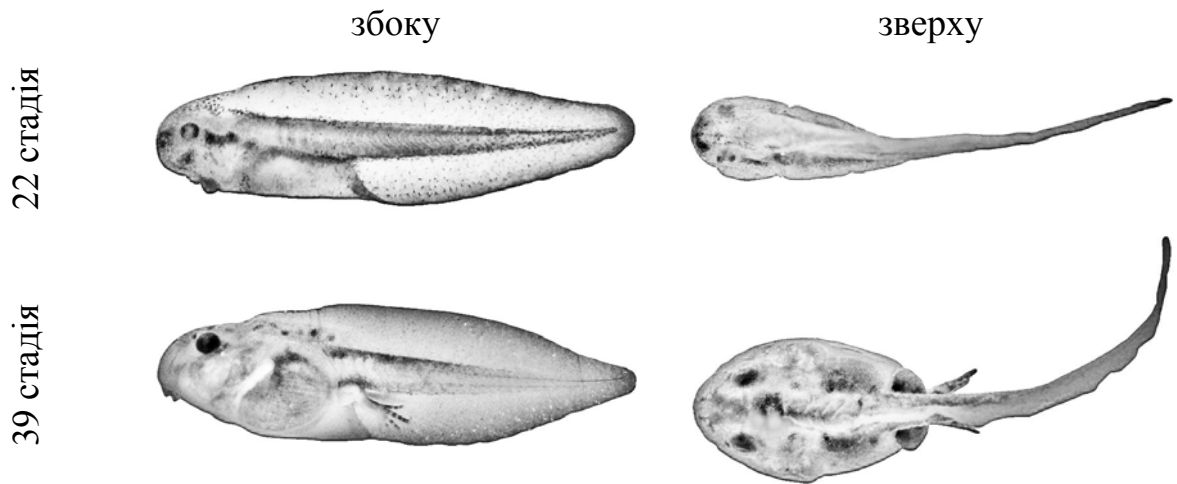


Рис. 3.10. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки джерелянки червоночеревої

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *B. bombina* проявляється у зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір залишається в товщі плавця і знаходиться на рівні основ кінцівок (рис. 3.11).

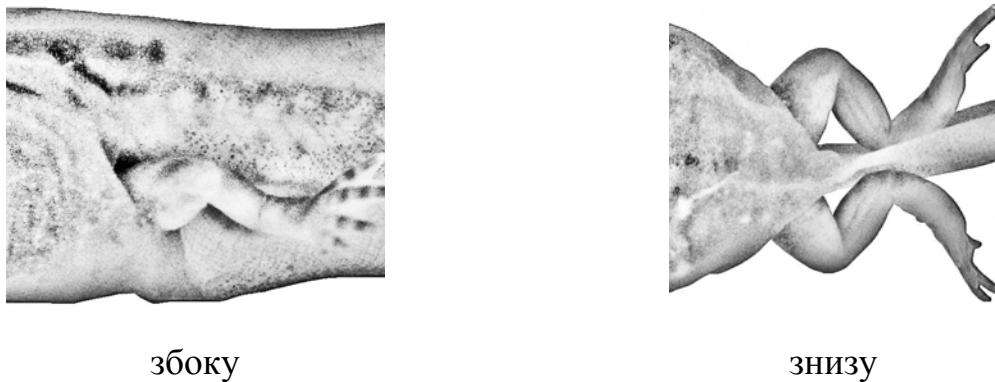


Рис. 3.11. Резорбція клоакальної частини плавця личинки джерелянки червоночеревої на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *B. bombina* з моменту виходу з оболонок по 25 стадію змінюється незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 24-25 стадії розвитку при переході до стану вільно плаваючої личинки (рис. 3.12). Найбільших значень довжина тулуба досягає на

39-40 стадіях личинкового розвитку, а потім, при проходженні метаморфозу, дещо зменшується. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонок і досягає найбільших значень на 40-42 стадіях. Упродовж 43-45 стадій відбувається значна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 11,52 (\pm 0,53)$ мм (10,77-12,23 мм).

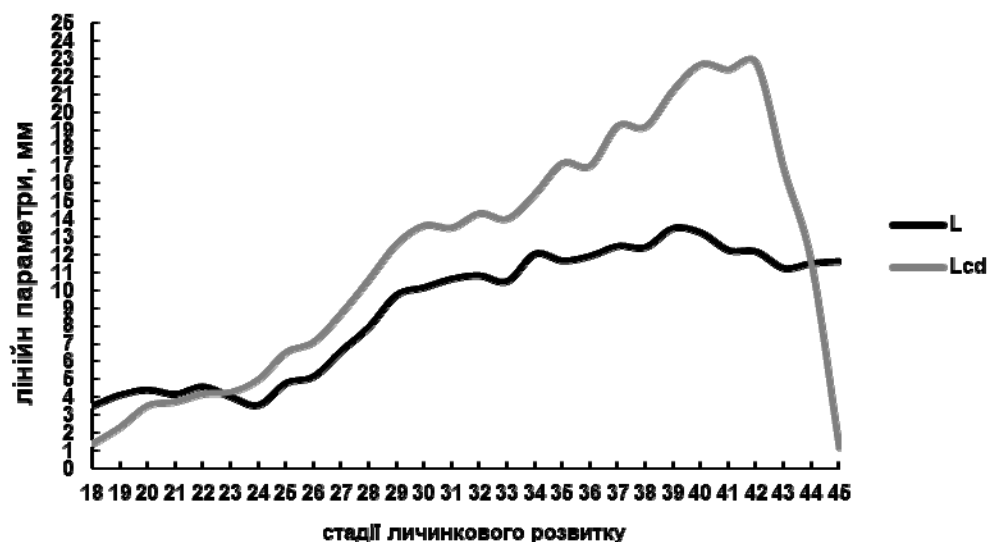


Рис. 3.12. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок джерелянки червоночеревої

На 18 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,4 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($Lcd/L = 0,39$). На 23 стадії розвитку личинки ці показники стають майже однаковими ($Lcd/L = 1,06$). Середнє значення Lcd/L збільшується на 40-42 стадіях, тому що довжина тулуба при проходженні метаморфозу трохи зменшується, а довжина хвоста залишається максимальною. На 42 стадії довжина хвоста перевищує довжину тулуба в 1,87 рази. На наступних стадіях розвитку личинки показники Lcd/L різко зменшуються у зв'язку з резорбцією хвоста (рис. 3.13).



Рис. 3.13. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба
у личинок *B. bombina*

Тривалість личинкових стадій у джерелянки червоночеревої неоднакова. Найбільш тривалими є стадії 25-29 (остання стадія розвитку оперкулума і стадії розвитку бруньок задніх кінцівок). Далі спостерігається тенденція до зменшення тривалості стадій, але метаморфні стадії досить тривалі, що може свідчити про розтягнутий у часі період метаморфозу. Найменш тривалими є стадії розвитку зовнішніх зябер та хвостового плавця з 18 по 24 (рис. 3.14, табл. А.1).

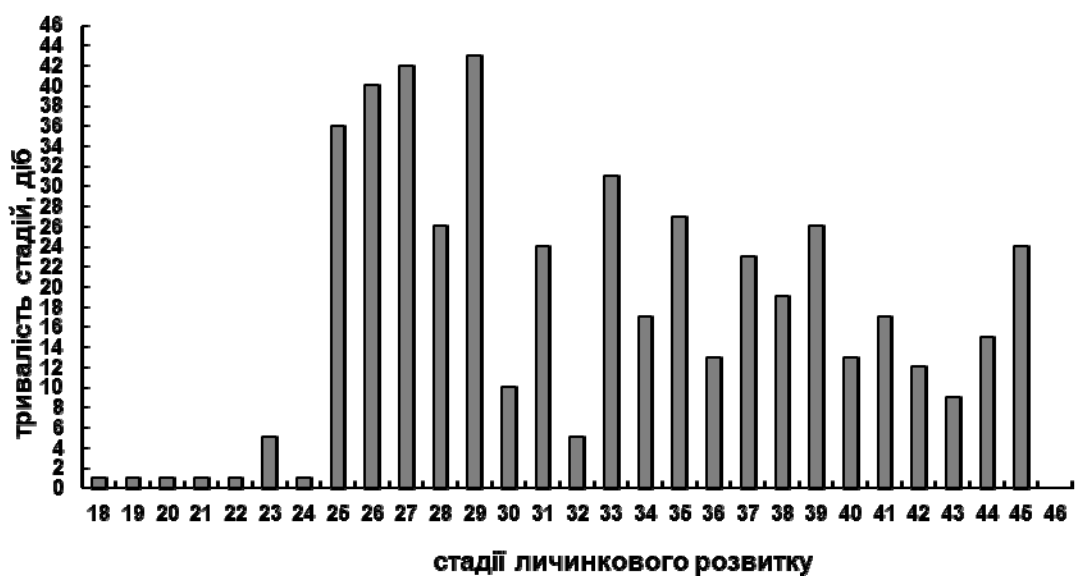


Рис. 3.14. Тривалість стадій личинкового розвитку *B. bombina*

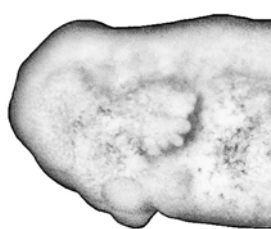
3.2.2. Джерелянка жовточерева - *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758)

Вихід личинок з ікр'яних оболонок відбувається на 20 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба 3,84-4,72 мм (min-max). У личинок, які щойно вийшли, помітні короткі зяброві гілки із зачатками зябрових ниток. Добре розвинений присосок має форму двох зближених пігментованих півкуль, розділених вузьким проміжком. Він розташований під зачатком ротового отвору, який має вигляд невеликої ромбоподібної заглибини. Невисокий зачаток плавця на спинній стороні починається за потиличним відділом, а на черевній стороні примикає до зачатку анального отвору на межі з тулубом. Зачатків кінцівок немає (рис. 3.15)

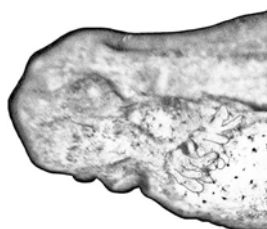


Рис. 3.15. Личинка джерелянки жовточеревої на 20-й стадії розвитку

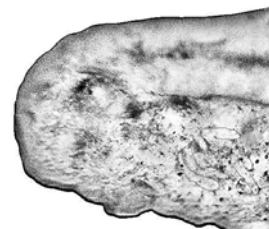
Зовнішні зябра розвиваються до виходу личинок з оболонок. На 20-й стадії розвитку личинки на двох коротких зябрових гілках з кожної сторони головного відділу з'являються по 5-6 коротких зябрових ниток. На 21 стадії розвитку на перших зябрових гілках знаходиться по 5-6 коротких зябрових ниток, на других – по 4-5. Максимального розвитку зябра досягають на 21-22 стадіях розвитку личинок (рис. 3.16).



20 стадія



21 стадія



22 стадія

Рис. 3.16. Вигляд зовнішніх зябер на 20-22 стадіях розвитку личинок *B. variegata*

Присосок (апарат прилипання) личинок джерелянки жовточеревої добре розвинений на 20-21 стадіях їх розвитку і має форму двох пігментованих

півкуль, розділених вузьким проміжком. Редукція присоска починається на 22-24 стадії і його частини набувають овальної форми, на 25 стадії від нього залишаються дві вузькі пігментовані смужки, а на 28 стадії - незначне скупчення пігментних клітин (рис. 3.17). Залишки присоска у вигляді незначного скупчення дрібних пігментних клітин можуть зустрічатися на 35 стадії.

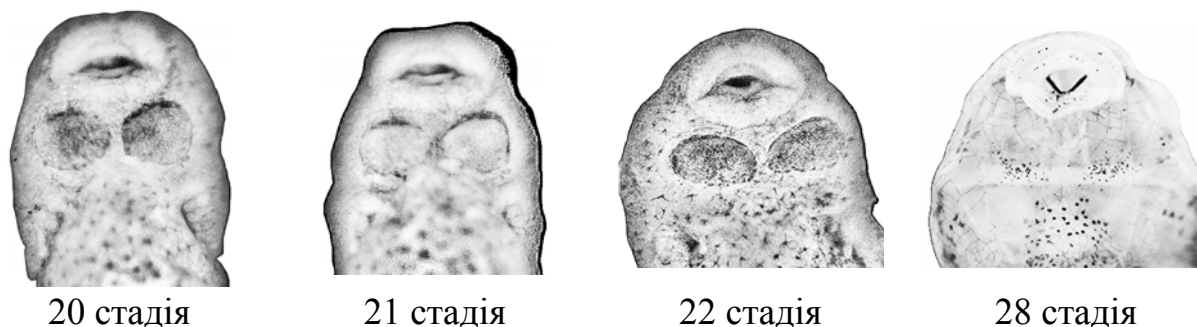


Рис. 3.17. Зовнішній вигляд присоска на 20-22 (розвиток) і 28-й (редукція) стадіях розвитку личинок *B. variegata*

Оперкулярна складка розвивається упродовж трьох діб (4-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок. Як і у джерелянки червоночеревої вона формує на черевному боці оперкулярний отвір, спрямований назад, по середній лінії тіла (рис. 3.18).



Рис. 3.18. Оперкулярний отвір личинки *B. variegata*

Ротовий апарат. На 21-22 стадіях у личинок джерелянки жовточеревої починається формування ротового диску - утворення передньої та задньої губ, рогових щелеп. На 23 стадії (4 доба з моменту виходу з оболонок) відбувається розвиток лабіальних рядів рогових зубів, які можна описати формулою 1/1+1:1

(один безперервний ряд на передній губі / один внутрішній перервний і один зовнішній безперервний ряди на задній губі). На 24 стадії внутрішній переривчастий ряд задньої губи замикається і додається ще по одному безперервному ряду на обох губах. Будова ротового апарата описується формулою $2/3$ (два безперервні ряди зубів на передній губі / три безперервні ряди на задній). По 28 стадію включно зубні ряди залишаються одинарними. На 29 стадії остаточно формується личинковий ротовий апарат - зубні ряди подвоюються по всій довжині, зубна формула залишається $2/3$. Редукція різного ступеня рогових елементів рота й лабіальних рядів у личинок *B.variegata* може відбуватися з 26 по 41 стадії включно. Утворення переривчастих рядів на губах внаслідок цього збільшує різноманітність зубних формул. Ротовий диск личинок джерелянки жовточеревої упродовж свого розвитку та часткової редукції зберігає трикутну форму (рис. 3.19).

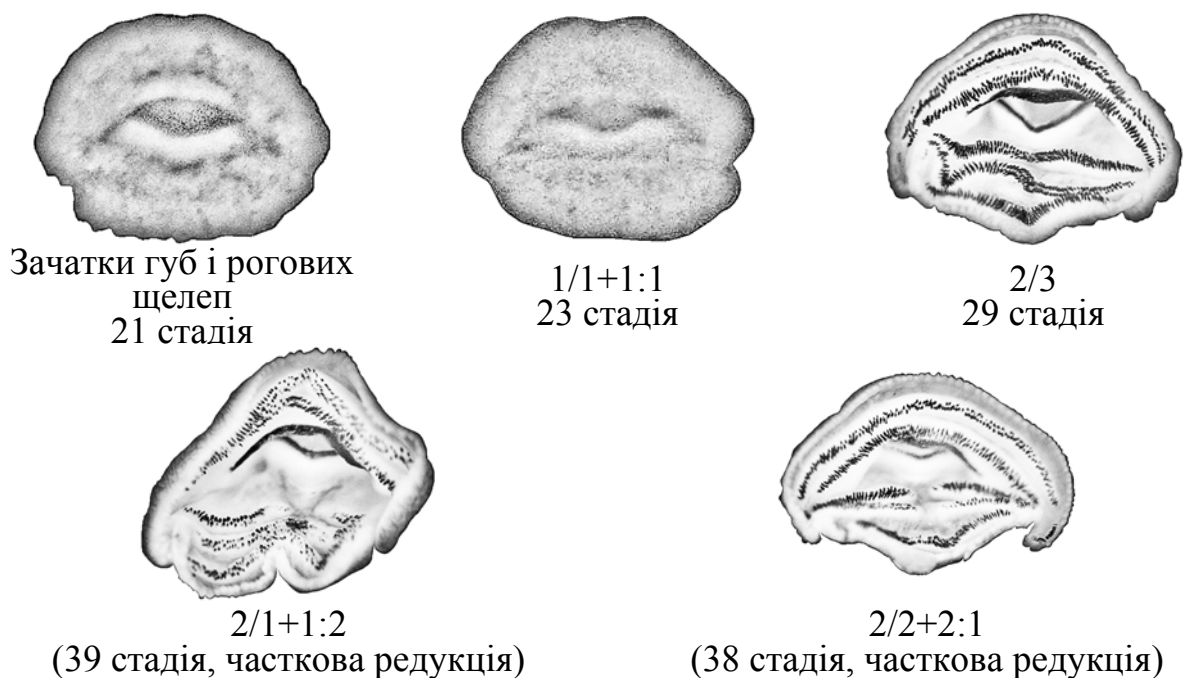


Рис. 3.19. Вигляд ротового диска на різних стадіях розвитку личинок *B. variegata*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини тіла личинок від 30,07-32,59 мм (min-max) до $M = 12,55 (\pm 1,25)$ мм (10,12-15,51 мм). Цей процес у різних особин починається з

43-68 доби й триває по 45-71 добу з моменту виходу з ікряних оболонок. З 42 по 44 стадії розвитку тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 20 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії у личинок *B. variegata* сформований високий плавець, що починається на спинній стороні одразу за потиличним відділом, а на черевній стороні доходить до клоакального отвору. Упродовж всього личинкового періоду по 39 стадію включно плавець залишається високим, а клоакальний отвір відкривається на його гребні з черевного боку. Тулуб личинки при переході до вільно плаваючого способу життя стає округлим (рис. 3.20).

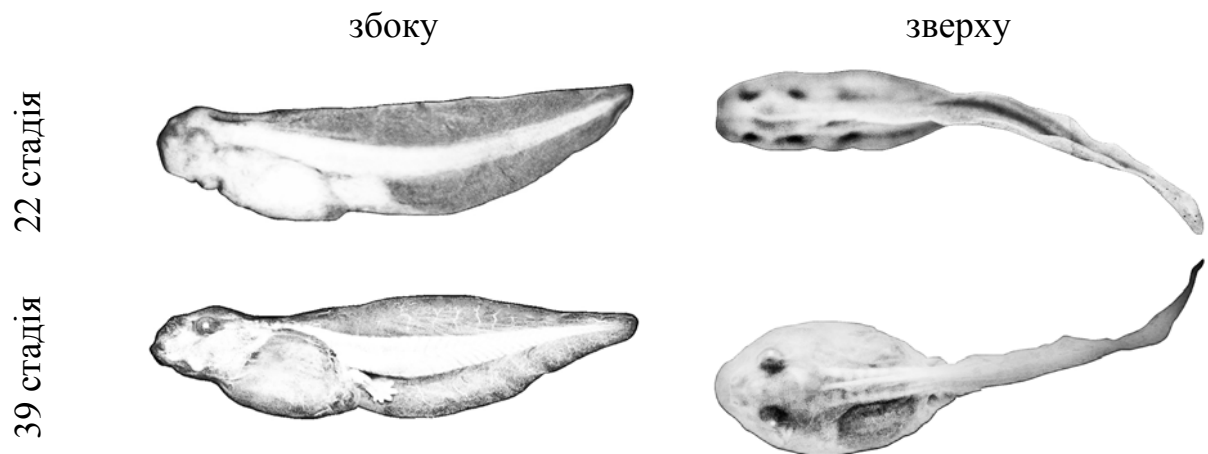


Рис. 3.20. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки джерелянки жовточеревої

Резорбція плавця в клоакальній частини на 40 стадії у личинок *B. variegata* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір залишається в товщі плавця і знаходиться на рівні основ кінцівок (рис. 3.21).

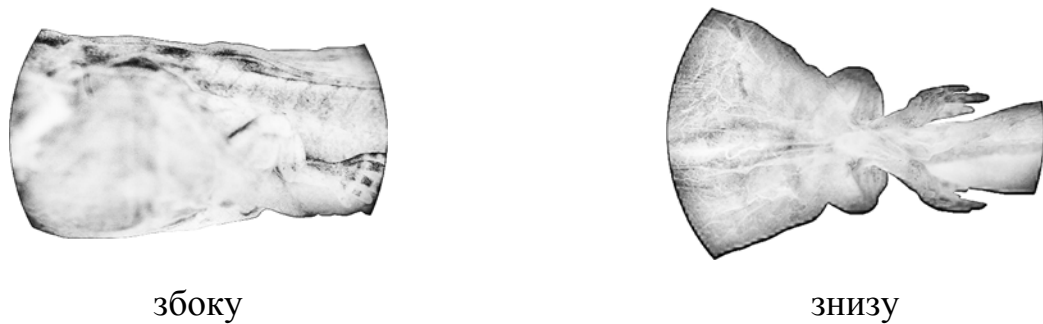


Рис. 3.21. Резорбція клоакальної частини плавця личинки джерелянки жовточеревої на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *B. variegata* з моменту виходу з оболонки по 25 стадію змінюються незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 25-26 стадії розвитку при переході до стану вільно плаваючої личинки. Найбільших значень довжина тулуба досягає на 39-41 стадіях личинкового розвитку, а потім, при проходженні метаморфозу, дещо зменшується. На 46 стадії знову відбувається збільшення довжини тулуба. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонки і досягає найбільших значень на 41-42 стадіях. Упродовж 43-45 стадій відбувається значна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,36 (\pm 0,70)$ мм (9,30-11,28 мм) (рис. 3.22).

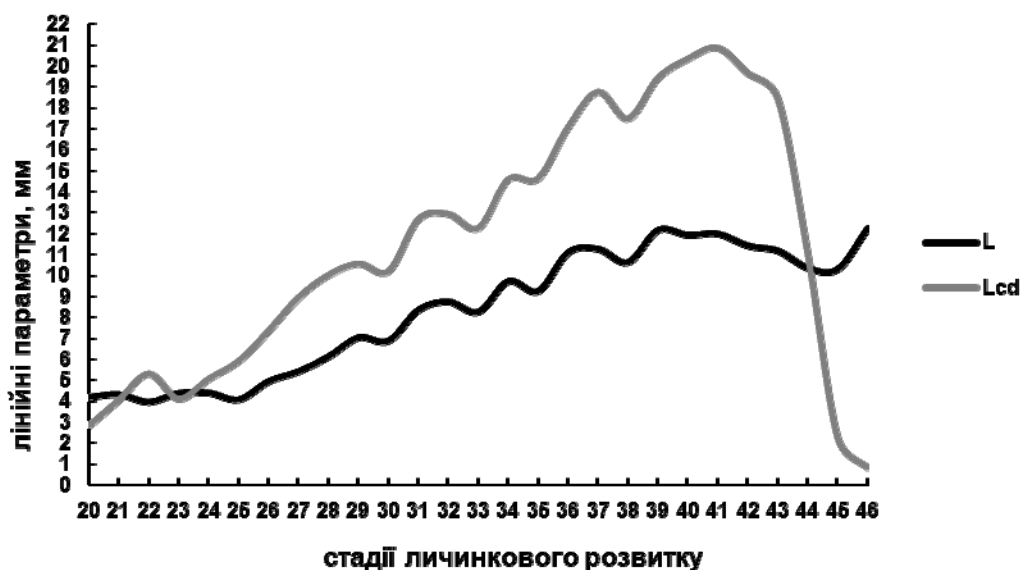


Рис. 3.22. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок джерелянки жовточеревої

На 20 стадії довжина хвостового відділу майже у 1,5 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($L_{cd}/L = 0,67$). На 21 стадії розвитку личинки ці показники стають майже однаковими ($L_{cd}/L = 0,94$) і поступово збільшуються до 25 стадії розвитку. З 25 по 36 стадію довжина хвоста перевищує довжину тулуба приблизно у 1,5 рази. Середнє значення L_{cd}/L знову збільшується на 37-43 стадіях. На 41 стадії довжина хвоста перевищує довжину тулуба в 1,74 рази. На наступних стадіях розвитку личинки довжина хвоста різко зменшуються до його повної резорбції (рис. 3.23).

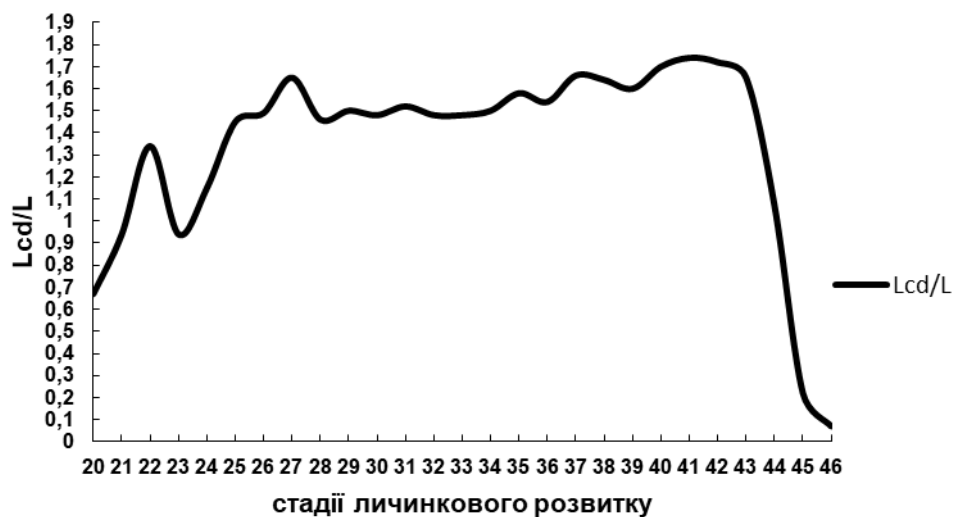


Рис. 3.23. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *B. variegata*

Тривалість личинкових стадій у джерелянки жовточеревої неоднакова. Найбільш тривалими є стадії 27-30 (стадії розвитку бруньок задніх кінцівок) і 42-45 (стадії формуванні дефінітивної будови рота). Тенденція до зменшення тривалості стадій спостерігається на стадіях 31-41 (стадії розвитку пальців і суглобів задніх кінцівок та дві передметаморфні стадії). Найменш тривалими є остання стадія розвитку зовнішніх зябер, хвостового плавця та оперкулярної складки з 20 по 25 (рис. 3.24, табл. А.2).

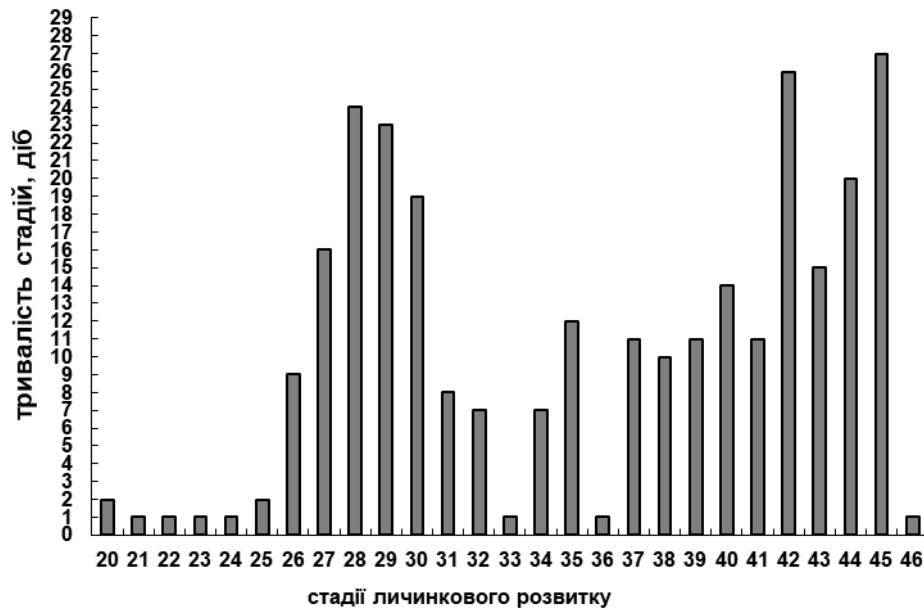


Рис. 3.24. Тривалість стадій личинкового розвитку *B. variegata*

3.3. Родина Жаби-землянки – Pelobatidae Bonaparte, 1850

3.3.1. Землянка звичайна - *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)

Личинки землянки звичайної залишають оболонки ікринок на 18 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба $M = 3,41 (\pm 0,17)$ мм (3,21-3,67 мм). У личинок, що вийшли з оболонок, добре помітні опуклі гребені зябрових дуг. Присосок добре розвинений і складається з зовнішніх гребенів та внутрішньої серцеподібної частини, відокремлених глибокою щілиною. Верхні частини присоска розташовані по боках від зачатка ротового отвору. Ширина присоска укладається в ширині голови. Низький зачаток плавця на спинній стороні починається від потиличного відділу, на черевній стороні примикає до зачатку анального отвору. Зачатків кінцівок немає (рис. 3.25).



Рис. 3.25. Личинка землянки звичайної на 18 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж трьох діб (18-20 стадії). На 19 стадії помітні зачатки двох зябрових гілок. На 20 стадії видовжені зяброві нитки мають булавоподібну форму. Максимального розвитку зовнішні зябра досягають на 21 стадії, коли сформовані три пари гілок. На гілках першої пари розташовано по 5-7 зябрових ниток, другої – по 3-5. Вони прикривають третю пару гілок з однією зябровою ниткою кожна. На цій стадії оперкулярна складка починає наростати на основи зовнішніх зябер (рис. 3.26).

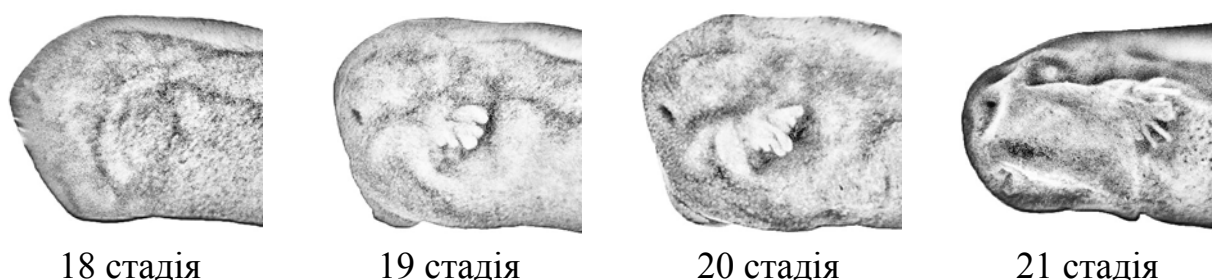


Рис. 3.26. Вигляд зовнішніх зябер на 18-21 стадіях розвитку личинок *P. fuscus*

Присосок (апарат прилипання) личинок землянки звичайної добре розвинений на 18-20 стадіях і складається з зовнішніх гребенів і внутрішньої серцеподібної частини, відокремлених глибокою щілиною. На кожній наступній стадії розмір внутрішньої частини зменшується, вона стає вужчою. На всіх трьох стадіях ширина присоска укладається в ширині голови. На 26 стадії від нього залишається незначне скупчення пігментних клітин (рис. 3.27).

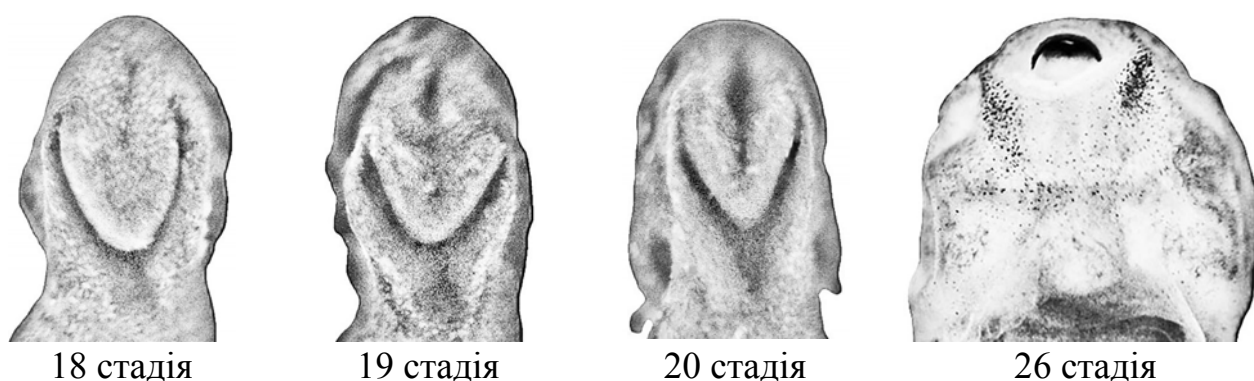


Рис. 3.27. Зовнішній вигляд присоска на 18-20 (розвиток) і 26 (редукція) стадіях розвитку личинок *P. fuscus*

Оперкулярна складка розвивається упродовж одинадцяти діб (3-13 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок. Вона формує на лівому боці широкий оперкулярний отвір, спрямований назад і догори (рис. 3.28).



Рис. 3.28. Оперкулярний отвір личинки *P. fuscus*

Ротовий апарат. На 22 стадії у личинок землянки звичайної починається розвиток личинкового ротового апарату з появи зачатків губ і рогових щелеп. Потім послідовно формуються зачатки лабіальних рядів, розвиваються рогові елементи й збільшується кількість лабіальних рядів. Зубні ряди додаються по одному внутрішньому ряду спочатку на задній, а потім на передній губі. Упродовж розвитку личинкового ротового апарату його будову можна описати формулами: $1/1+1:1$, $1/2+2:1$, $1:1+1/1+1:1$, $1:2+2/1+1:1$, $1:1+1/2+2:1$, $1:1+1/3+3:1$, $1:2+2/2+2:1$, $1:2+2/3+3:1$, $1:3+3/3+3:1$, $1:2+2/4+4:1$, $1:3+3/4+4:1$. Хоча збільшення кількості зубних рядів і відбувається зі зростанням номерів стадій, але ротові апарати, що сформувалися, зустрічаються й у наступних стадіях після своєї появи. У личинок старшого віку, що мають ту ж стадію розвитку, що й личинки більш молоді, при однаковій зубній формулі може відбуватися фрагментація лабіальних рядів, часткова або навіть повна редукція рогових зубчиків, редукція рогових щелеп.

Формула $1:2+2/1+1:1$, що зустрічається у личинок землянки звичайної на 26-27 стадіях, може бути викликана порушенням розвитку ротового апарату, тому що кількість лабіальних рядів верхньої губи перевищує кількість таких нижньої губи (рис. 3.29).

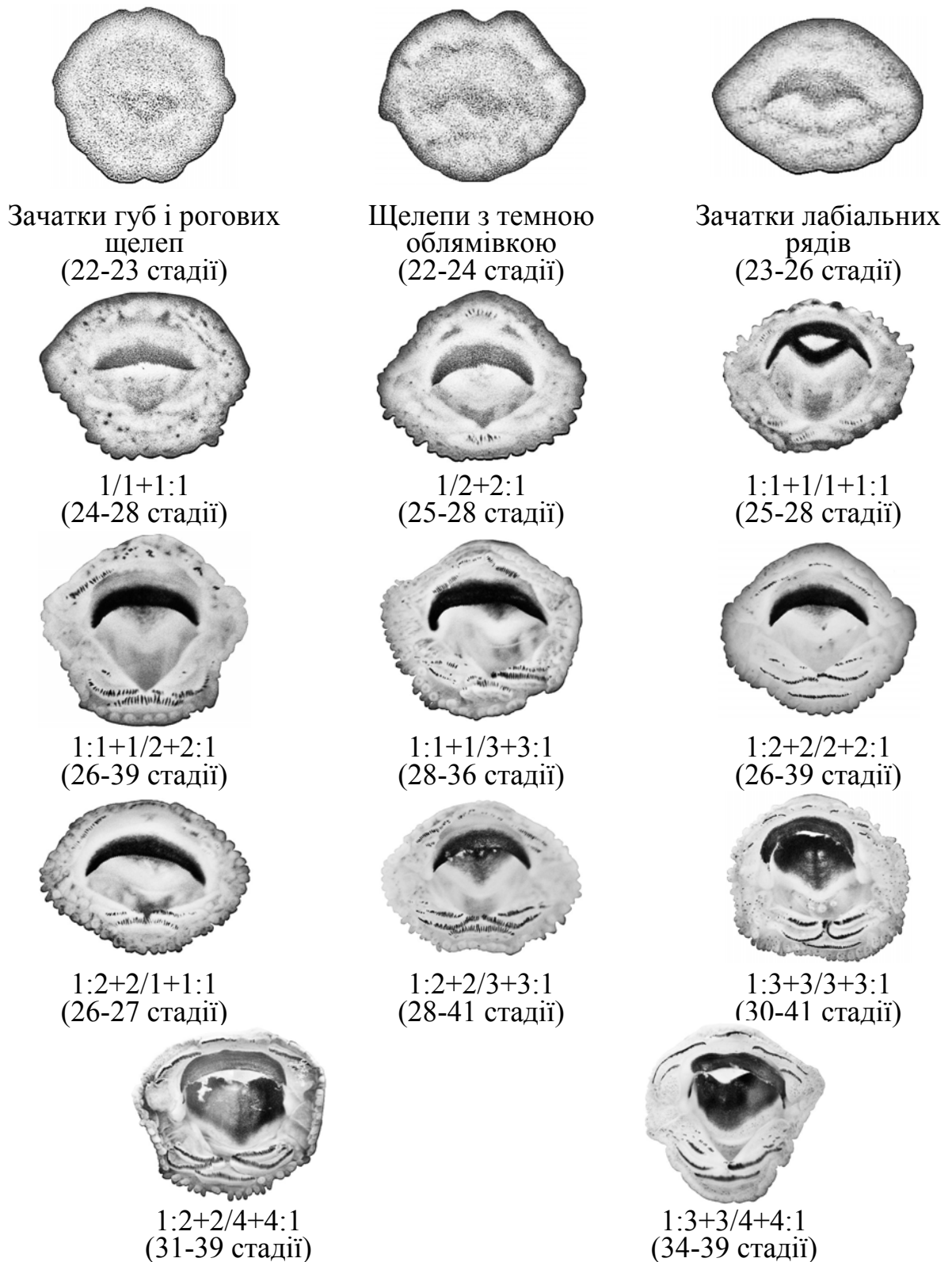


Рис. 3.29. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок *P. fuscus*

Ротовий диск у личинок землянки звичайної не має чітко вираженої форми. При однаковій зубній формулі на одній і тій же стадії спостерігаються індивідуальні розходження у формі ротового диску (рис. 3.30).



Рис. 3.30. Вигляд ротового диска при зубній формулі 1/1+1:1 (один безперервний ряд на передній губі / внутрішній перервний і зовнішній безперервний ряди на задній губі) на 26 стадії розвитку личинок *P. fuscus*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається 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). Цей процес у різних особин починається з 52-95 доби й триває по 57-96 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії, коли личинки ще ведуть напівприкріплений спосіб життя, плавець на спинній стороні починається одразу за головним відділом, а на черевній стороні доходить до клоакального отвору. При переході до вільно плаваючої личинки плавець залишається високим, але оточує лише хвостове стебло, тулуб стає округлим, клоакальний отвір відкривається на межі з черевом. Таку будову личинки мають по 39 стадію включно (рис. 3.31).

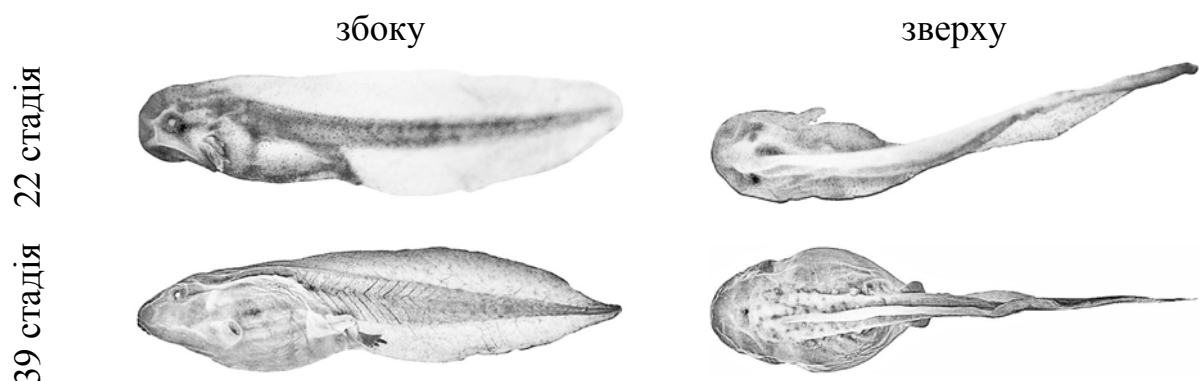


Рис. 3.31. Форма тулуба і плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки землянки звичайної

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *P. fuscus* проявляється в зменшенні його висоти з черевного та спинного боку. Клоакальний отвір знаходиться на рівні основ кінцівок і різко відокремлюється від черевної частини плавця (рис. 3.32).



збоку



знизу

Рис. 3.32. Резорбція клоакальної частини плавця личинки землянки звичайної на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *P. fuscus* з моменту виходу з оболонок по 25 стадію змінюється незначно. Довжина тулуба різко починає збільшуватися з 26 стадії при переході до вільно плаваючої личинки (рис. 3.33). З 36 стадії цей процес дещо припиняється. Найбільших значень довжина тулуба досягає на 39-41 стадіях личинкового розвитку, а з 42 по 44 стадію відбувається зменшення довжини тулуба, оскільки внаслідок проходження метаморфозу він стає більш компактним. Після 44 стадії, коли личинки переходять до сухопутного способу життя, довжина тулуба знову збільшується. Така ж закономірність спостерігається й при зміні довжини хвоста, найбільших значень вона також досягає на 39-41 стадіях, після чого відбувається значна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 19,61 (\pm 1,18)$ мм (17,93-21,24 мм).

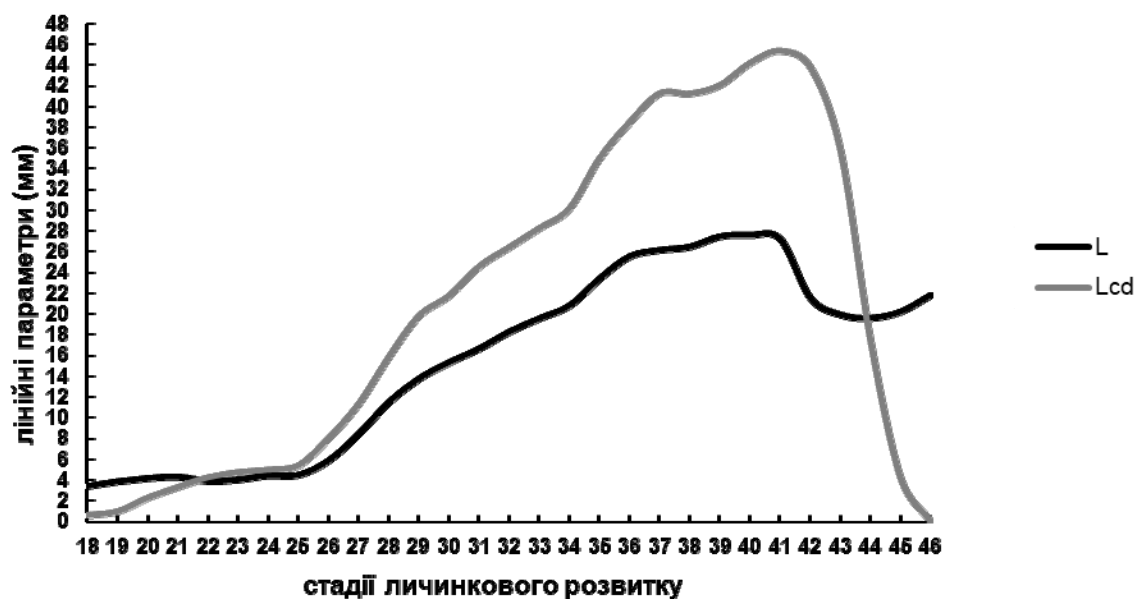


Рис. 3.33. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок землянки звичайної

На 18 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,2 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($L_{cd}/L = 0,18$). До 25 стадії хвіст росте набагато швидше тулуба і на 26 стадії його довжина перевищує довжину тіла в 1,37 рази. Середнє значення L_{cd}/L зростає до 1,67 на 41 стадії, на 41-43 стадіях розвитку воно різко збільшується, що свідчить про інтенсивне зменшення довжини тулуба в порівнянні зі зменшенням довжини хвоста при проходженні метаморфозу (рис. 3.34).

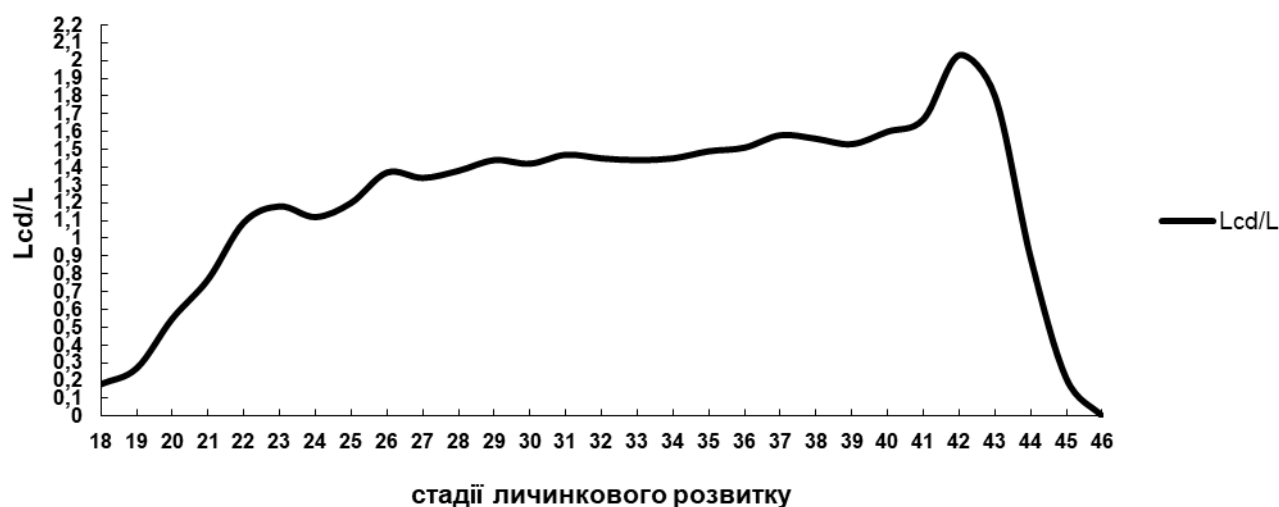


Рис. 3.34. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тіла

у личинок *P.fuscus*

Тривалість личинкових стадій. Розвиток личинок *P. fuscus* відбувається нерівномірно й серед личинок одного віку можна виявити особини, що перебувають на різних стадіях розвитку. Отже, та сама стадія розвитку за тривалістю відрізняється в різних особин. Найбільш тривалими є стадії 28-35 (стадії розвитку задніх кінцівок), після яких спостерігається тенденція до зменшення тривалості (36-46 стадії). Найменш тривалими є стадії розвитку зовнішніх зябер, плавця та оперкулярної складки з 18 по 25 (рис. 3.35, табл. А.3).

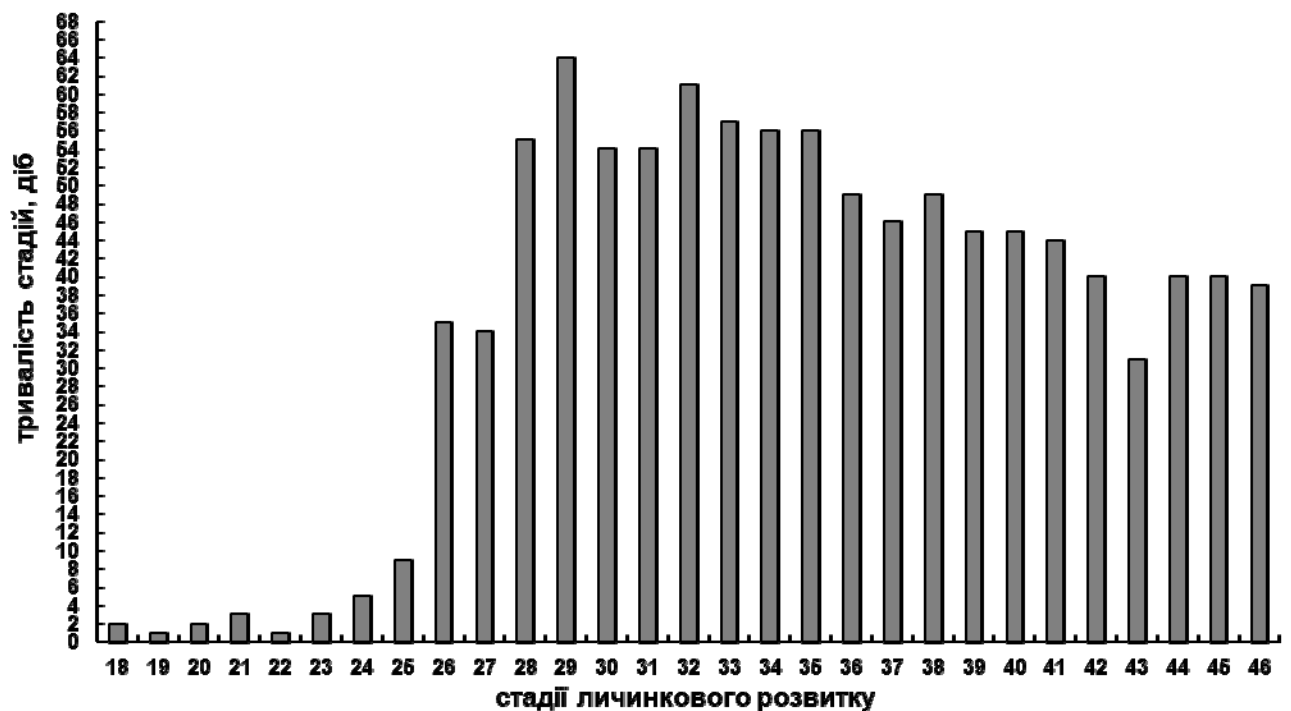


Рис. 3.35. Тривалість стадій личинкового розвитку *P.fuscus*

3.3.2. Землянка Палласа -*Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)

Личинки землянки Палласа залишають оболонки ікринок на 18 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба $M = 4,11 (\pm 0,24)$ мм (3,70-4,53 мм). У личинок, що вийшли з оболонок, добре помітні опуклі гребені зябрових дуг. Присосок добре розвинений і складається з зовнішніх гребенів та внутрішньої серцеподібної частини, відокремлених глибокою щілиною. Верхні частини присоска розташовані по боках від зачатка ротового отвору. Ширина присоска

більша ширини голови. Низький зачаток плавця на спинній стороні починається від потиличного відділу, на черевній стороні примикає до черевної частини тулуба. Зачатків кінцівок немає (рис. 3.36).

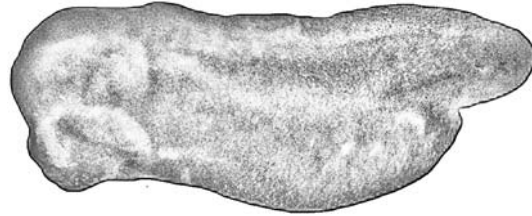


Рис. 3.36. Личинка землянки Палласа на 18 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж трьох діб (18-20 стадії). На 19 стадії помітні зачатки двох зябрових гілок у вигляді брунькоподібних виростів. На 20 стадії на зябрових гілки з'являються зяброві нитки. Максимального розвитку зовнішні зябра досягають на 21 стадії розвитку личинок, коли сформовані три пари гілок. На першій парі гілок знаходиться по 7-9 зябрових ниток, на другій – по 5-6 зябрових ниток. Вони прикривають третю пару гілок з однією зябровою ниткою кожна. На цій стадії оперкулярна складка починає наростати на основи зовнішніх зябер (рис. 3.37).

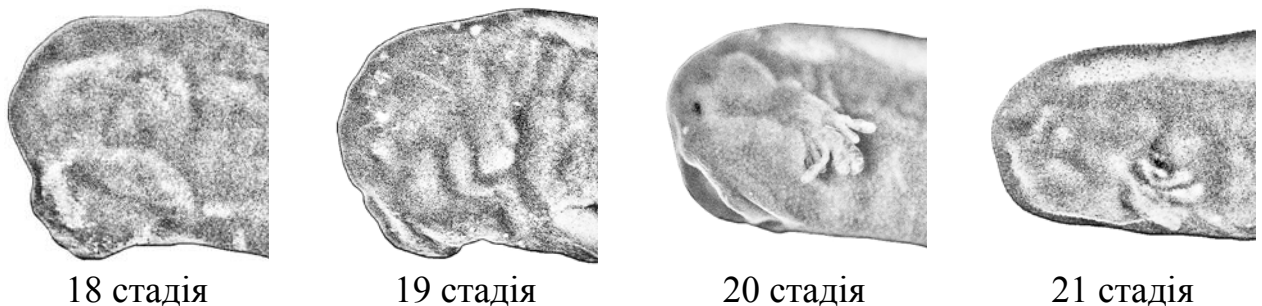


Рис. 3.37. Вигляд зовнішніх зябер на 18-21 стадіях розвитку личинок *P. vespertinus*

Присосок (апарат прилипання) личинок землянки Палласа найкраще розвинений на 18-19 стадіях їх розвитку. Він складається із зовнішніх гребенів, які змикаються нижніми кінцями, і внутрішньої серцеподібної частини; ширина присоска помітно більша за ширину голови. На 20-й стадії починається редукція присоска, його зовнішні гребені звужуються та не виходять за межі

ширини голови. На 26 стадії від присоска залишається незначне скупчення пігментних клітин (рис. 3.38).

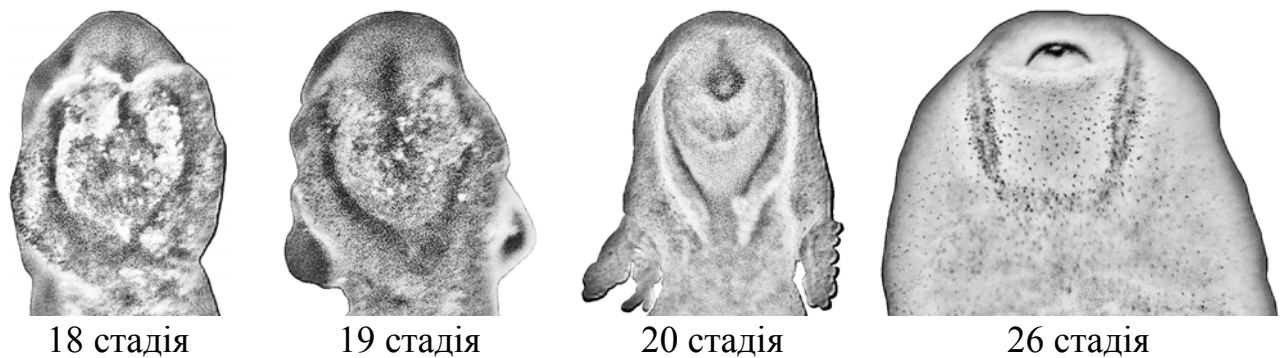


Рис. 3.8. Зовнішній вигляд присоска на 18-19 (розвиток) і 20-26 (редукція) стадіях розвитку личинок *P. vespertinus*

Оперкулярна складка розвивається упродовж дванадцяти діб (3-14 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок. Вона формує на лівому боці тіла широкий оперкулярний отвір, спрямований назад і догори (рис. 3.39).



Рис. 3.39. Оперкулярний отвір личинки *P. vespertinus*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок землянки Палласа починається розвиток личинкового ротового апарата з появи зачатків губ і рогових щелеп. Потім послідовно формуються зачатки лабіальних рядів, розвиваються рогові елементи й збільшується кількість лабіальних рядів. Зубні ряди додаються по одному внутрішньому ряду спочатку на задній, а потім на передній губі. Упродовж розвитку личинкового ротового апарату його будову можна описати формулами: $1/1+1:1$, $1/2+2:1$, $1:1+1/1+1:1$, $1:1+1/2+2:1$, $1:2+2/2+2:1$, $1:2+2/3+3:1$, $1:2+2/4+4:1$, $1:3+3/4+4:1$. Більшість зубних формул личинок землянки Палласа співпадають із такими личинок землянки звичайної. Однак у личинок *P. vespertinus* не виявлені зубні формули $1:1+1/3+3:1$, $1:3+3/3+3:1$, $1:2+2/1+1:1$ (рис. 3.40).

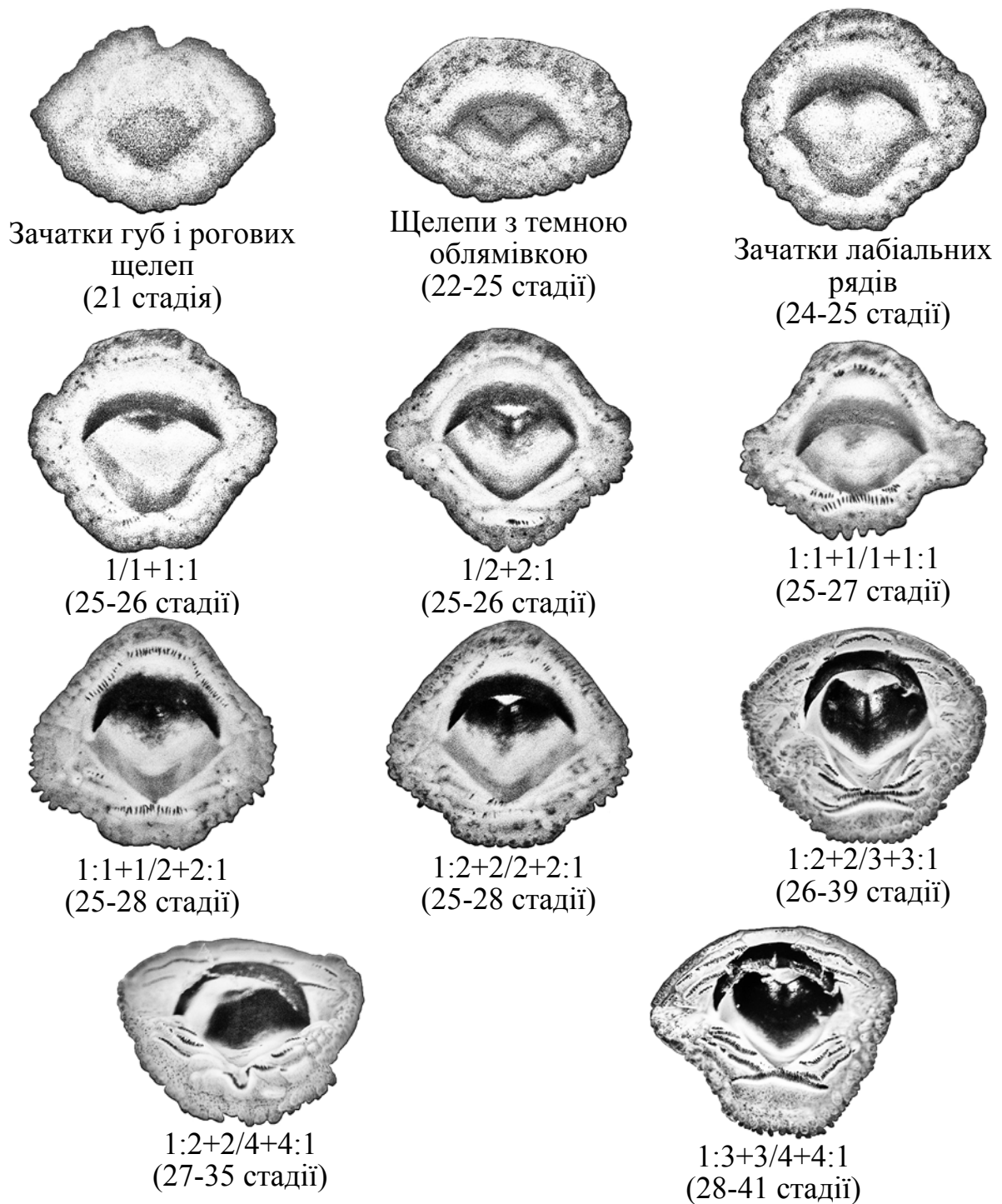


Рис. 3.40. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок *P.vespertinus*

Так само, як і у личинок звичайної землянки, сформовані зубні формули зустрічаються і на наступних стадіях після своєї появи. У личинок старшого віку на різних стадіях розвитку може відбуватися фрагментація лабіальних рядів, часткова або повна редукція рогових елементів рота.

Форма ротового диску личинок землянки Палласа не має значних відмінностей від звичайної землянки. При однаковій зубній формулі на одній стадії розвитку відмінності форми ротового диску носять індивідуальний характер (рис. 3.41).



Рис. 3.41. Вигляд ротового диску при зубній формулі 1/1+1:1 (один безперервний ряд на передній губі / один внутрішній перервний і один зовнішній безперервний ряди на задній губі) на 26 стадії розвитку личинок *P.vespertinus*

Формування дефінітивної будови рота на 42-46 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини тіла личинок від $M = 60,67 (\pm 3,24)$ мм (57,70-65,61 мм) до 20,67-21,22мм (min-max). Цей процес у різних особин триває упродовж 61-64 діб з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії, коли личинки ще ведуть напівприкріплений спосіб життя, плавець на спинній стороні починається зразу за головним відділом, а на черевній стороні доходить до клоакального отвору. При переході до вільно плаваючої личинки плавець залишається високим, але оточує лише хвостове стебло, тулуб набуває овальної форми, клоакальний отвір відкривається на межі з черевом. Таку будову личинки мають по 39 стадію включно (рис. 3.42).

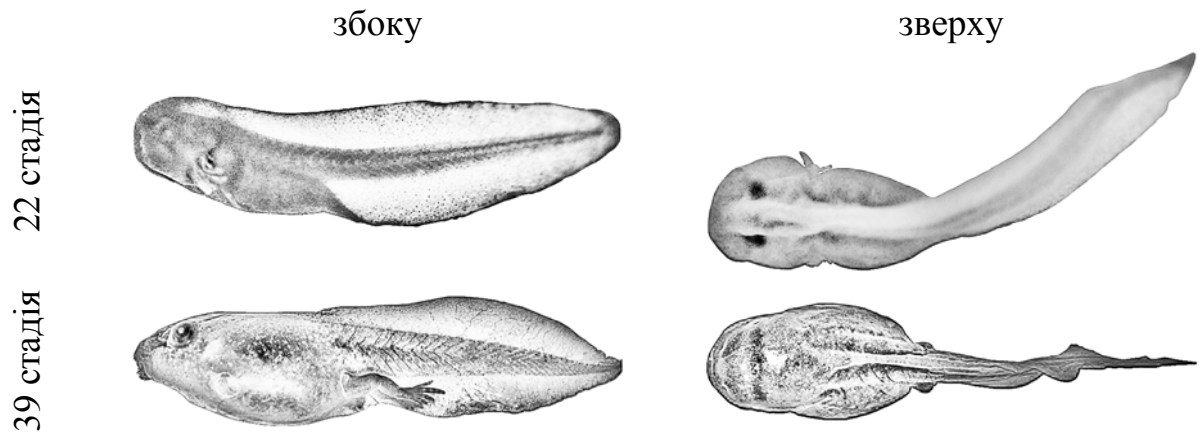


Рис. 3.42. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки землянки Палласа

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *P. vespertinus*, як і у личинок *P. fuscus*, проявляється в зменшенні його висоти з черевного та спинного боку. Клоакальний отвір знаходиться на рівні основ кінцівок і відокремлюється від черевної частини плавця (рис. 3.43).

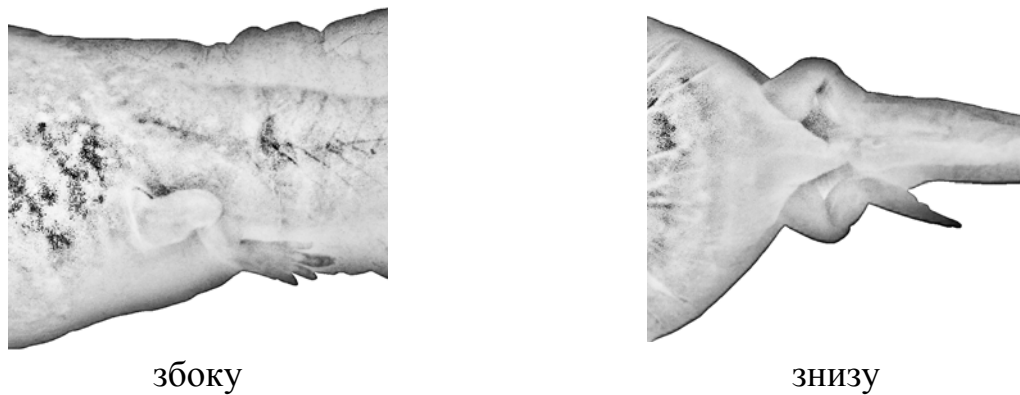


Рис. 3.43. Резорбція клоакальної частини плавця личинки землянки Палласа на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Лінійні параметри тулуба і хвоста личинок *P. vespertinus* і динаміка їх змін практично співпадають із такими пуголовків *P. fuscus*. Довжина тулуба з моменту виходу з оболонки по 25 стадію змінюється незначно. Вона починає різко збільшуватися з 26 стадії. З 36 стадії цей процес дещо припиняється (рис. 3.44). Найбільших значень довжина тіла досягає на 39-41 стадіях личинкового розвитку, а з 42 по 44 стадію відбувається зменшення

довжини тіла. Після 44 стадії, коли личинки переходять до наземного способу життя, довжина тулуба знову збільшується. Довжина хвоста найбільших значень досягає на 40-41 стадіях, після чого відбувається значна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба 18,75 мм.

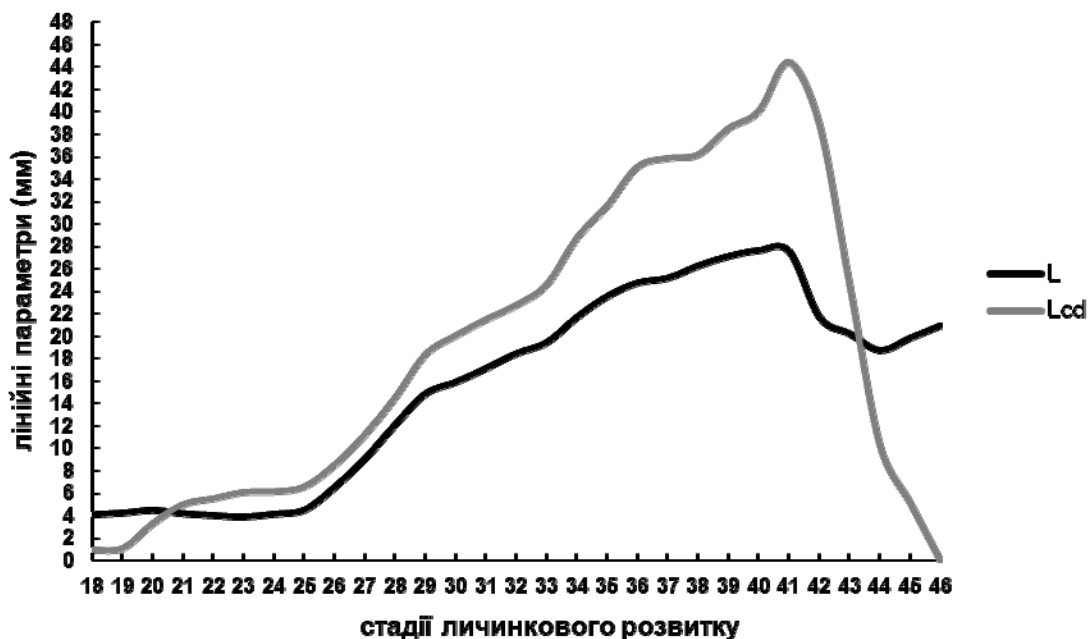


Рис. 3.44. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок землянки Палласа

На 18 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,2 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($L_{cd}/L = 0,23$). На 20-22 стадіях хвіст росте набагато швидше тулуба і на 23 стадії його довжина перевищує довжину тулуба майже в 1,6 рази ($L_{cd}/L = 1,56$). Середнє значення L_{cd}/L зменшується на 24-40 стадіях і знову зростає на 40-42 стадіях, тому що довжина тулуба при проходженні метаморфозу зменшується, а довжина хвоста досягає максимальних значень. На 42 стадії довжина хвоста перевищує довжину тулуба в 1,79 рази. На наступних стадіях розвитку личинки довжина хвоста різко зменшуються до його майже повної резорбції (рис. 3.45).



Рис. 3.45. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *P. vespertinus*.

Тривалість личинкових стадій. Серед пуголовків *P. vespertinus* одного віку так само, як і серед личинок землянки звичайної, можна виявити особини, що перебувають на різних стадіях розвитку. У личинок землянки Палласа найбільш тривалими є стадії 26-28 (початкові стадії розвитку бруньок задніх кінцівок), після яких спостерігається тенденція до зменшення тривалості стадій (29-41 стадії). Найменш тривалими є 18-25 стадії (розвиток зовнішніх зябер, плавця, оперкулярної складки), остання передметаморфна (42) та метаморфні (43-46) стадії (рис. 3.46, табл. А.4).

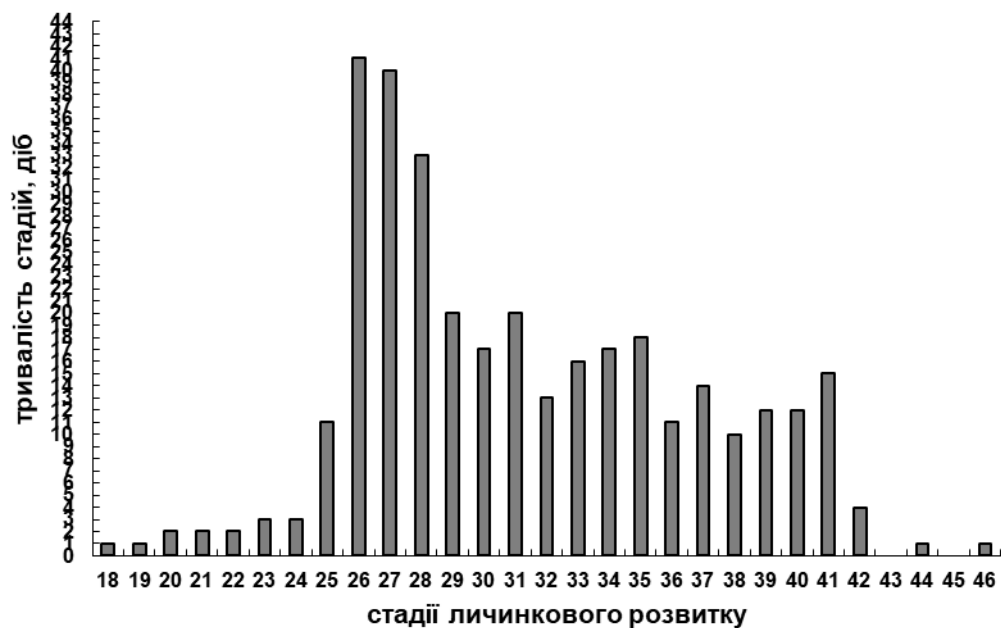


Рис. 3.46. Тривалість стадій личинкового розвитку *P. vespertinus*

3.4. 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 [162].

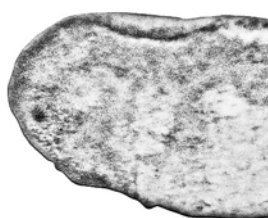
3.4.1. Райка східна - *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890

Вихід личинок з ікр'яних оболонок відбувається на 19 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба $M = 3,06 (\pm 0,28)$ мм (2,78-3,51 мм). У личинок, що звільнились від ікр'яних оболонок, наявні короткі зачатки зябрових гілок. Присосок у вигляді двох невисоких пігментованих конусів з широким проміжком між ними розташований нижче ротової заглибини. Зачаток рота – глибока ромбоподібна заглибина. Зачаток плавця невисокий, на спинній стороні починається від потиличного відділу, оточує довгий хвостовий відділ і на черевній стороні примикає до зачатку анального отвору на межі з черевом. Зачатків кінцівок немає (рис. 3.47).

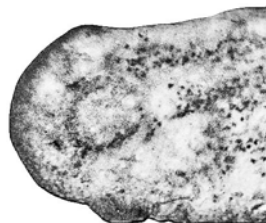


Рис. 3.47. Личинка райки східної на 19 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж трьох діб (19-20 стадії). На 20 стадії розвитку личинки короткі зяброві гілки з кожного боку головного відділу несуть по 2-3 короткі зяброві нитки. Максимального розвитку зябра досягають на 21-22 стадіях розвитку личинок (рис. 3.48).



19 стадія



20 стадія



22 стадія

Рис. 3.48. Вигляд зовнішніх зябер на 19-22 стадіях розвитку личинок *H. orientalis*

Присосок (апарат прилипання) личинок райки східної добре розвинений на 19-20 стадіях. Він має форму двох пігментованих конусів з поглибленнями на вершинах. На 20 стадії частини присоска розділені широким проміжком і знаходяться під кутами зачатку рота. Редукція присоска починається на 22 стадії зі зменшення висоти його конусоподібних частин, на 25 стадії від нього залишаються два низьких пігментованих горбки, а на 26 стадії - скупчення пігментних клітин у кутах рота (рис. 3.49). Повністю залишки присоска зникають на 29 стадії.

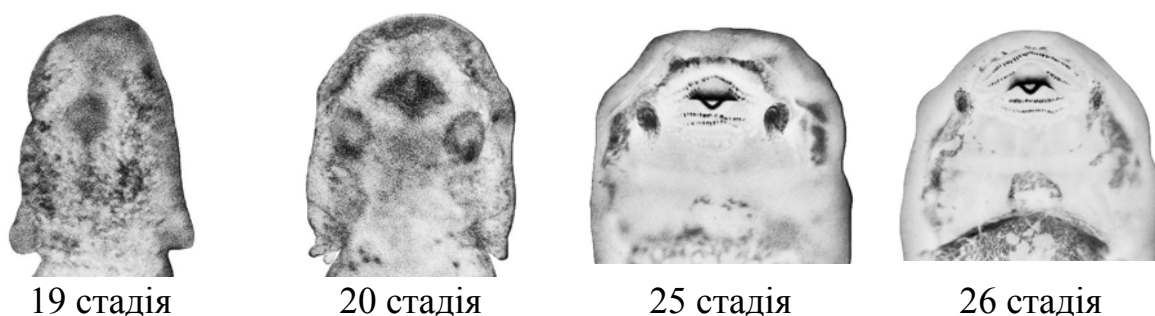


Рис. 3.49. Зовнішній вигляд присоска на 19-20 (розвиток) і 25-26 (редукція) стадіях розвитку личинок *Hyla orientalis*

Оперкулярна складка розвивається упродовж п'яти діб (2-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок. Вона формує вузький оперкулярний отвір на лівому боці, спрямований назад (рис. 3.50).



Рис. 3.50. Оперкулярний отвір личинки *H. orientalis*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок райки східної починається формування ротового диску - утворення передньої й задньої губ, рогових щелеп. На 24 стадії (2-6 доба з моменту виходу з оболонок) відбувається розвиток лабіальних рядів рогових зубів, які можна описати формулою $1:1+1\frac{1}{2}$ (один зовнішній безперервний і один внутрішній перервний ряди на передній

губі / два безперервних ряди на задній губі). На 26 стадії відбувається остаточне формування личинкового ротового апарату, коли на задній губі додається один безперервний зовнішній ряд зубів і будова ротового апарату описується формулою $1:1+1/3$. Така будова ротового диску залишається до 41 стадії. З 26 по 41 стадії включно може відбуватися часткова редукція рогових елементів рота, що, імовірно, пов'язане з умовами життя й характером кормів. Розмаїття зубних формул при цьому залежить від наявності перервних рядів на верхній і нижній губах (рис. 3.51).

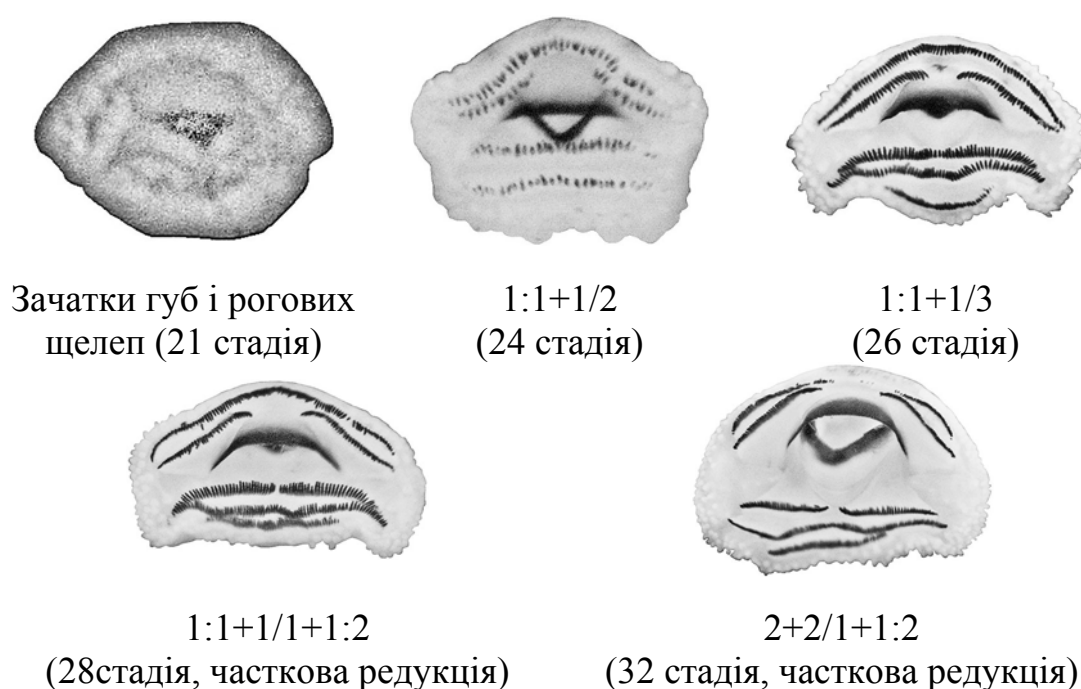


Рис. 3.51. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок *H.orientalis*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжині тіла личинки 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). Цей процес у різних особин починається з 46-68 доби і триває по 52-69 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії розвитку личинки

плавець на спинній стороні починається одразу за головним відділом, на черевній стороні примикає до клоакального отвору. При подальшому розвитку плавця по 39 стадію включно він заходить на черево пуголовка, а клоакальний отвір відкривається праворуч. При переході до вільного плавання плавець залишається невисоким, а тулуб пуголовка набуває округлої форми. (рис. 3.52).

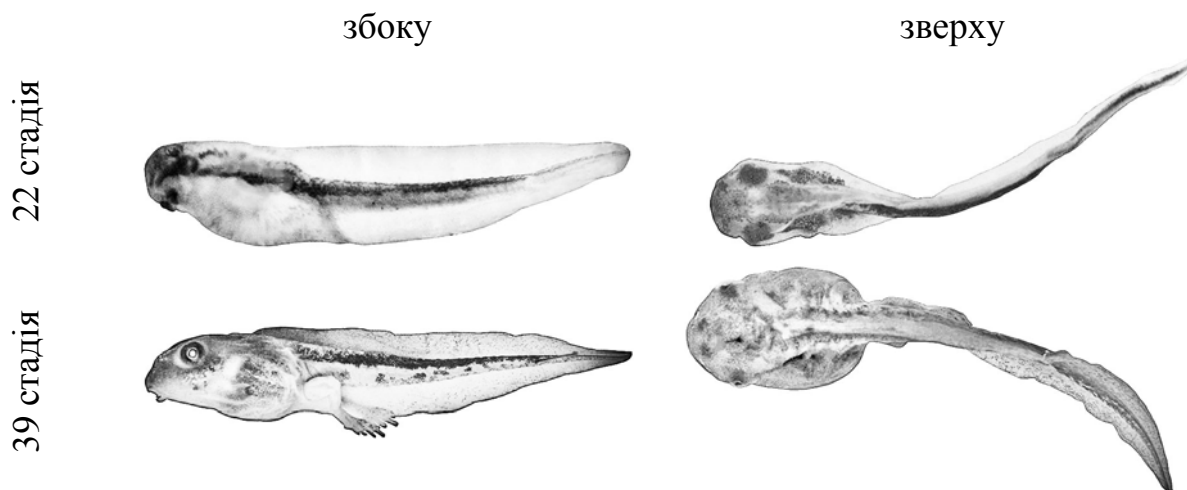


Рис. 3.52. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки райки східної

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *H. orientalis* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір залишається в товщі плавця та знаходиться на рівні основ кінцівок (рис. 3.53).



Рис. 3.53. Резорбція клоакальної частини плавця личинки райки східної на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *H. orientalis* з моменту виходу з оболонок по 25 стадію змінюються незначно. Значне збільшення довжини тулуба відбувається з 25 стадії при переході до стану вільно плаваючої личинки

(рис. 3.54). Найбільших значень довжина тулуба досягає на 40 стадії личинкового розвитку ($M = 12,80 (\pm 0,81)$ мм (11,64-14,33 мм)), при проходженні метаморфозу до 45 стадії зменшується, а потім знову збільшується на 46 стадії при завершенні метаморфозу ($M = 15,00 (\pm 0,13)$ мм (14,91-15,09 мм)). Довжина хвоста, як і довжина тулуба, по 25 стадію змінюються незначно. Найбільших значень довжина хвоста досягає на 41 стадії ($M = 26,67 (\pm 1,55)$ мм (22,58-29,29 мм)). Упродовж 42-45 стадій відбувається значна резорбція хвоста. Вихід тварини на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 12,47 (\pm 0,74)$ мм (11,16-13,83 мм).

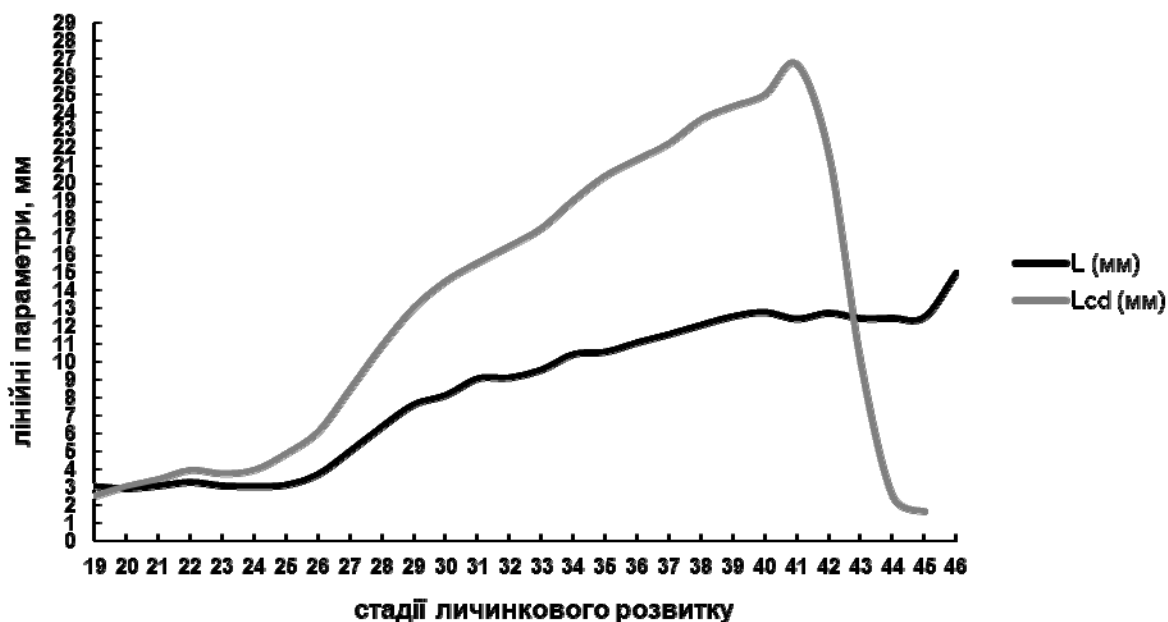


Рис. 3.54. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок райки східної

На 19 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,8 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($Lcd/L = 0,82$). На 20 стадії розвитку личинки ці показники стають майже однаковими ($Lcd/L = 1,04$). Середнє значення Lcd/L збільшується на 40-41 стадіях, тому що довжина хвоста зростає, а довжина тулуба залишається майже незмінною. На 41 стадії довжина хвоста перевищує довжину тулуба в 2,15 рази. На наступних стадіях розвитку личинки довжина хвоста різко зменшується до його повної резорбції (рис. 3.55).

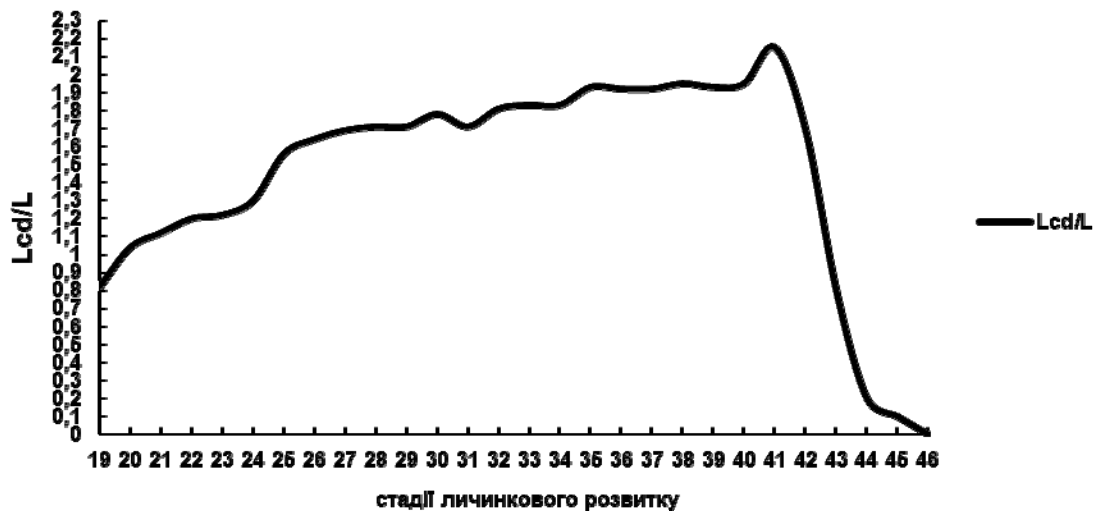


Рис. 3.55. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *H. orientalis*

Тривалість личинкових стадій у райки східної коливається. Найбільш тривалими є стадії 26 (поява бруньки задньої кінцівки) та 34-39 (з появи зачатків чотирьох пальців до утворення міжфалангових суглобів). Тривалість стадій зменшується з 27 по 33 (розвиток бруньки задньої кінцівки і перших зачатків пальців) і з 40 по 45 (передметаморфні та метаморфні стадії). Найменш тривалими є стадії розвитку зовнішніх зябер, плавця, оперкулярної складки (19-25) та остання метаморфні стадія (46). (рис. 3.56, табл. А.5).

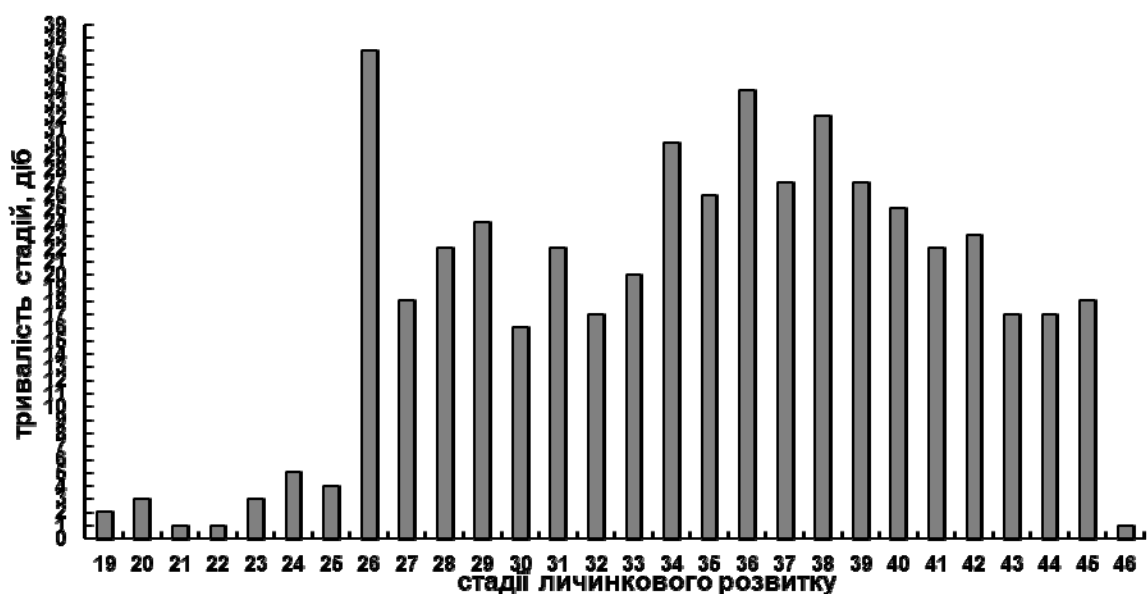


Рис. 3.56. Тривалість стадій личинкового розвитку *H. orientalis*

3.5. Родина Ропухи – Bufonidae Gray, 1825

3.5.1. Ропуха сіра або звичайна - *Bufo (Bufo) bufo* (Linnaeus, 1758)

Вихід личинок з ікр'яних оболонок відбувається на 18 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба 3,07-3,85 мм (min-max). У личинок, які щойно вийшли, добре помітні опуклі гребені зябрових дуг. Добре розвинений присосок складається із зовнішніх гребенів і внутрішньої серцеподібної частини; зовнішні гребені не змикаються між собою, їх передні частини знаходяться нижче зачатка рота. Зачаток рота має вигляд ромбоподібної заглибини. Низький зачаток плавця на спинній стороні починається від потиличного відділу, на черевній стороні примикає до тулуба. Анального отвору і зачатків кінцівок немає (рис. 3.57).



Рис. 3.57. Личинка ропухи сірої на 18 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж трьох діб (18-20 стадії). На 20 стадії розвитку личинки на двох коротких зябрових гілках з кожної сторони голови з'являються по 4-5 зяброві нитки. Максимального розвитку зовнішні зябра досягають на 21 стадії, коли сформовані три гілки. При цьому перші дві прикривають третю маленьку гілку. На цій стадії розвитку личинки оперкулярна складка починає наростати на основи зябрових гілок (рис. 3.58).



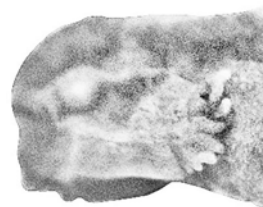
18 стадія



19 стадія



20 стадія



21 стадія

Рис. 3.58. Вигляд зовнішніх зябер на 18-21 стадіях розвитку личинок *B. (B.) bufo*

Для личинок сірої ропухи характерне явище, що не зустрічалось у личинок інших видів безхвостих земноводних. Після виходу передніх кінцівок на 43 стадії з отворів перед ними виступають гіллясті зябра (рис. 3.59), які поступово зникають при подальшому проходженні метаморфозу.



Рис. 3.59. Гіллясті зябра перед передньою кінцівкою на 43 стадії розвитку личинок *B. (B.) bufo*

Присосок (апарат прилипання) личинок ропухи сірої добре розвинений на 18-20 стадіях їх розвитку. Він складається із зовнішніх гребенів і опуклої внутрішньої частини, відділеної від зовнішніх гребенів глибокою щілиною. Зовнішні гребені не змикаються задніми кінцями. Для присоска личинок *B. (B.) bufo* характерно зменшення кута, утвореного його зовнішніми гребенями, з 68° на 18 стадії до $58,6^\circ$ – на 19. Редукція присоска починається на 21 стадії зі значного зменшення його висоти. Залишки присоска у вигляді скупчення пігментних клітин можуть залишатися до 43 стадії (рис. 3.60).

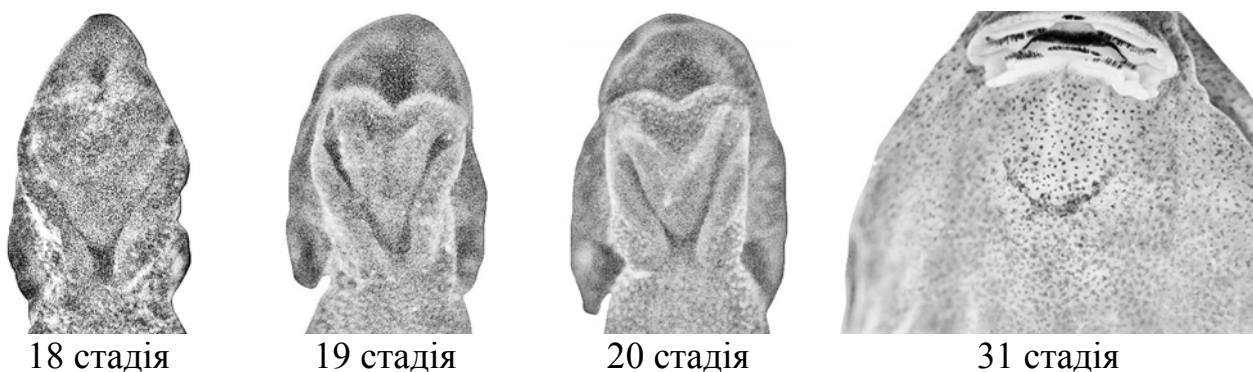


Рис. 3.60. Зовнішній вигляд присоска на 18-20 (розвиток) і 31 (редукція) стадіях розвитку личинок *B. (B.) bufo*

При порівнянні морфологічних ознак личинок ропухи сірої та споріднених видів – ропухи талиської *B. eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et

Skorinov, 2008 та ропухи кавказької *B. verrucosissimus* Pallas, 1814 – було з'ясовано, що личинки досліджених видів демонструють високу подібність за більшістю ознак. Але личинки *B. verrucosissimus*, які є реофілами, мають більш широкий та потужний присосок, ніж личинки *B. (B.) bufo* та *B. eichwaldi*, які є лімнофілами [112, 157, 158] (рис. 3.61).

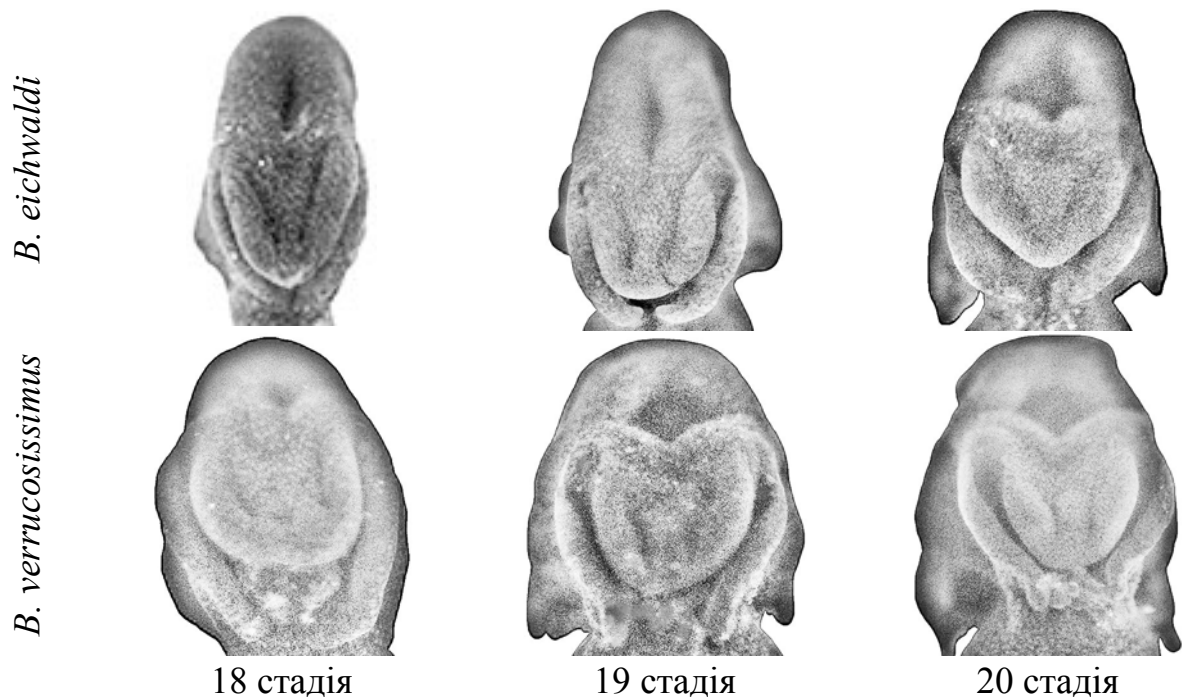


Рис. 3.61. Зовнішній вигляд присоска на 18-20 стадіях розвитку личинок *B.eichwaldi* та *B. verrucosissimus*

Оперкулярна складка розвивається упродовж п'яти діб (2-6 доба) з моменту виходу личинок із ікр'яних оболонок. Вона формує на лівому боці широкий оперкулярний отвір, спрямований назад (рис. 3.62).

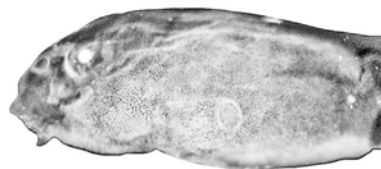


Рис. 3.62. Оперкулярний отвір личинки *B. (B.) bufo*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок ропухи сірої починається формування ротового диску з появи зачатків губ і рогових щелеп. На 22 стадії (третя доба з моменту виходу з оболонок) на передній і задній губах з'являються рогові зуби, і будову ротового диску можна описати формулою

1:1+1/1+1:2 (один зовнішній безперервний і один внутрішній перервний ряди на передній губі / один внутрішній перервний і два зовнішніх безперервних ряди на задній губі). На 25 стадії утворюється ще один зовнішній безперервний ряд і замикається внутрішній перервний ряд задньої губи. Остаточно сформований личинковий ротовий апарат має зубну формулу 1:1+1/3, яка зберігається по 41 стадію. Задня губа по зовнішньому краю, починаючи з 22 стадії, облямована сосочками. Ця ознака зберігається по 28 стадію, потім центральна частина губи, що обмежує задній ряд рогових зубів, стає рівною. Передня і задня губи ротового диску в місці з'єднання утворюють складку, спрямовану усередину. У личинок на різних стадіях їх розвитку може відбуватися фрагментація лабіальних рядів, часткова або навіть повна редукція рогових зубів, редукція рогових щелеп. У зв'язку з цим ротовий диск має різний вигляд і його будову можна описати формулами: 1:1+1/2:1+1, 1:1+1/2+2:1, 1:1+1/1:2+2, 1:1+1/3+3, 1:1+1/1:1+1:1, 1:1+1/1+1:1:1+1, 2+2/3, 2+2/1:2+2, 2+2/2+2:1, 2+2/1:1+1:1, 1:1+1/1:1+1, 1:1+1/1+1:1, 1+1/3, 1+1/2+2:1, 1+1/1:2+2, 1+1/1+1:2, 1+1/2:1+1, 1+1/3+3, 1+1/1:1+1:1, 1+1/1+1:1:1+1, 0/3, 1+1/2, 1+1/1+1:1, 1+1/1:1+1, 1+1/1, 1+1/1+1, 0,5/1:2. Ротовий диск личинок сірої ропухи упродовж свого розвитку і редукції зберігає більш-менш овальну форму. (рис. 3.63).

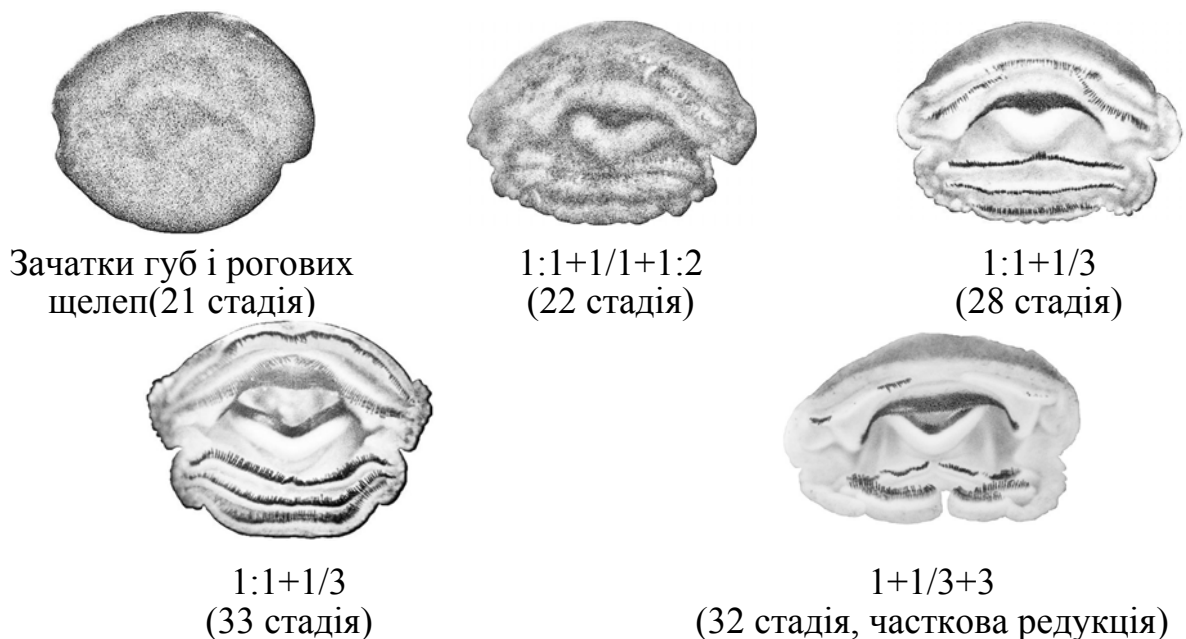


Рис. 3.63. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку

личинок *B. (B.) bufo*

Формування дефінітивної будови рота відбувається 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). Цей процес у різних особин починається з 42-73 доби і триває по 49-81 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії метаморфи не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії у личинок *B. (B.) bufo* сформований невисокий плавець, що починається на спинній стороні від головного відділу, а на черевній стороні доходить до клоакального отвору. При переході личинок до вільного плавання низький плавець охоплює лише хвостове стебло. Упродовж 22-39 стадій тулуб пуголовка стає сплюсненим в дорсовентральному напрямку (рис. 3.64).

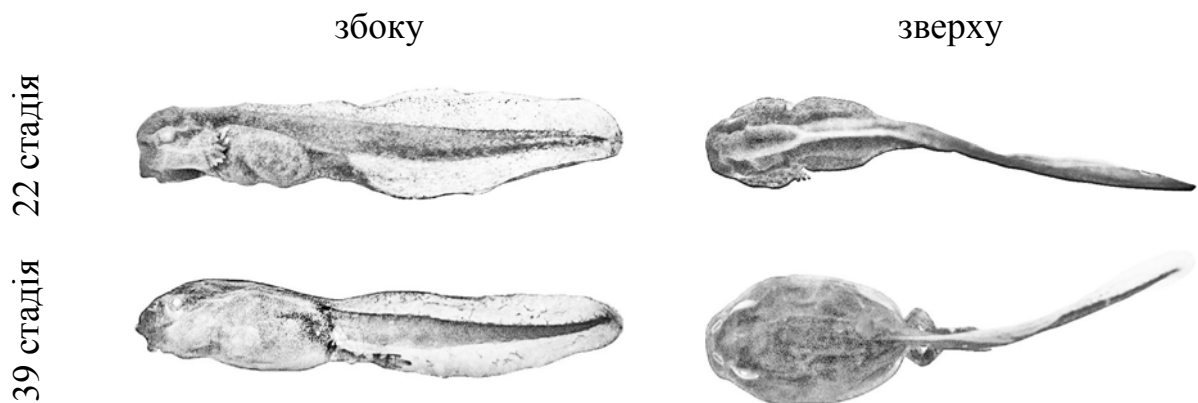


Рис. 3.64. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинок ропухи сірої

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *B. (B.) bufo* проявляється у значному зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір примикає до основи задніх кінцівок, а клоакальна частина плавця різко відрізняється за висотою від його іншої частини (рис. 3.65).



Рис. 3.65. Резорбція клоакальної частини плавця личинок ропухи сірої на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *B. (B.) bufo* з 18 по 26 стадії змінюється незначно. Збільшення довжини тулуба відбувається з 27 стадії (рис. 3.66). Найбільших значень довжина тулуба досягає на 39 стадії личинкового розвитку, а потім знову зменшується, тому що тулуб при проходженні метаморфозу стає більше компактним. Упродовж 45-46 стадій знову відбувається збільшення довжини тулуба. Довжина хвоста упродовж личинкового розвитку збільшується поступово і досягає максимального значення на 41 стадії, після чого різко зменшується при проходженні метаморфозу. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 7,35 (\pm 0,57)$ мм (5,47-9,41 мм).

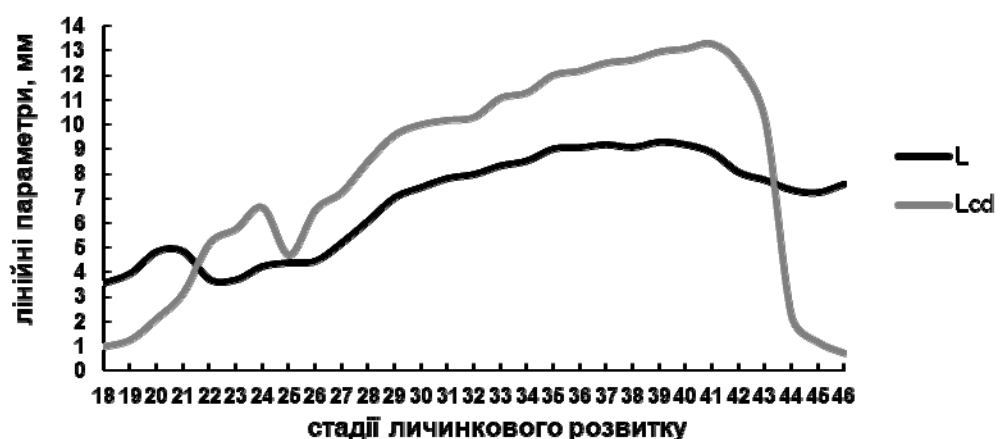


Рис. 3.66. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок ропухи сірої

У спорідненого виду - ропухи талиської - спостерігається схоже явище [112]. Збільшення довжини тулуба носить прямолінійний характер до 39-41

стадії, потім довжина тулуба зменшується, а упродовж 45-46 стадій знову збільшується. Довжина хвоста збільшується до 38-41 стадії, а з 42 стадії хвіст зменшується в розмірах (рис. 3.67).

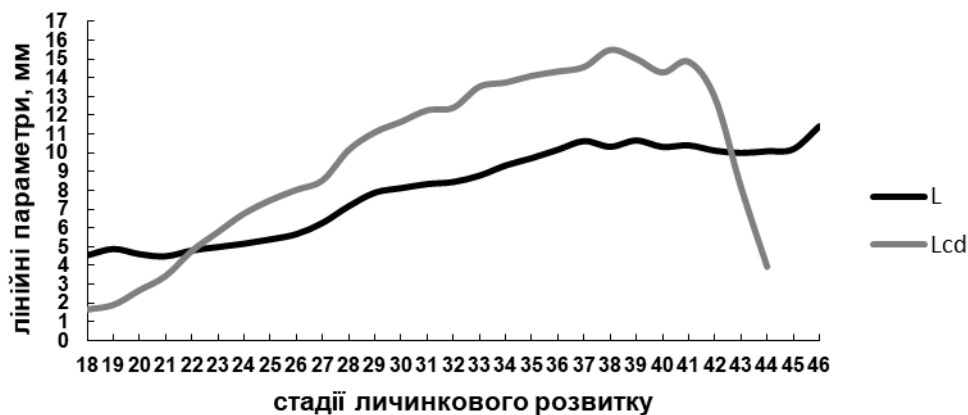


Рис. 3.67. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок ропухи талиської

На 18 стадії розвитку личинок ропухи сірої довжина хвостового відділу значно менша довжини тулуба ($Lcd/L = 0,27$). Середнє значення Lcd/L найбільших значень досягає на 23-24 стадіях ($Lcd/L = 1,56$). Потім цей показник зменшується, і з 25 по 40 стадії довжина хвоста перевищує довжину тіла в 1,07-1,42 рази. Середнє значення Lcd/L на 41-42 стадіях знову збільшується, тому що при проходженні метаморфозу відбувається зменшення довжини тіла, в той час як хвіст ще залишається довгим (рис. 3.68).



Рис. 3.68. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба
у личинок *B. (B.) bufo*

Тривалість личинкових стадій у ропухи сірої неоднакова. Найбільш тривалими є стадії 33-45 (розвиток пальців і суглобів задньої кінцівки, передметаморфні і метаморфні стадії). Найменш тривалими є стадії розвитку зовнішніх зябер, плавця, оперкулярної складки та початку утворення бруньки задньої кінцівки (18-26), а також остання (46-та) метаморфна стадія (рис. 3.69, табл.А.6).

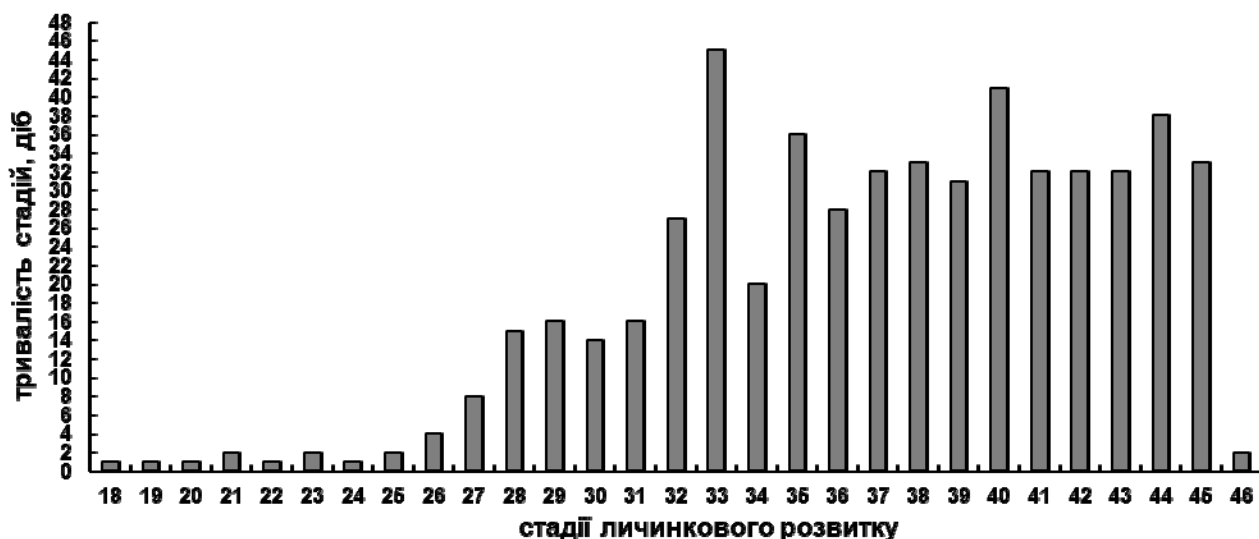
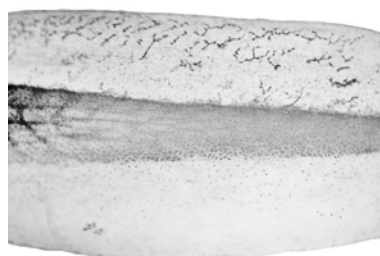


Рис. 3.69. Тривалість стадій личинкового розвитку *B. (B.) bufo*

Особливості пігментації. На всіх стадіях розвитку для личинок сірої ропухи характерне суцільне темно-буре, майже чорне, забарвлення. Хвостовий плавець містить багато дрібних пігментних клітин по всій своїй поверхні, а в його спинній частині зосереджені довгі розгалужені пігментні клітини (рис. 3.70).



а



б

Рис. 3.70. Пігментація личинок *B. (B.) bufo*: а) вигляд із черевної сторони тулуба; б) вигляд хвостового плавця

При проходженні 43 стадії на черевці утворюється «шов», біля якого зосереджені пігментні клітини. Він залишається помітним до завершення метаморфозу (рис. 3.71а). На 45 стадії темно-буре забарвлення тіла різко контрастує з менш пігментованими кінцівками (рис. 3.71б). Після завершення метаморфозу такий контраст відсутній.



Рис. 3.5.1.15. Пігментація *B. (B.) bufo* при проходженні метаморфозу:

- а) «шов» на черевці, облямований пігментними клітинами;
- б) контрастний розподіл пігменту на 45 стадії

3.5.2. Ропуха зелена – *Bufo (Bufotes) viridis* (Laurenti, 1768)

Вихід личинок з ікр'яних оболонок відбувається на 18 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба від 2,42-2,90 мм (min-max). У личинок, які щойно вийшли, добре помітні опуклі гребені зябрових дуг. Розвинений присосок складається із зовнішніх гребенів і внутрішньої частини, розділених глибокою щілиною. Зовнішні гребені змикаються задніми кінцями, їх передні частини знаходяться нижче зачатка рота. Низький зачаток плавця на спинній стороні починається за головним відділом і охоплює короткий хвостовий відділ. Анального отвору і зачатків кінцівок немає (рис. 3.72).

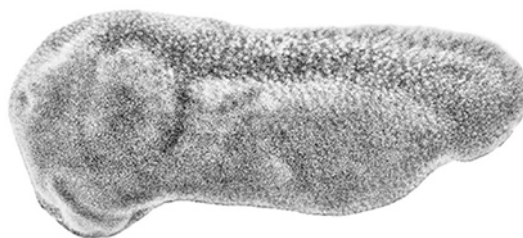


Рис. 3.72. Личинка ропухи зеленої на 18 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж чотирьох діб (18-20 стадії). На 20 стадії розвитку личинки з кожної сторони головного відділу розташовано по 3 зяброві гілки: дві передні пари гілок несуть по 4-5 коротких пальцеподібних зябрових ниток, під ними розташована дуже коротка третя пара гілок. Максимального розвитку зовнішні зябра досягають на 21-22 стадіях розвитку личинок (рис. 3.73).

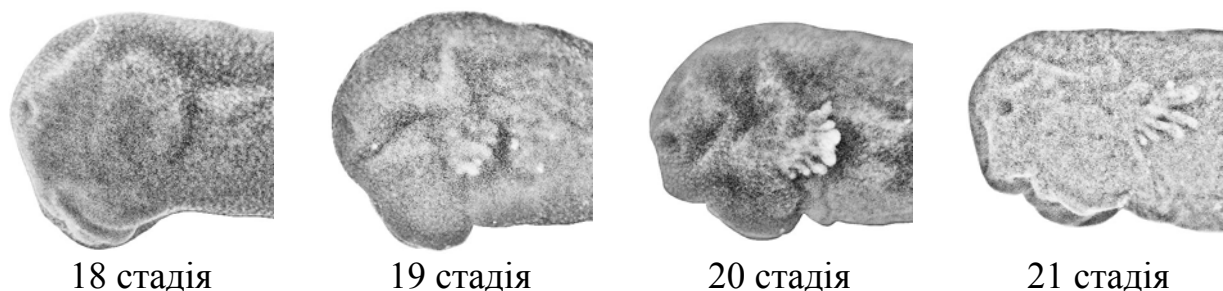


Рис. 3.73. Вигляд зовнішніх зябер на 18-21 стадіях розвитку личинок *B. (Bufotes) viridis*

Присосок (апарат прилипання) личинок ропухи зеленої добре розвинений упродовж 18-20 стадій. Він складається із зовнішніх гребенів, з'єднаних між собою під кутом задніми кінцями, і внутрішньої частини, відділеної від зовнішніх гребенів глибокою щілиною. Зовнішні гребені змикаються задніми кінцями. На 18 стадії розвитку присосок личинок зеленої ропухи має такий же кут між зовнішніми гребенями, як і у личинок сірої ропухи - 68° . Однак внутрішня його частина не така опукла і утворює гребені. Редукція присоска починається на 21-22 стадіях із зменшення його висоти та збільшення щілини між зовнішніми та внутрішніми гребенями. На 26 стадії від присоска залишаються скупчення пігментних клітин, які можуть бути наявними до 40 стадії розвитку личинки (рис. 3.74).

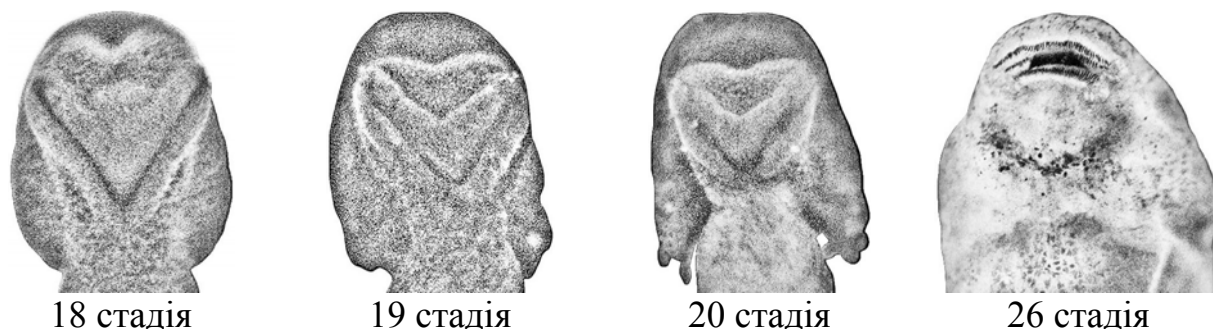


Рис. 3.74. Зовнішній вигляд присоска на 18-20 (розвиток) і 26 (редукція) стадіях розвитку личинок *B. (Bufotes) viridis*

Оперкулярна складка розвивається упродовж двох діб (4-5 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок і формує на лівому боці широкий оперкулярний отвір, спрямований назад (рис. 3.75).



Рис. 3.75. Оперкулярний отвір личинки *B. (Bufotes) viridis*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок ропухи зеленої починається формування ротового диску - утворення зачатків губ і рогових щелеп. На 24 стадії (4-5 доба з моменту виходу з оболонок) на губах помітні дрібні рогові зуби і будову ротового диску можна описати формулою $1:1+1/2$ (зовнішній безперервний і внутрішній перервний ряди на передній губі / два безперервних ряди на задній губі). На 25 стадії виникає третій безперервний ряд на задній губі, остаточно сформований личинковий ротовий апарат має зубну формулу $1:1+1/3$. Таку будову він зберігає по 41 стадію (рис. 3.76).

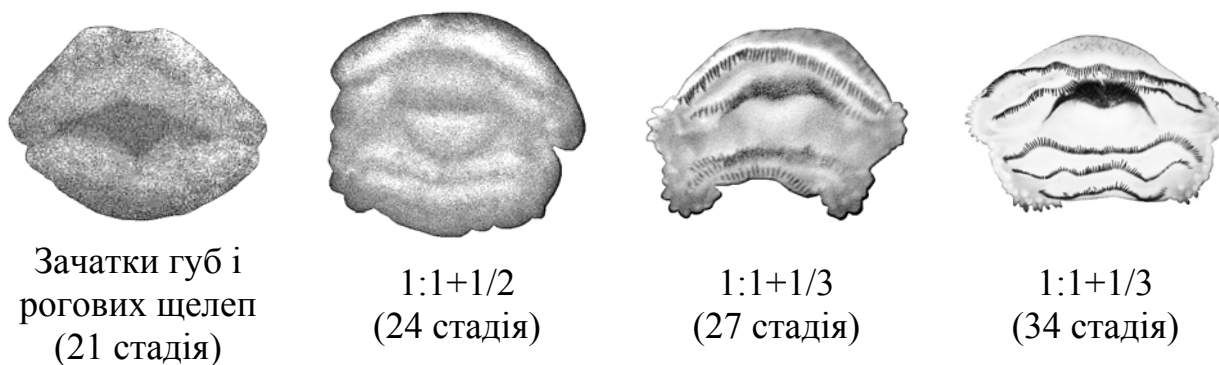


Рис. 3.76. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок *B. (Bufotes) viridis*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини тіла личинок від 25,47-28,46 мм (min-max) до 11,37-12,29 мм (min-max). Цей процес у різних особин починається з 32-52 доби і триває по 54 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії

тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії у личинок *B. (Bufotes) viridis* сформований невисокий плавець, що починається на спинній стороні від головного відділу, а на черевній стороні доходить до клоакального отвору. При переході личинок до вільного плавання плавець на спинній стороні зникає і охоплює лише хвостове стебло. Упродовж 22-39 стадії тіло стає сплюсненим в дорсовентральному напрямку (рис. 3.77).



Рис. 3.77. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки ропухи зеленої

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *B. (Bufotes) viridis* проявляється в значному зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір різко відокремлюється від основ кінцівок, знаходячись в товщі плавця, а по його краю утворюється кільцеве потовщення (рис. 3.78).



Рис. 3.78. Резорбція клоакальної частини плавця личинки ропухи зеленої на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *B. (Bufotes) viridis* з моменту виходу з оболонок по 27 стадію змінюється незначно. Збільшення довжини тулуба відбувається з 28 стадії (рис. 3.79). Максимального значення довжина тулуба досягає на 40 стадії личинкового розвитку, а при проходженні метаморфоза, зменшується. Довжина хвоста збільшується рівномірно і досягає максимального значення на 40 стадії і зменшується при проходженні метаморфозу. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,83 (\pm 0,63)$ мм (9,84-11,82 мм).

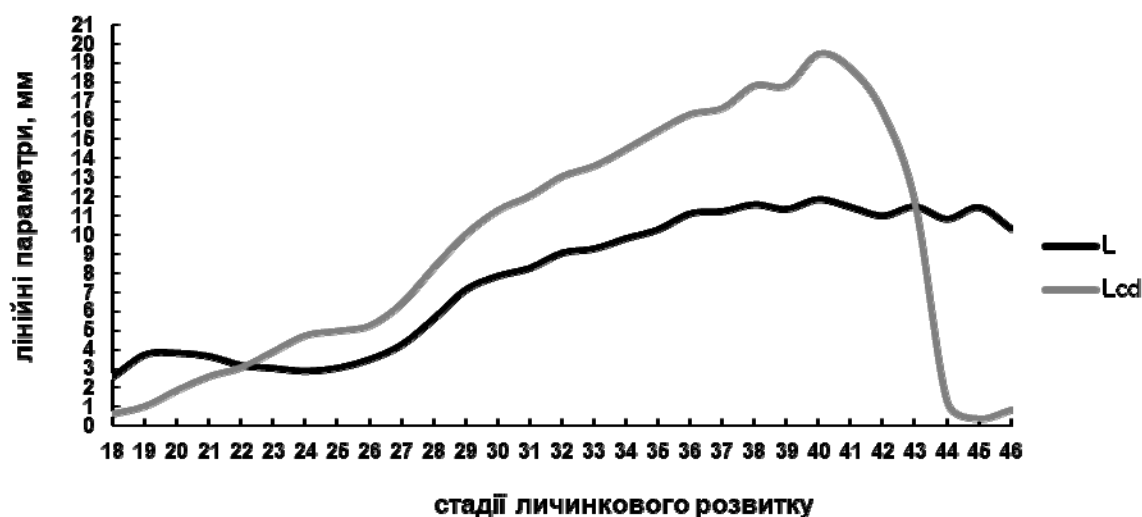


Рис. 3.79. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок ропухи зеленої

На 18 стадії довжина хвостового відділу в 4 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($Lcd/L = 0,25$). На 22 стадії хвіст і тулуб мають приблизно однакову довжину ($Lcd/L = 0,96$). На 24 стадії середнє значення Lcd/L стає максимальним і дорівнює 1,65. В інтервалі від 25 до 40 стадії розвитку личинок цей показник коливається в межах 1,49-1,64. Після 40 стадії розвитку личинки показники Lcd/L різко зменшуються в зв'язку з резорбцією хвоста (рис. 3.80).



Рис. 3.80. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *B. (Bufo) viridis*

Тривалість личинкових стадій у ропухи зеленої неоднакова. Найбільш тривалими є стадії 26-42 (розвиток бруньки, пальців та суглобів задніх кінцівок, передметаморфні і більшість метаморфних стадій). Найменш тривалими є стадії 18-25 (розвиток зовнішніх зябер, хвостового плавця, оперкулярної складки) з і останні метаморфні стадії (45-46) (рис. 3.81, табл. А.7).

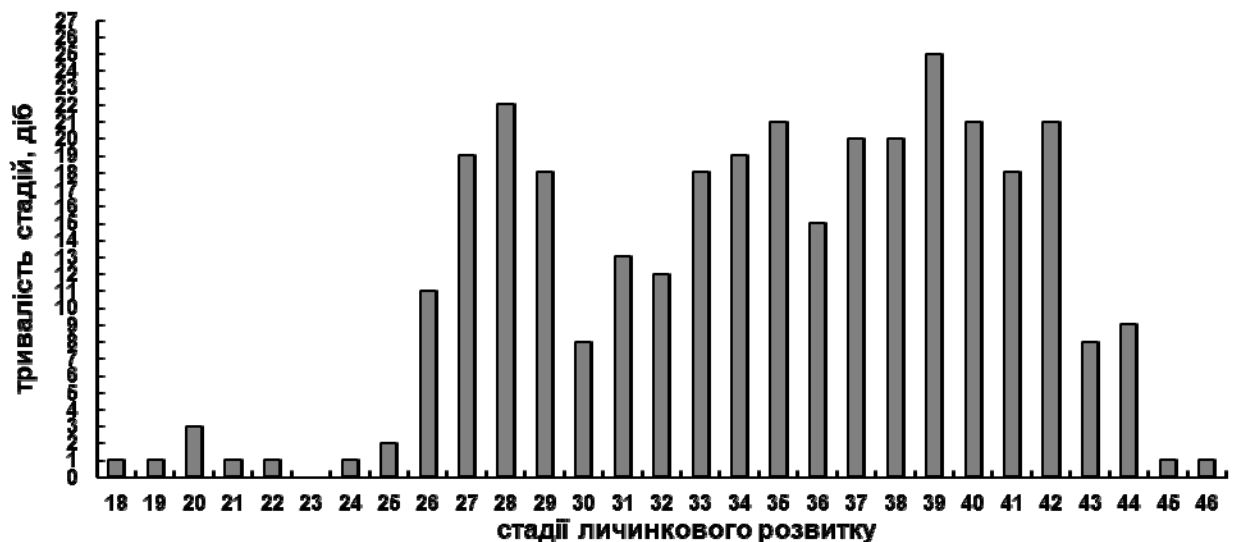


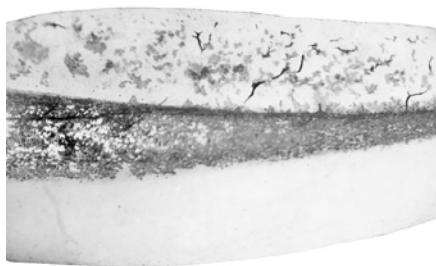
Рис. 3.81. Тривалість стадій личинкового розвитку *B. (Bufo) viridis*

Особливості пігментації. У личинок *B. (Bufo) viridis*, починаючи з 26 стадії, візуально помітна зміна пігментації - вони набувають добре вираженого оливкового кольору. З 26 по 40 стадії черевна сторона тіла має нерівномірне

забарвлення - темне черевце різко контрастує зі світлим головним відділом (рис. 3.82а). Особливості пігментації плавця у *B. (Bufotes) viridis* проявляються в тому, що, починаючи з 26 стадії, у нижній частині плавця відсутні пігментні клітини. У верхній частині плавця містяться великі пластівчасті, дрібні зернисті, і рідко розташовані довгі розгалужені пігментні клітини (рис. 3.82б).



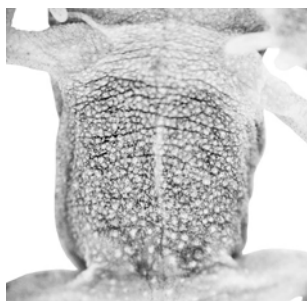
а



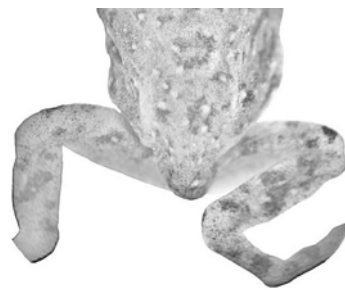
б

Рис. 3.82. Особливості пігментації личинок *B. (Bufotes) viridis* з 26 по 40 стадії розвитку: а) черевна сторона тіла; б) хвостовий плавець

При проходженні 43 стадії у *B. (Bufotes) viridis* утворюється світлий «шов» на черевці, помітний до завершення метаморфозу, але, на відміну від личинок ропухи сірої, він світлий і не облямований пігментними клітинами (рис. 3.83а). На 45 стадії у метаморфів ропухи зеленої, на відміну від метаморфів ропухи сірої, відсутній контрастний розподіл пігменту між тілом і кінцівками (рис. 3.83б).



а



б

Рис. 3.83. Особливості пігментації тіла цьогорічок *B. (Bufotes) viridis* при проходженні метаморфозу: а) черевна сторона тіла на 43 стадії; б) забарвлення спинної сторони тіла і задніх кінцівок на 45 стадії

3.6. Родина Жаби - Ranidae Rafinesque, 1814

3.6.1. Рід Бура (трав'яна) жаба - *Rana* Linnaeus, 1758

3.6.1.1. Жаба трав'яна - *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

Вихід личинок із ікр'яних оболонок відбувається на 18-19 стадіях розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба 2,76-3,78 мм (min-max). У личинок, які щойно вийшли, добре помітні або гребені зябрових дуг, або короткі зачатки зябрових гілок. Добре розвинений присосок складається з двох видовжених, наближених одна до одної частин; кожна частина присоска має зовнішній і внутрішній гребінь. Передні кінці присоска знаходяться нижче ротового отвору. Зачаток рота має вигляд невеликої заглибини. Низький зачаток плавця на спинній стороні починається із середини тулуба і охоплює хвостовий відділ. Анального отвору і зачатків кінцівок немає (рис. 3.84).

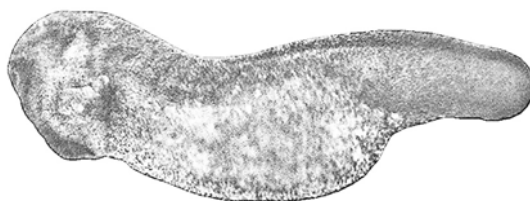


Рис. 3.84. Личинка жаби трав'яної на 19 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж двох діб (18-20 стадії). На 20 стадії розвитку личинки з кожної сторони головного відділу розвинені по 3 зяброві гілки: на двох парах передніх гілок розташовано по 6-8 зябрових ниток, під ними знаходиться третя пара гілок з однієї нитки кожна. Максимальної довжини зябра досягають на 22 стадії розвитку личинок, коли кінці зябрових ниток досягають заднього кінця тулубового відділу (рис. 3.85).

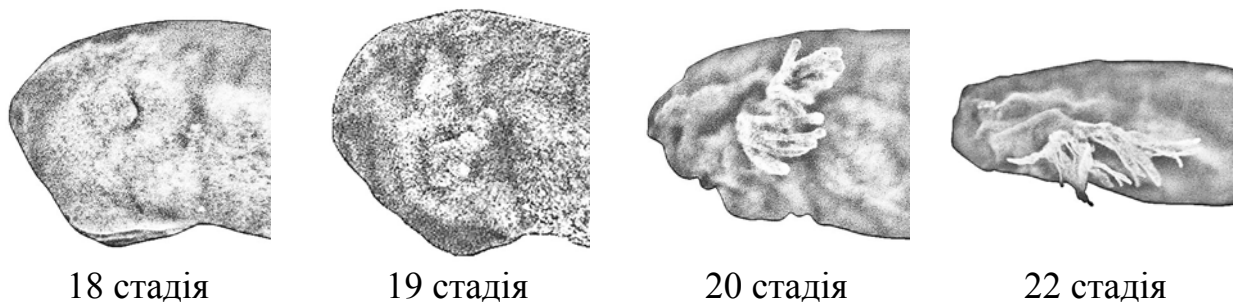


Рис. 3.85. Вигляд зовнішніх зябер на 18-22 стадіях розвитку личинок *R. temporaria*

Присосок (апарат прилипання) личинок жаби трав'яної добре розвинений упродовж 18-20 стадій їх розвитку і складається із двох видовжених частин, що прилягають одна до одної. Кожна частина має поздовжню щілину, яка розділяє внутрішній та зовнішній гребені. Редукція присоска починається на 21-22 стадіях із збільшення проміжку між його частинами та зменшення висоти. Залишки присоска у вигляді незначного скупчення пігментних клітин присутні до 41 стадії (рис. 3.86).

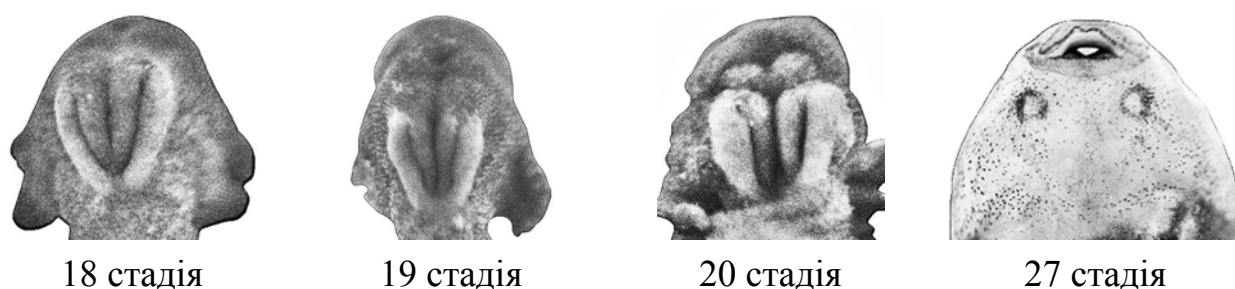


Рис. 3.86. Зовнішній вигляд присоска на 18-20 (розвиток) і 27 (редукція) стадіях розвитку личинок *R. temporaria*

Оперкулярна складка розвивається упродовж двох діб (3-4 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок і формує на лівому боці оперкулярний отвір, спрямований назад і догори (рис. 3.87).



Рис. 3.87. Оперкулярний отвір личинки *R. temporaria*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок жаби трав'яної починається формування ротового диску – утворення зачатків губ і рогових щелеп. На 22 стадії (2 доба з моменту виходу з оболонок) розвиваються ряди губних рогових зубів, які можна описати формулою $1/1+1:2$ (один безперервний ряд на передній губі / один внутрішній перервний і два зовнішніх безперервних ряди на задній губі). На 24 стадії на передній губі виникає один внутрішній перервний ряд і будова ротового апарату описується формулою $1:1+1/1+1:2$. На

25 стадії на задній губі з'являється зовнішній безперервний ряд і зубна формула має вигляд $1:1+1/1+1:3$. На 27 стадії на передній губі додається один внутрішній перервний ряд і ротовий диск має зубну формулу $1:2+2/1+1:3$. Остаточне формування личинкового ротового апарату відбувається на 31 стадії, коли додається один внутрішній перервний ряд на передній губі. У повністю розвиненого личинкового ротового апарату зубна формула має вигляд $1:3+3/1+1:3$. З 27 по 41 стадії може відбуватися часткова редукція рогових зубів і, до певної міри, зубних рядів. Ротовий апарат при цьому може мати зубні формули $1:2+2/2+2:2$, $1:3+3/4+4$ та інші в залежності від ступеня редукції (рис. 3.88).

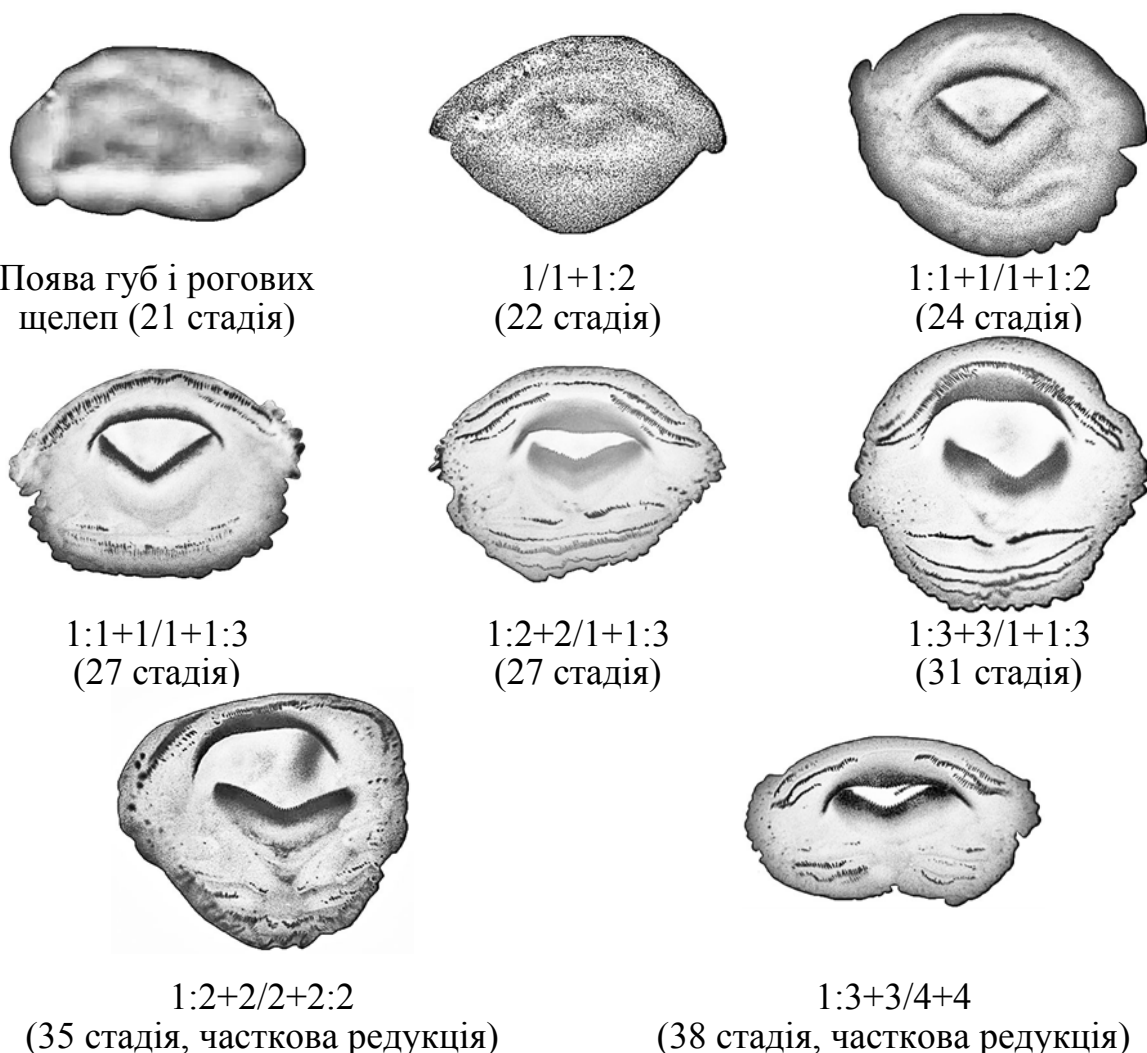


Рис. 3.88. Вигляд ротового диска на різних стадіях розвитку личинок *R. temporaria*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини личинок від $M = 29,13 (\pm 4,29)$ мм (18,90-34,01 мм) до $M = 12,17 (\pm 1,48)$ мм (10,34-17,21 мм). Цей процес у різних особин починається з 28-49 доби й триває по 37-43 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії у личинок *R. temporaria* низька частина плавця починається посередині спинної сторони тіла. Високий плавець ланцетоподібної форми охоплює хвостове стебло та примикає до черева. Клоакальний отвір в черевній частині плавця відкривається праворуч. Упродовж всього личинкового періоду по 39 стадію включно плавець на спинній стороні охоплює лише хвостове стебло. При переході до вільного плавання тулуб стає сплюсненим в дорсовентральному напрямку (рис. 3.89).

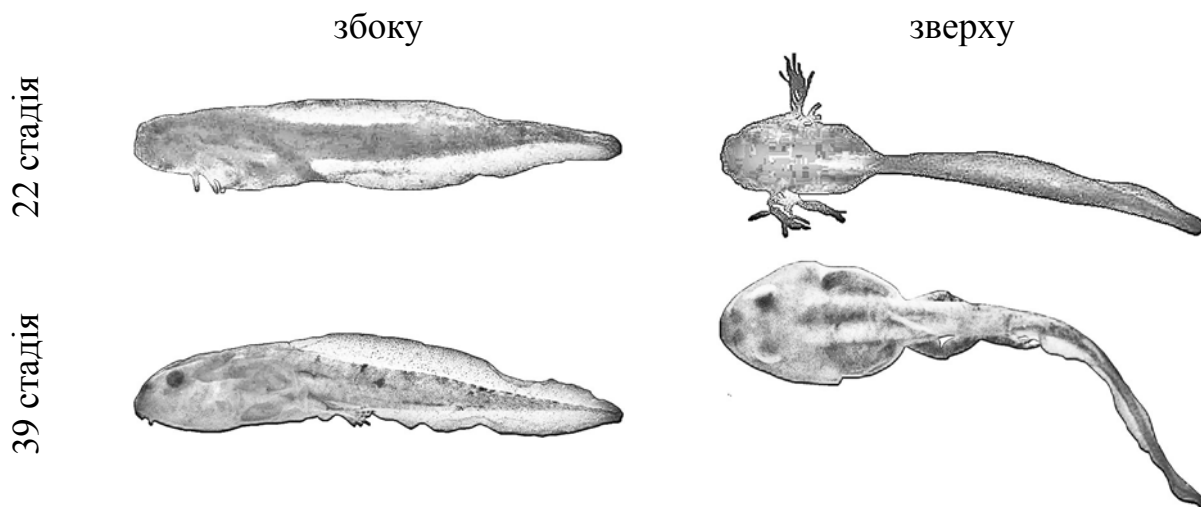


Рис. 3.89. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки жаби трав'яної

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії розвитку личинок *R. temporaria* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Черевна частина плавця різко відокремлюється від тулуба, клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, а залишки плавця між основами стегон майже зникають (рис. 3.90).

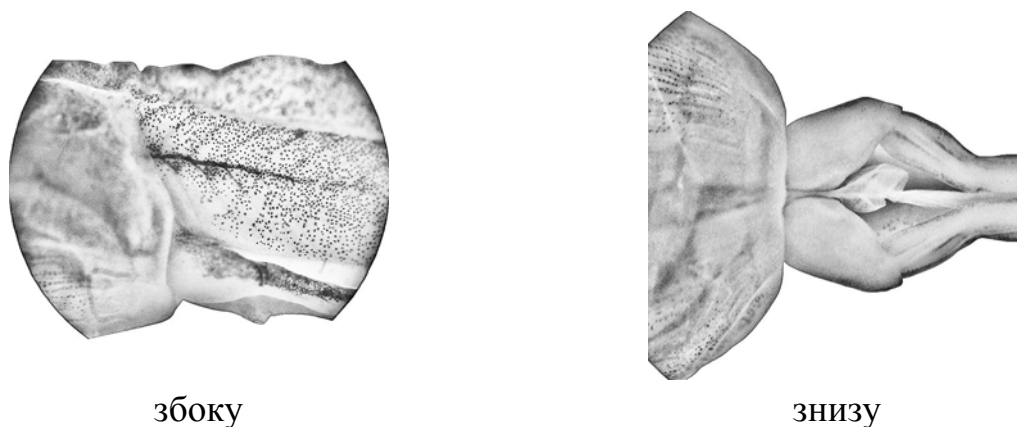


Рис. 3.90. Резорбція клоакальної частини плавця личинки жаби трав'яної на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *R. temporaria* з моменту виходу з оболонок по 26 стадію розвитку змінюється незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 27 стадії при переході до стану вільно плаваючої личинки (рис. 3.91). Максимальних значень довжина тулуба досягає на 36-40 стадіях личинкового розвитку, а на 41-46 стадіях при проходженні метаморфоза зменшується. Довжина хвоста збільшується рівномірно з 21 стадії личинкового розвитку і досягає максимальних значень на 39-41 стадіях. Упродовж 42-45 стадій відбувається інтенсивна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,41 (\pm 0,58)$ мм (8,62-11,54 мм).

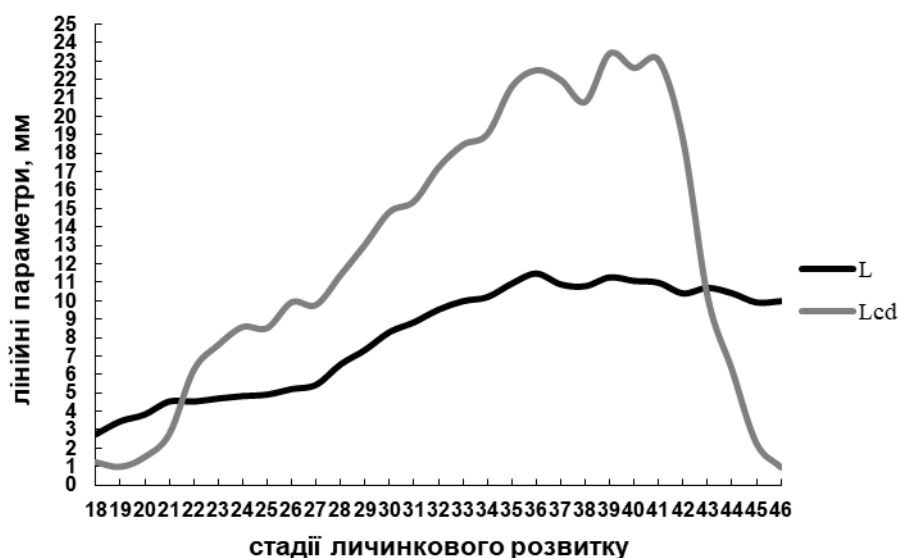


Рис. 3.91. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок жаби трав'яної

На 18 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,5 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($L_{cd}/L = 0,45$). З 22 стадії довжина хвоста перевищує довжину тулуба ($L_{cd}/L = 1,38$). Найбільших значень це співвідношення досягає на 24-41 стадіях і коливається в межах 1,78-2,1 (рис. 3.92).

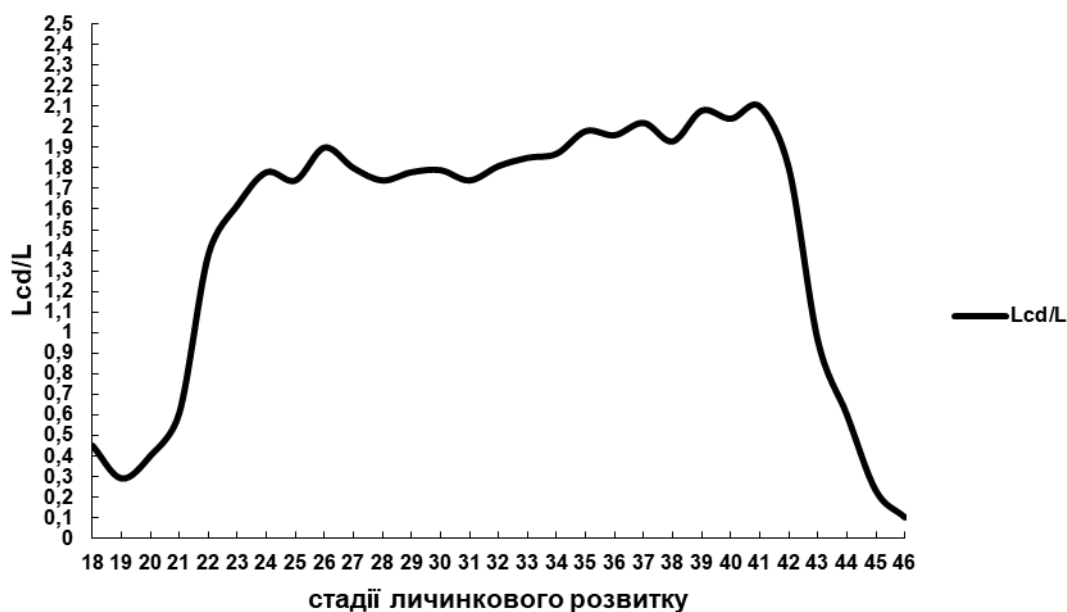


Рис. 3.92. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *R. temporaria*.

Тривалість личинкових стадій. Найбільш тривалими стадіями розвитку личинок жаби трав'яної є 27-35 та 40-44 стадії (розвиок бруньки задньої кінцівки та фаланг пальців, остання передметаморфна й метаморфні стадії). Стадії розвитку зовнішніх зябер, оперкулярної складки, початку формування бруньки задньої кінцівки (18-26) і остання метаморфна стадія (46) є менш тривалими (рис. 3.93, табл. А.8).

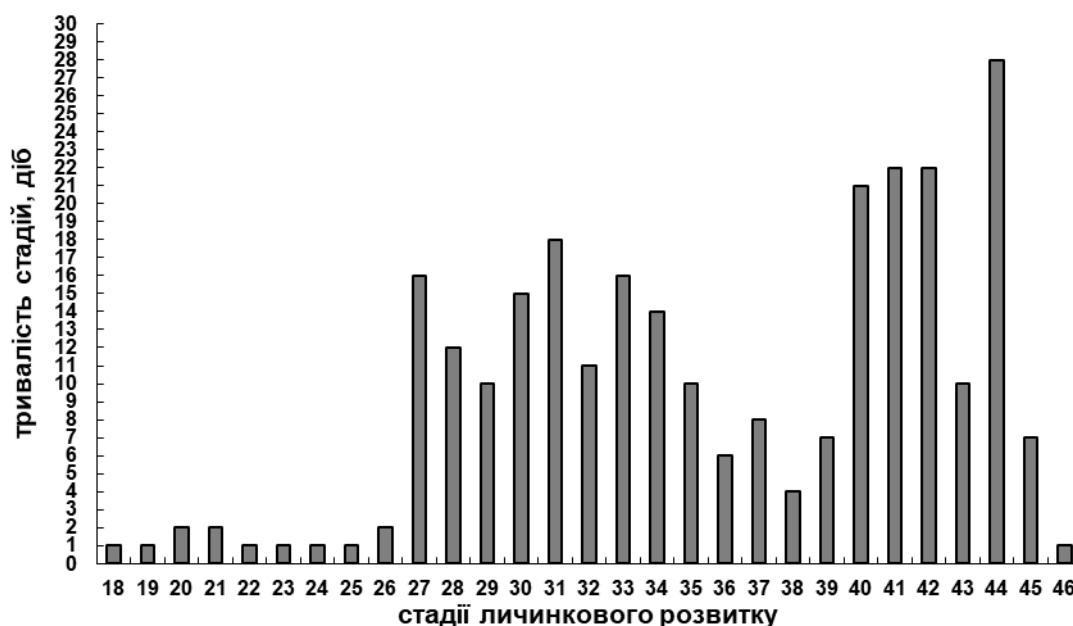


Рис. 3.93. Тривалість стадій розвитку личинок *R. temporaria*

3.6.1.2. Жаба гостроморда або болотяна - *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Вихід личинок із ікр'яних оболонок відбувається на 18-20 стадіях (Gosner, 1960) при довжині тулуба від $M = 3,01 (\pm 0,28)$ мм (2,50-3,43 мм) до $M = 3,71 (\pm 0,34)$ мм (3,08-4,32 мм). У личинок, які щойно вийшли, добре помітні або опуклі гребені зябрових дуг, або зачатки зябрових гілок із зачатками зябрових ниток. Добре розвинений присосок складається з двох видовжених частин, розташованих нижче зачатка рота. Низький зачаток плавця охоплює хвостовий відділ. Анального отвору і зачатків кінцівок немає (рис. 3.94).



Рис. 3.94. Личинка жаби гостромордої на 18 стадії розвитку

Зовнішні зябра розвиваються упродовж чотирьох діб (18-20 стадії). На 20 стадії в личинок з кожної сторони головного відділу розвинені по 3 зяброві гілки: на двох передніх розташовано по 5 (рідко – 6) зябрових ниток, під ними знаходиться третя пара гілок з однієї нитки кожна. Максимальної довжини зябра досягають на 22 стадії розвитку личинок (рис. 3.95).

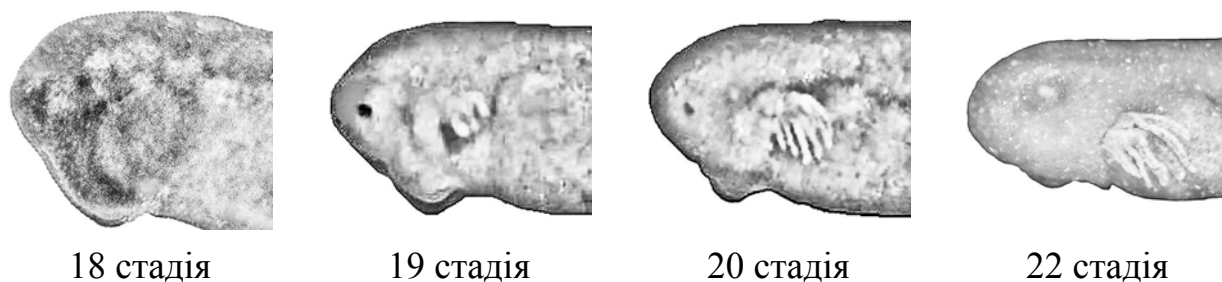


Рис. 3.95. Вигляд зовнішніх зябер на 18-22 стадіях розвитку личинок *R. arvalis*

Присосок (апарат прилипання) личинок жаби гостромордої добре розвинений упродовж 18-20 стадій їх розвитку. Він складається із двох видовжених частин, розділених або глибокою щілиною (18 стадія), або широким проміжком (19-20 стадії). Кожна частина присоска має зовнішній та внутрішній гребені. З переходом до вільного плавання присосок поступово редукується, проміжок між його частинами збільшується, а висота зменшується. На 26 стадії від присоска залишається незначне скупчення пігментних клітин (рис. 3.96).

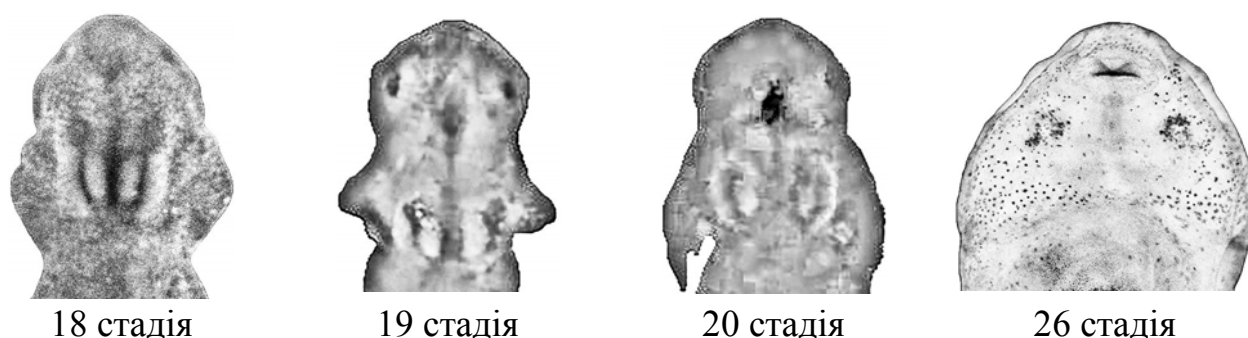


Рис. 3.96. Зовнішній вигляд присоска на 18-20 (розвиток) і 26 (редукція) стадіях розвитку личинок *R. arvalis*

Оперкулярна складка розвивається упродовж чотирьох діб (2-5 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок і формує на лівому боці тулуба вузький оперкулярний отвір, спрямований назад і догори (рис. 3.97).



Рис. 3.97. Оперкулярний отвір личинки *R. arvalis*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок жаби гостромордої починається формування ротового диску з утворення зачатків губ і рогових щелеп. На 23 стадії (3-4 доба з моменту виходу з оболонок) відбувається розвиток губних рядів рогових зубів, які можна описати формулою $1/1+1:1$ (один безперервний ряд на передній губі / один внутрішній перервний і один зовнішній безперервний ряди на задній губі). Остаточне формування личинкового ротового апарату відбувається на 26-27 стадіях: з'являються один внутрішній перервний ряд на передній губі та один зовнішній безперервний ряд на задній губі. При повністю розвиненому личинковому ротовому апараті зубна формула має вигляд $1:1+1/1+1:2$ (рідко $1:1+1/3$). З 28 по 41 стадії може відбуватися часткова редукція ротового апарату. Можливо, це залежить від умов життя й характеру кормів личинок, але не пов'язане з метаморфозом. Зубні формули при цьому можуть виглядати як $1:1+1/2+2:1$ або $1+1/1+1:2$ (рис. 3.98).

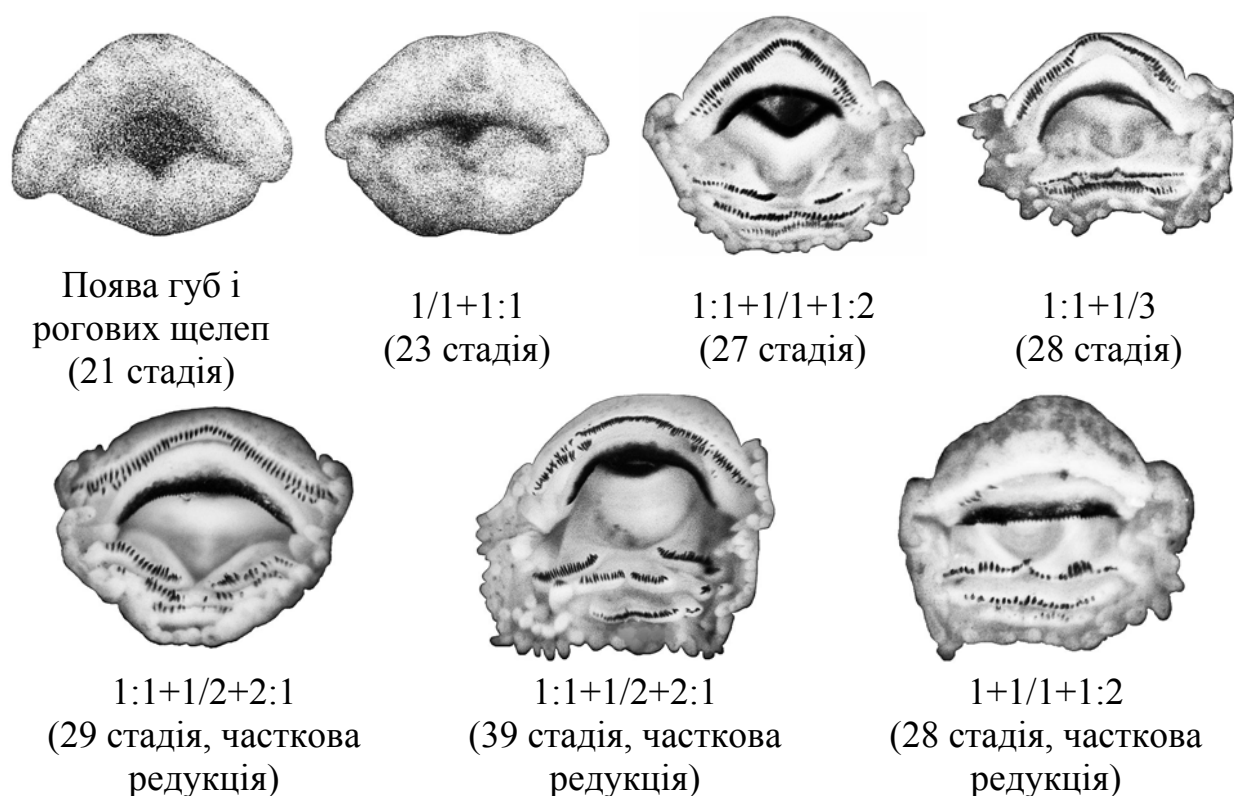


Рис. 3.98. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок *R. arvalis*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини личинок від $M = 28,73 (\pm 3,87)$ мм (13,04-36,66 мм) до $M = 11,08 (\pm 1,57)$ мм (6,97-14,55 мм). Цей процес у різних особин починається з 37-84 доби і триває по 43-109 добу з моменту виходу з ікриних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 18 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії плавець має ланцетоподібну форму і починається на спинній стороні за головним відділом, а на черевній стороні примикає до тулуба. Клоакальний отвір відкривається праворуч в черевній частині плавця. Упродовж всього личинкового періоду по 39 стадію включно нижній край плавця вирівнюється, а тулуб набуває сплющеної в дорсовентральному напрямку форми (рис. 3.99).

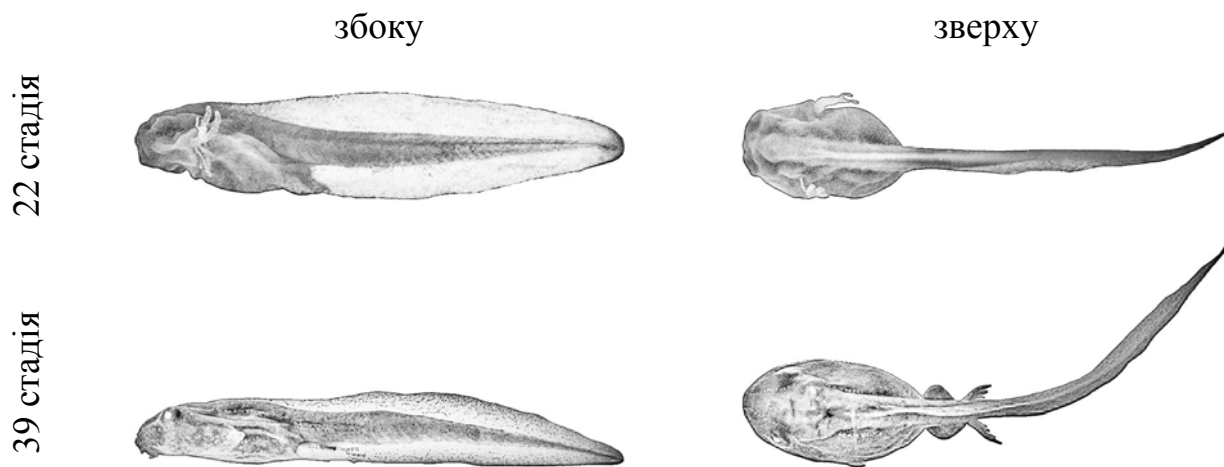


Рис. 3.99. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки жаби гостромордої

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *R. arvalis* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і зі спинної сторони. Клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, залишки плавця між основами стегон майже зникають (рис. 3.100).



Рис. 3.100. Резорбція клоакальної частини плавця личинки жаби гостромордої на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *R. arvalis* з моменту виходу личинок з оболонок по 25 стадію змінюється незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 25 стадії та досягає максимального значення на 42 стадії (рис. 3.101). На 44-46 стадіях при проходженні метаморфозу довжина тулуба зменшується. Довжина хвоста збільшується рівномірно з моменту виходу з оболонок і досягає максимального значення на 41 стадії. Упродовж 42-45 стадій відбувається інтенсивна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 10,11 (\pm 1,67)$ мм (6,41-14,22 мм).

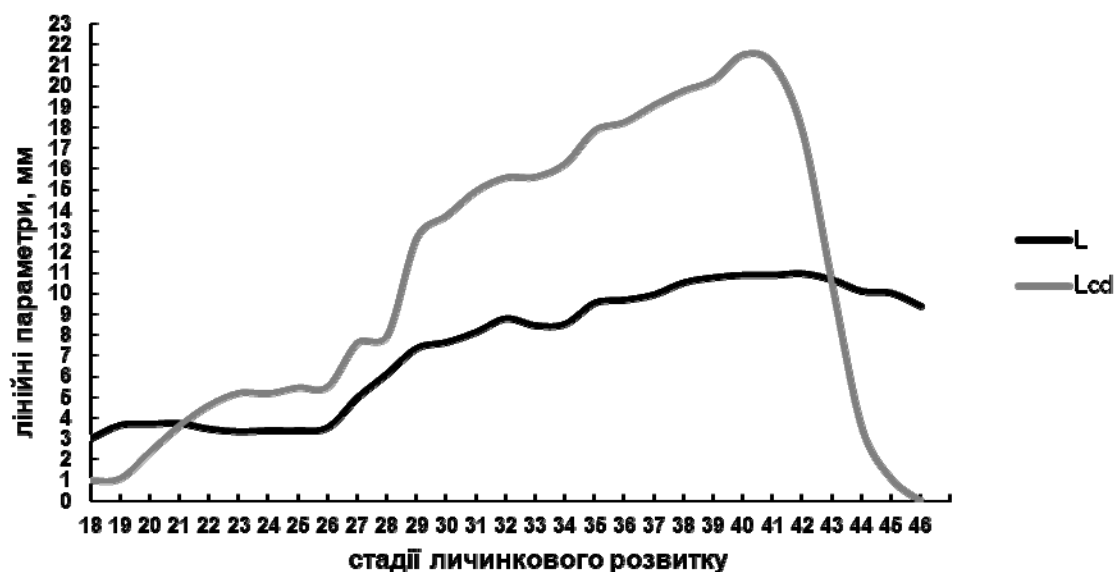


Рис. 3.101. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок жаби гостромордої

На 18 стадії довжина хвостового відділу майже в 0,3 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($L_{cd}/L = 0,32$). На 21 стадії розвитку личинки ці показники стають майже однаковими ($L_{cd}/L = 0,97$). Середнє значення L_{cd}/L досягає найбільших значень на 40-41 стадіях, коли довжина хвоста майже в 2 рази (1,94-1,98) перевищує довжину тулуба. (рис. 3.102).



Рис. 3.102. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тіла у личинок *R. arvalis*

Тривалість личинкових стадій. Найбільш тривалими у личинок жаби гостромордої є 26-45 стадії (розвиток задньої кінцівки, передметаморфна і метаморфні стадії). Стадії розвитку зовнішніх зябер, оперкулярної складки (18-25) та остання метаморфна стадія (46) є найменш тривалими (рис. 3.103, табл. А.9).

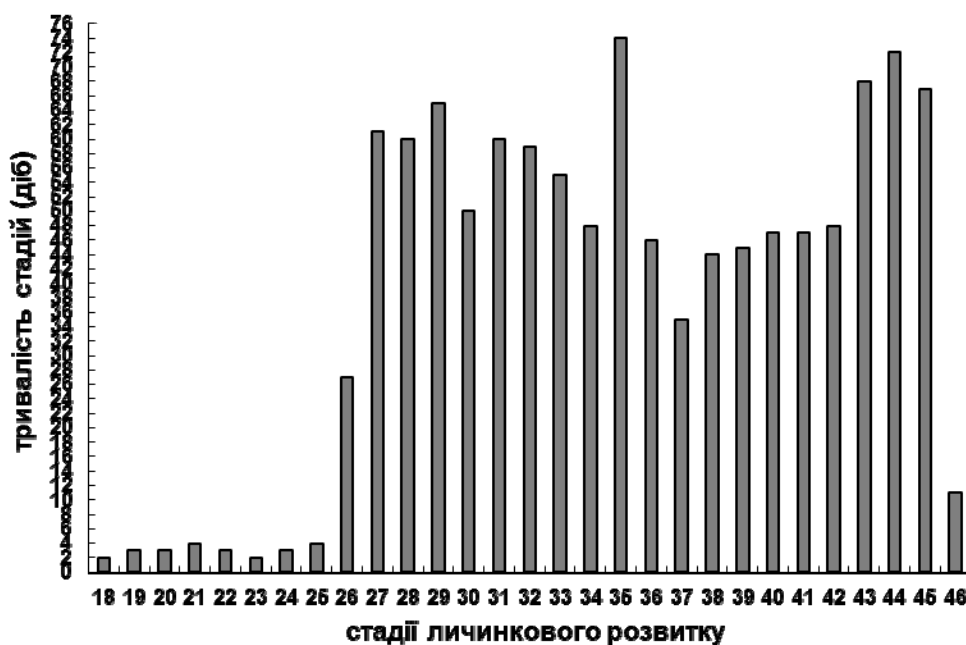


Рис. 3.103. Тривалість стадій личинкового розвитку *R. arvalis*

3.6.1.3. Жаба прудка – *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838

Вихід личинок із ікр'яних оболонок відбувається на 20-21 стадіях розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба від 3,09 мм до $M = 4,00 (\pm 0,04)$ мм (3,94-4,05 мм). У личинок, які щойно вийшли, наявні зяброві нитки на зябрових гілках. Добре розвинений присосок складається з двох видовжених, звужених на задньому кінці горбків, розділених широким проміжком; кожний горбок присоска має на вершині заглибину. Передні кінці присоска знаходяться нижче ротового отвору. Зачаток рота ромбоподібної форми. Низький зачаток плавця на спинній стороні починається за головним відділом і охоплює хвостове стебло. Анального отвору і зачатків кінцівок немає (рис. 3.104).



Рис. 3.104. Личинка жаби прудкої на 20 стадії розвитку

Зовнішні зябра на момент виходу з оболонок вже сформовані. На 20-21 стадіях розвитку личинки з кожної сторони головного відділу розвинені по 2 зяброві гілки: передня пара несе по 4-5 зябрових ниток, задня пара несе по 1-3 нитці. Максимальної довжини зябра досягають на 22 стадії розвитку личинок (рис. 3.105).



20 стадія



21 стадія



22 стадія

Рис. 3.105. Вигляд зовнішніх зябер на 20-22 стадіях розвитку личинок *R. dalmatina*

Присосок (апарат прилипання) личинок жаби прудкої добре розвинений на 20-21 стадіях їх розвитку і складається із двох частин у вигляді двох горбків із звуженими задніми кінцями та заглибинами на вершинах. Частини присоска розділені широким проміжком. Редукція присоска починається на 22 стадії зі збільшення проміжку між його частинами, зменшенням висоти та пігментації. Залишки присоска у вигляді незначного скупчення пігментних клітин присутні до 27 стадії (рис. 3.106).

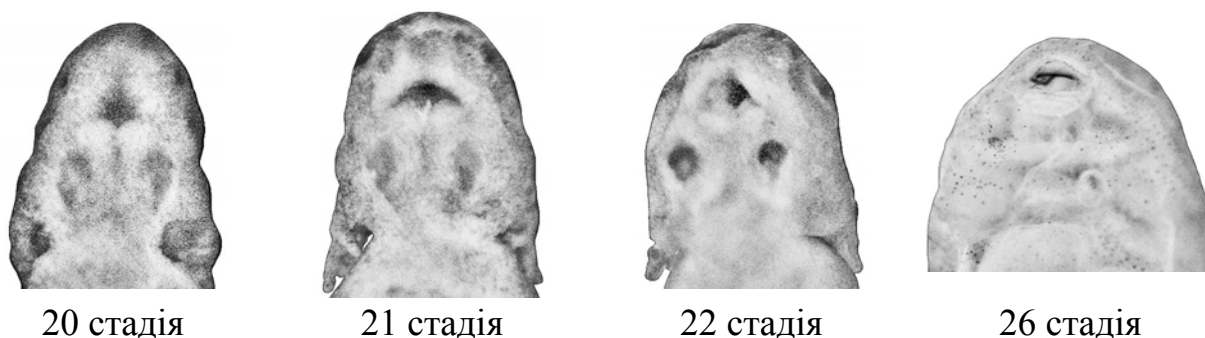


Рис. 3.106. Зовнішній вигляд присоска на 20-21 (розвиток) і 22-26 (редукція) стадіях розвитку личинок *R. dalmatina*

Оперкулярна складка розвивається упродовж 6 діб (1-6 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок і формує на лівому боці оперкулярний отвір, спрямований назад і догори (рис. 3.107).



Рис. 3.107. Оперкулярний отвір личинки *R. dalmatina*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок жаби прудкої починається формування ротового диска з утворення зачатків губ і рогових щелеп. На 24 стадії (1-3 доба з моменту виходу з оболонок) розвиваються ряди губних рогових зубів, які можна описати формулою $1/1+1:2$ (1 безперервний ряд на передній губі / 1 перервний і 2 безперервні ряди на задній губі). На 25 стадії виникає один перервний ряд на передній губі, будова ротового апарату описується формулою $1:1+1/1+1:2$. На 28 стадії на задній губі виникає один безперервний ряд, зубна формула має вигляд $1:1+1/1+1:3$. Остаточне

формування личинкового ротового апарату відбувається на 29 стадії. При повністю розвиненому личинковому ротовому апараті зубна формула має вигляд $1:2+2/1+1:3$. З 28 по 41 стадії може відбуватися часткова редукція рогових зубів і, до деякої міри, зубних рядів, що залежить від умов життя й характеру кормів личинок, але не пов'язане з метаморфозом. Ротовий апарат при цьому може мати зубну формулу $3+3/1+1:3$ та інші залежно від ступеня редукції (рис. 3.108).

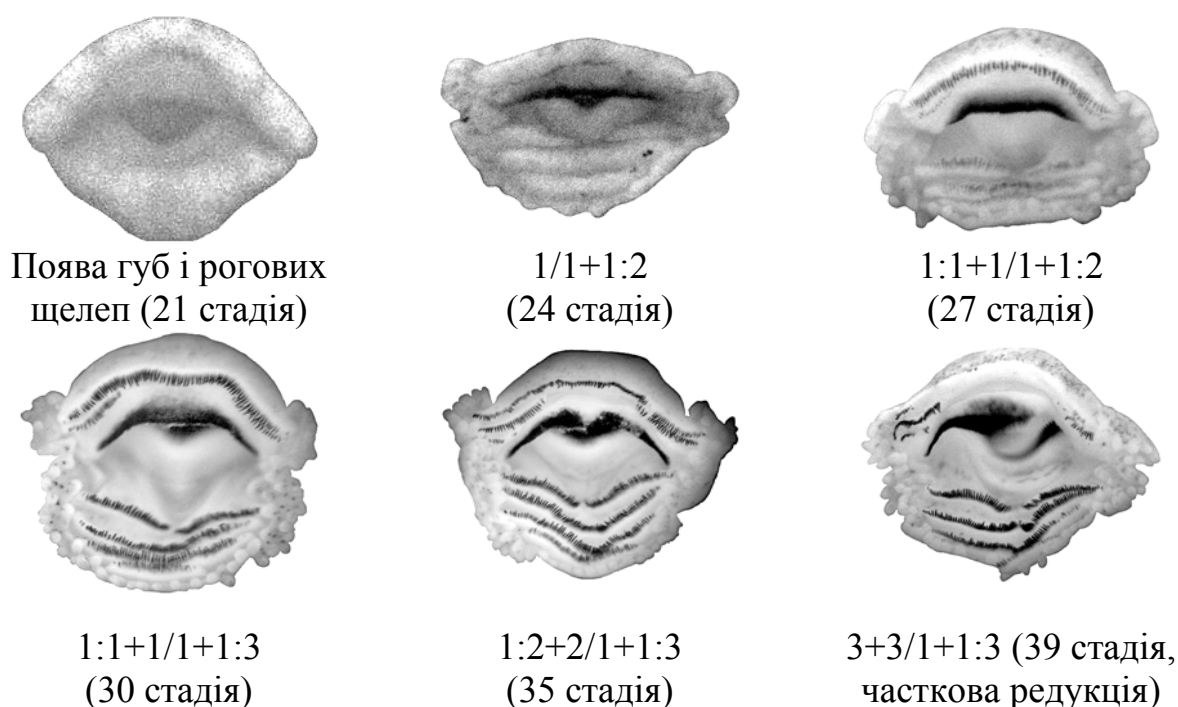


Рис. 3.108. Вигляд ротового диску на різних стадіях розвитку личинок

R. dalmatina

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини личинок від 35,02-42,04 мм (min-max) до $M = 13,96 (\pm 0,80)$ мм (12,90-14,97 мм). Цей процес у різних особин починається з 35-42 доби та триває по 39-45 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 21 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення висоти плавця зі спинної та черевної сторін. На 22 стадії у личинок *R. dalmatina* плавець починається за головним відділом, охоплює хвостове стебло, а на

черевній стороні примикає до черева. Клоакальний отвір відкривається праворуч з черевного боку плавця. Упродовж всього личинкового періоду по 39 стадію включно плавець на спинній стороні охоплює лише хвостове стебло. При переході до вільного плавання тулуб стає сплющеним в дорсовентральному напрямку (рис. 3.109).

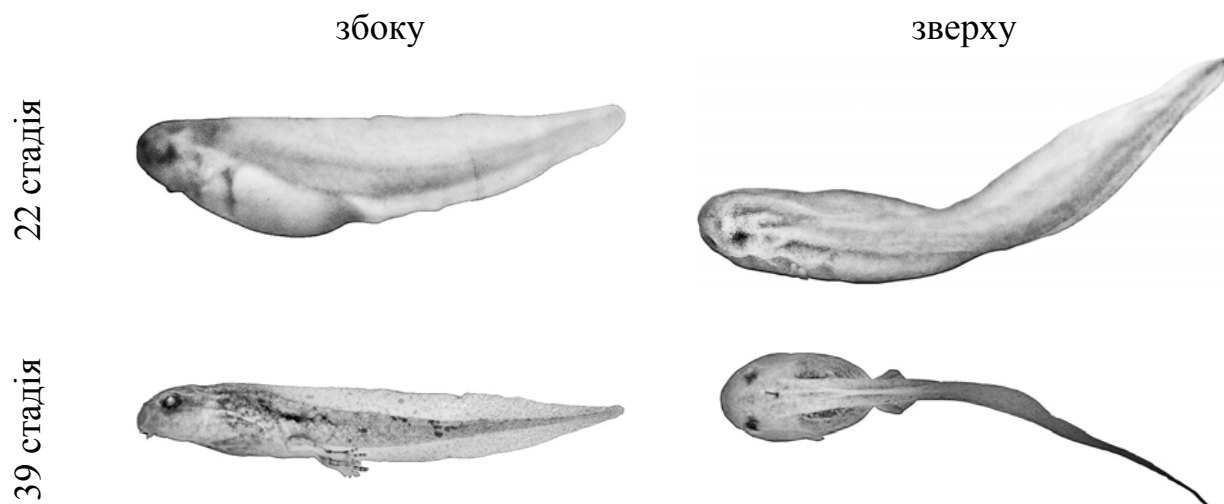


Рис. 3.109. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки жаби прудкої

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *R. dalmatina* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Черевна частина плавця сполучається з черевом, клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, а залишки плавця між основами стегон майже зникають (рис. 3.110).

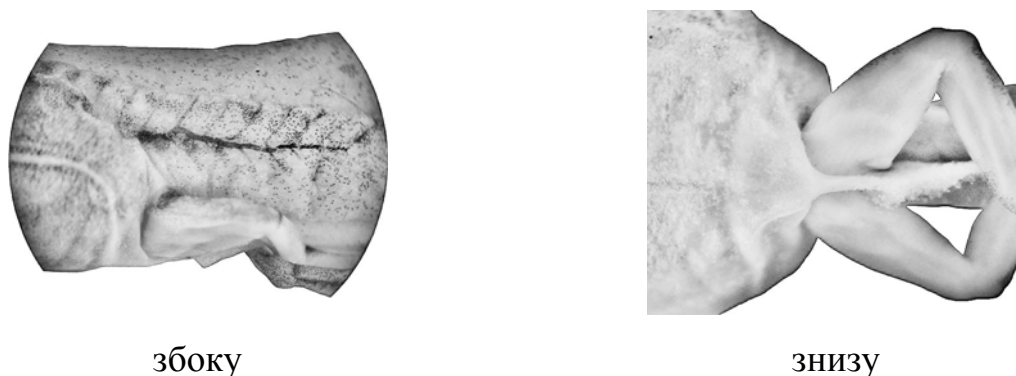


Рис. 3.110. Резорбція клоакальної частини плавця личинки жаби прудкої на 40 стадії розвитку

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *R. dalmatina* з моменту виходу з оболонок по 25 стадію змінюється незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 26 стадії при переході до стану вільно плаваючої личинки (рис. 3.111). Найбільших значень довжина тулуба досягає на 37-41 стадіях личинкового розвитку, а на 42-45 стадіях при проходженні метаморфозу дещо зменшується. Довжина хвоста збільшується рівномірно з 20 стадії личинкового розвитку і досягає максимальних значень на 41 стадії. Упродовж 42-46 стадій відбувається інтенсивна резорбція хвоста. Вихід тварин на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 11,74 (\pm 0,46)$ мм (11,05-12,64 мм).

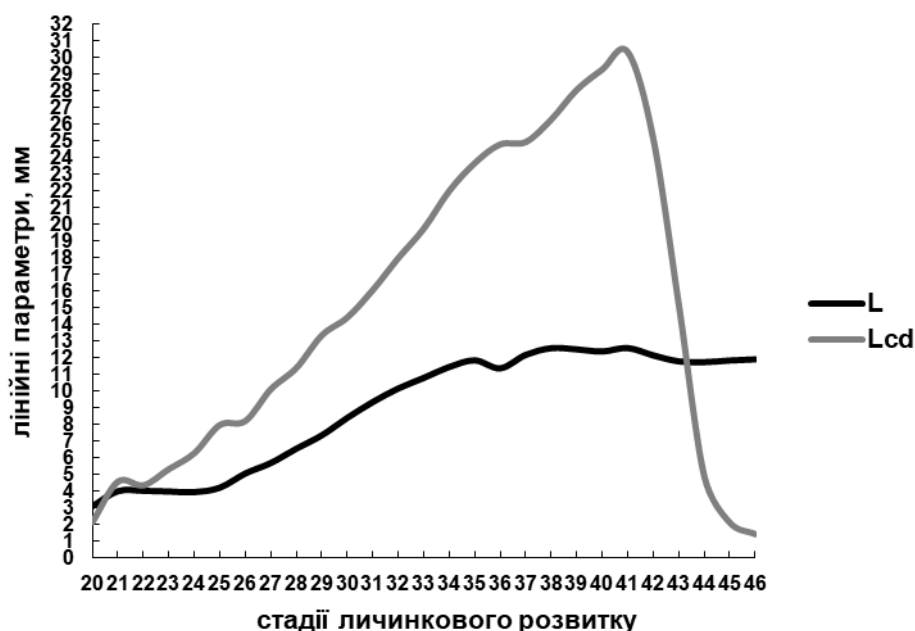


Рис. 3.111. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок жаби прудкої

На 20 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,7 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($Lcd/L = 0,69$). На 22 стадії розвитку личинки ці показники стають приблизно однаковими ($Lcd/L = 1,08$). Середнє значення Lcd/L досягає найбільших значень на 40-41 стадіях, коли довжина хвоста перевищує довжину тулуба понад 2 рази (2,37-2,41) (рис. 3.112).

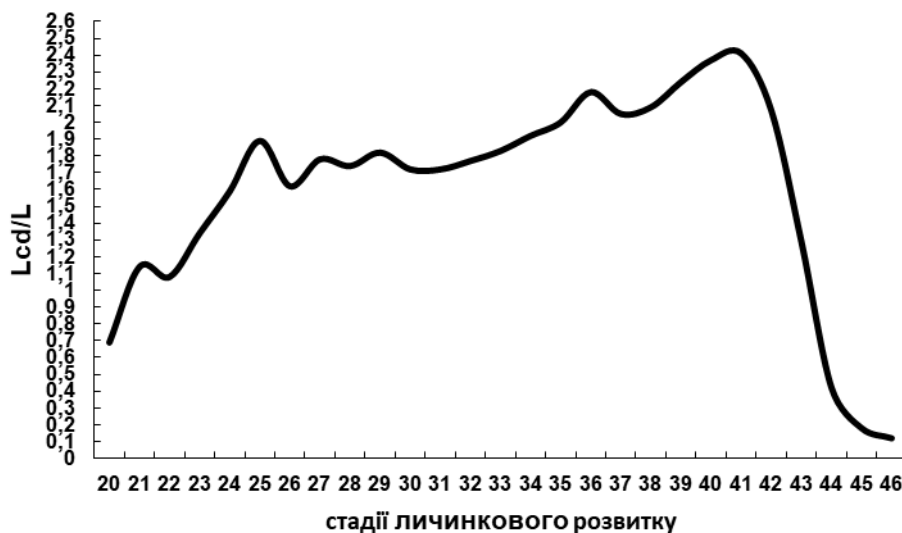


Рис. 3.112. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *R. dalmatina*

Тривалість личинкових стадій. Найбільш тривалими стадіями розвитку личинок жаби прудкої є 28-35 та 39-46 стадії (більшість стадій розвитку бруньки задньої кінцівки та фаланг пальців, передметаморфні й метаморфні стадії). Стадії розвитку зовнішніх зябер, хвостового плавця, оперкулярної складки, початку формування бруньки задньої кінцівки та 36-38 стадії (відособлення зачатків пальців і утворення додаткової гомілки) є менш тривалими (рис. 3.113, табл. А.10).

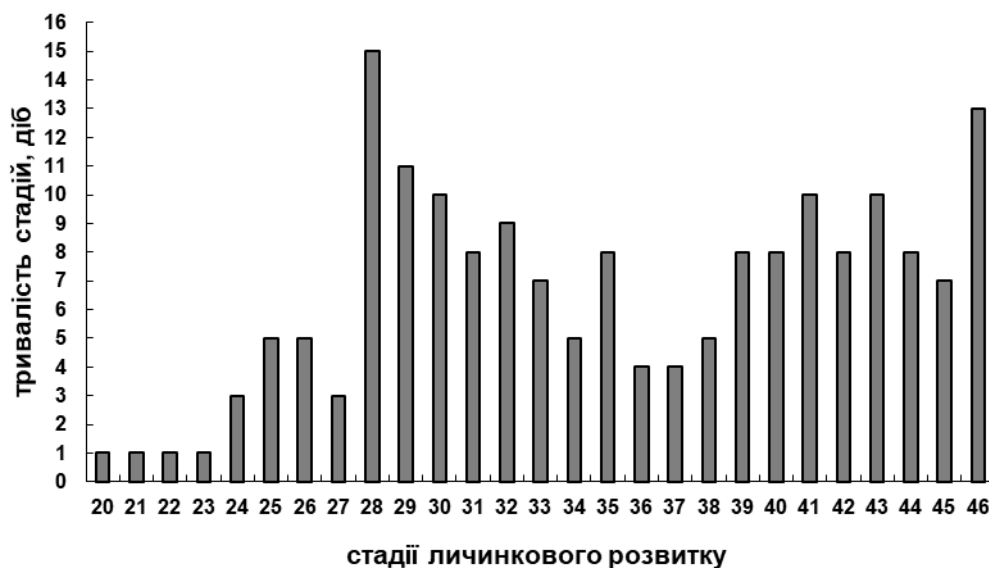


Рис. 3.113. Тривалість стадій розвитку личинок *R. dalmatina*

3.6.2. Рід Зелена (водяна) жаба – *Pelophylax* Fitzinger, 1843

У батрахофауні України зелені жаби представлені трьома видами: *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), *P. lessonae* (Camerano, 1882 “1881”) і *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758). Личинковий розвиток озерної та ставкової жаб уперше вивчено мною (результати не опубліковані). Личинковий розвиток жаби їстівної нами не досліджувався, оскільки в її гаметах елімінується геном одного з батьківських видів [123, 125], а також остаточно не визначено її таксономічний статус.

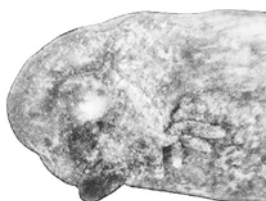
3.6.2.1. Жаба озерна - *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

Вихід личинок з ікр'яних оболонок відбувається на 21 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба 3,58 мм. Личинки, які щойно вийшли, мають добре розвинені зовнішні зябра. Присосок складається з двох опуклих частин, розташованих нижче зачатку рота. Розвинений, але не прозорий плавець починається на спинній стороні за потиличним відділом, а на черевній стороні примикає до зачатку анального отвору. Зачатків кінцівок немає (рис. 3.114).



Рис. 3.114. Личинка жаби озерної на 21 стадії розвитку

Зовнішні зябра на 21 стадії складаються з коротких зябрових гілок, на яких розташовано по 3-4 короткі зяброві нитки. На 22 стадії основи зябрових гілок прикриті оперкулярною складкою. Максимального розвитку зябра досягають на 24 стадії розвитку личинок (рис. 3.115).



21 стадія



22 стадія



24 стадія

Рис. 3.115. Вигляд зовнішніх зябер на 21-24 стадіях розвитку личинок *P. ridibundus*

Присосок (апарат прилипання) личинок жаби озерної найкраще розвинений на 21 стадії їх розвитку і має форму двох пігментованих овальних високих горбків, розташованих нижче кутів рота, з невеликими заглибинами на вершинах. З 22 стадії висота присоска поступово зменшується, інтенсивна пігментація залишається на її вершинах. На 25 стадії редукований присосок являє собою скупчення пігментних клітин, розташованих нижче і латеральніше кутів рота, а на 26 стадії його залишки зникають (рис. 3.116).

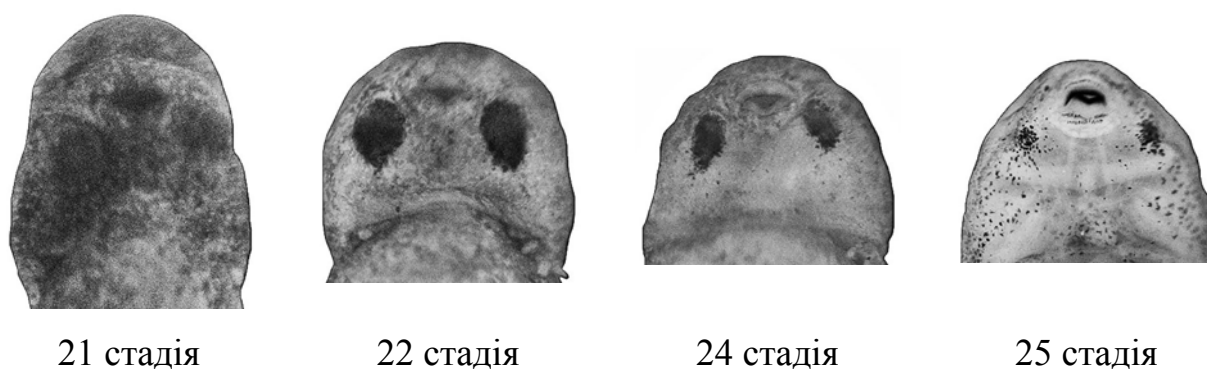


Рис. 3.116. Зовнішній вигляд присоска на 21 (розвиток) і 22-25 (редукція) стадіях розвитку личинок *P. ridibundus*

Оперкулярна складка розвивається упродовж п'яти діб (2-6 доба) з моменту виходу личинок з ікриних оболонок і формує на лівому боці тулуба вузький оперкулярний отвір, спрямований назад і догори (рис. 3.117).



Рис. 3.117. Оперкулярний отвір личинки *P. ridibundus*

Ротовий апарат. Вже на 21-24 стадії розвитку личинок жаби озерної починається формування ротового диску – утворюються передня та задня губи, рогові щелепи. На 25 стадії розвиваються ряди рогових зубів, які можна описати формулою $1/3$ (один безперервний ряд на передній губі / три безперервні ряди на задній губі), але зовнішній нижньогубний ряд зубів ще не несе – їх розвиток відбувається на 26 стадії. Максимальний розвиток личинкового ротового апарату відбувається на 33 стадії, коли будова ротового

диску описується формулою $1:1+1/3$. Крім цих формул з 26 по 29 стадії зустрічається формула $1/1+1:2$, а з 29 по 41 стадії – формула $1:1+1/1+1:2$ (рис. 3.118). Паралельно з розвитком личинкового ротового апарату може відбуватися й часткова його редукція, тому з 35 по 41 стадію включно зустрічалися личинки, будову ротового диска яких можна описати формулою $1:1+1/2+2:1$.

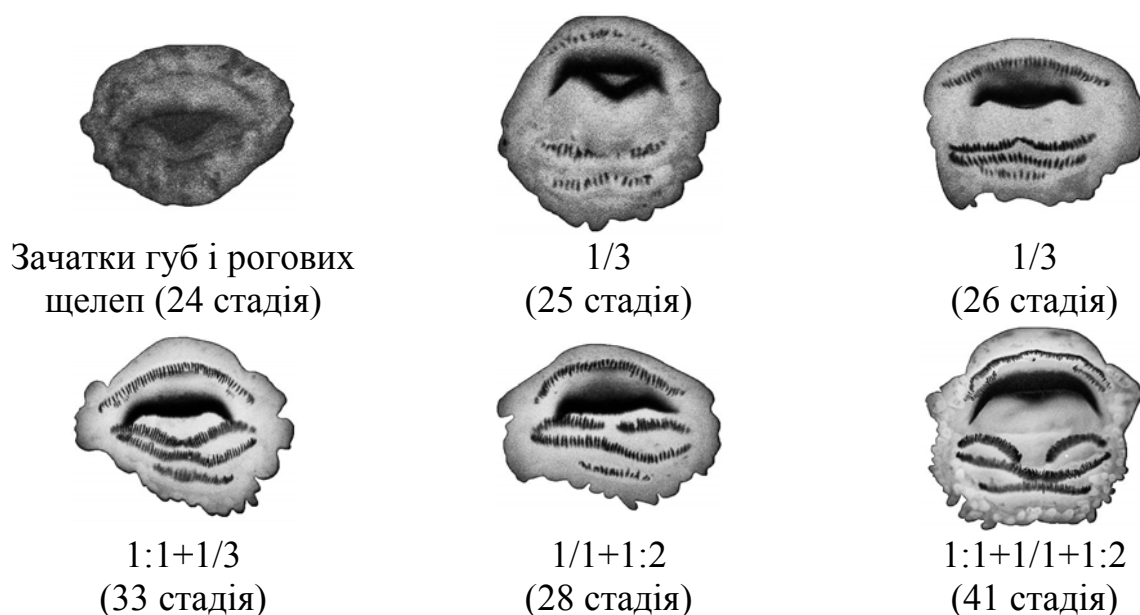


Рис. 3.118. Вигляд ротового диска на різних стадіях розвитку личинок *P. ridibundus*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається при зменшенні загальної довжини тіла личинок від 45,64 мм до 17,62 мм. Цей процес починається з 49 доби й триває по 55 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу живлення.

Плавець. З 21 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення довжини хвостового відділу та висоти плавця. На 22 стадії у личинок *P. ridibundus* сформований високий плавець, що починається на спинній стороні одразу за потиличним відділом, а на черевній стороні доходить до зачатку клоакального отвору. Упродовж личинкового періоду висота плавця зменшується, він охоплює лише хвостове стебло. Клоакальний отвір

відкривається праворуч гребеня черевної частини плавця. Тулуб личинки при переході до вільно плаваючого способу життя стає сплющеним в дорсовентральному напрямку (рис. 3.119).



Рис. 3.119. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинки жаби озерної

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *P. ridibundus* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, а залишки плавця між основами стегон більші, ніж у личинок бурих жаб (рис. 3.120).

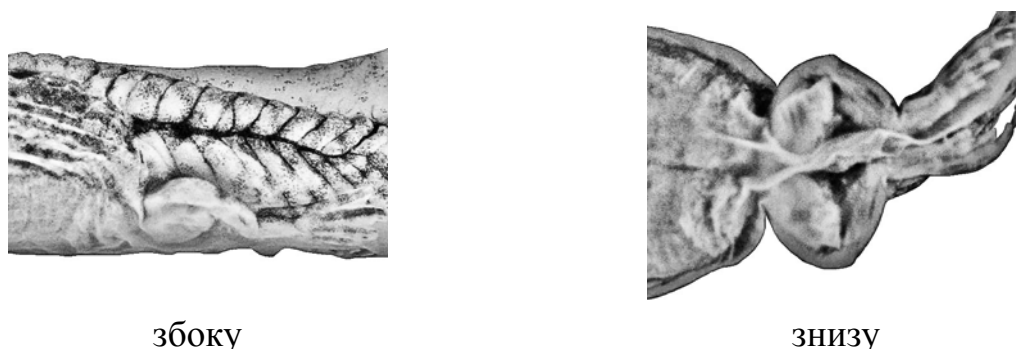


Рис. 3.120. Резорбція клоакальної частини плавця личинки жаби озерної на 40 стадії розвитку

Особливістю 41 стадії розвитку (видимість передніх кінцівок під шкірою) личинок озерної жаби є те, що у частини личинок права передня

кінцівка виходить назовні – ознака, характерна для 42 стадії личинок інших видів безхвостих земноводних.

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *P. ridibundus* з моменту виходу з оболонок по 24 стадію змінюються незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 25 стадії при переході до стану вільно плаваючої личинки. Найбільших значень довжина тулуба досягає на 44-46 стадіях. Довжина хвоста збільшується також з 25 стадії та досягає найбільших значень на 40-42 стадіях. При проходженні метаморфозу протягом 43-45 стадій відбувається значна резорбція хвоста. Вихід тварини на сушу відбувається на 44 стадії при довжині тулуба $M = 17,32 (\pm 0,07)$ мм (17,24-17,38 мм) (рис. 3.121).

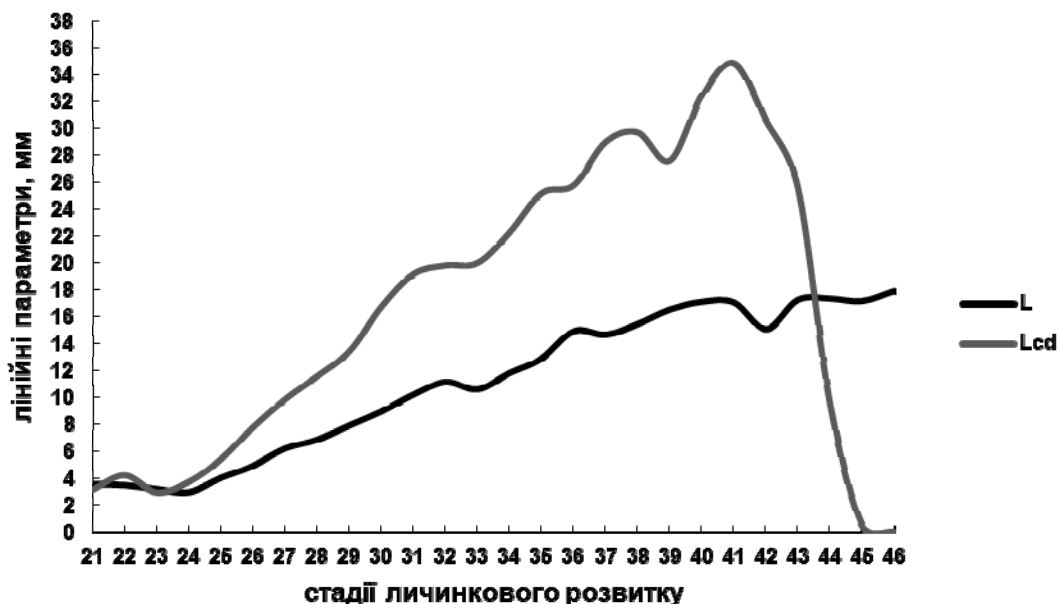


Рис. 3.121. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок жаби озерної

На 21 стадії довжина хвостового відділу майже у 0,9 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($Lcd/L = 0,89$). На 22 стадії розвитку личинки ці показники стають майже однаковими ($Lcd/L = 1,21$). Середнє значення Lcd/L поступово збільшується до 41 стадії, на якій перевищує довжину тулуба у 2,04 рази. На 43-45 стадіях розвитку личинки показники Lcd/L різко зменшуються в зв'язку з резорбцією хвоста (рис. 3.122).

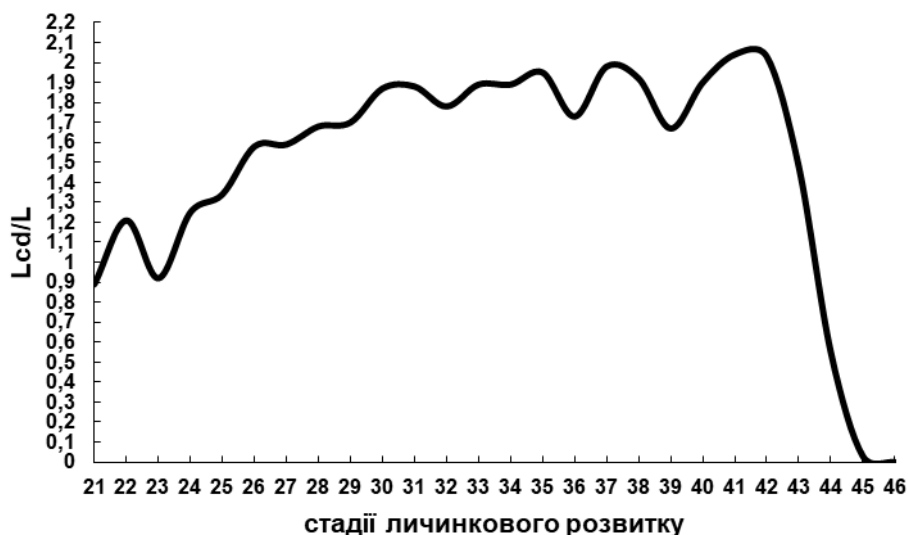


Рис. 3.122. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *P. ridibundus*

Тривалість личинкових стадій у жаби озерної неоднакова. Найбільш тривалими є стадії 26 (початок утворення бруньки задньої кінцівки) і 35 (зачатки п'яти пальців). Спостерігається тенденція до поступового зменшення тривалості стадій з 26 по 44 стадії. Найменш тривалими є стадії розвитку хвостового плавця (21-22) та дві останні метаморфні стадії (45-46) (рис. 3.123, табл. А.11).

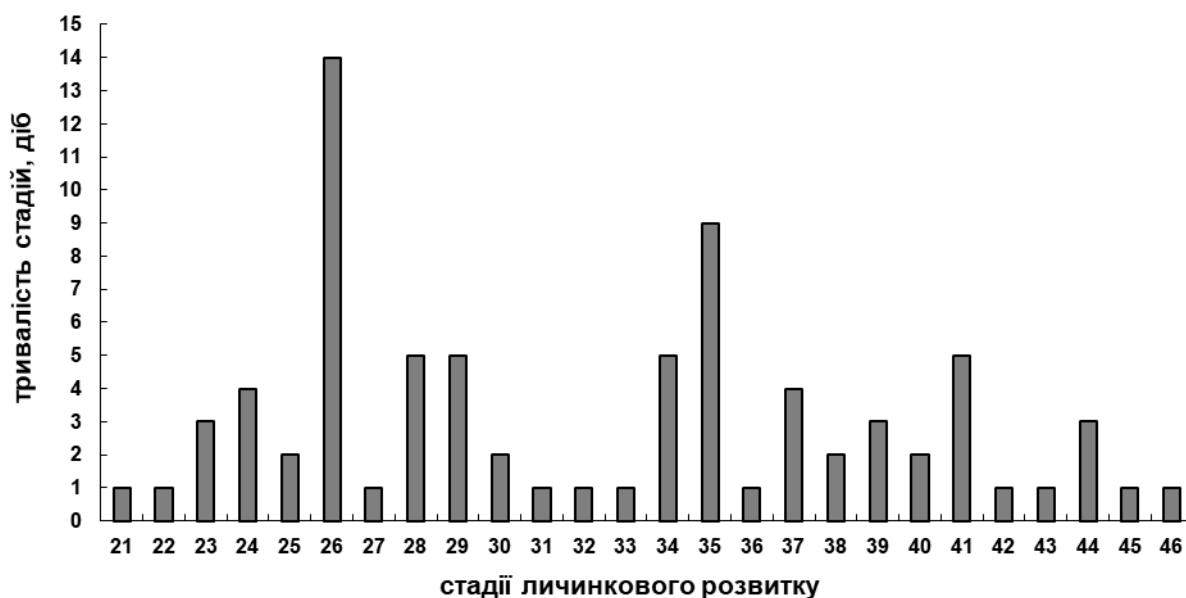


Рис. 3.123. Тривалість стадій личинкового розвитку *P. ridibundus*

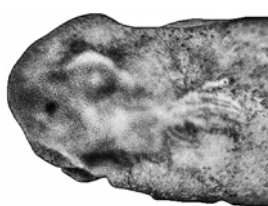
3.6.2.2. Жаба ставкова - *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882 “1881”)

Вихід личинок з ікр'яних оболонок відбувається на 20 стадії розвитку (Gosner, 1960) при довжині тулуба $M = 3,96 (\pm 0,06)$ мм (3,89-4,03 мм). Личинки, які щойно вийшли, мають добре розвинені зовнішні зябра. Присосок складається з двох опуклих частин, розташованих нижче зачатку рота. Зачаток плавця починається на спинній стороні за потиличним відділом, а на черевній стороні примикає до зачатку анального отвору. Зачатків кінцівок немає (рис. 3.124).



Рис. 3.124. Личинка жаби ставкової на 20 стадії розвитку

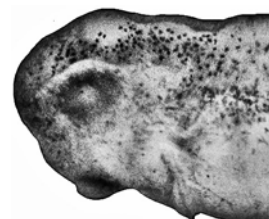
Зовнішні зябра на 20 стадії складаються з коротких зябрових гілок, на першій і другій парах яких знаходиться по 5-8 коротких зябрових ниток; третя пара, що знаходиться під ними, несе лише по 1 нитці з кожного боку. На 21 стадії основи зябрових гілок прикриті оперкулярною складкою. Максимального розвитку зябра досягають на 22 стадії розвитку личинок (рис. 3.125).



20 стадія



21 стадія



22 стадія

Рис. 3.125. Вигляд зовнішніх зябер на 20-22 стадіях розвитку личинок *P. lessonae*

Присосок (апарат прилипання) личинок жаби ставкової добре розвинений на момент виходу личинок з оболонок і має форму двох пігментованих овальних високих горбків, розташованих нижче кутів рота, з невеликими заглибинами на вершинах. З 22 стадії його висота та пігментація поступово

зменшуються. На 24-25 стадіях на місці присоска залишається незначне скупчення пігментних клітин, а на 26 стадії його залишки зникають (рис. 3.126).

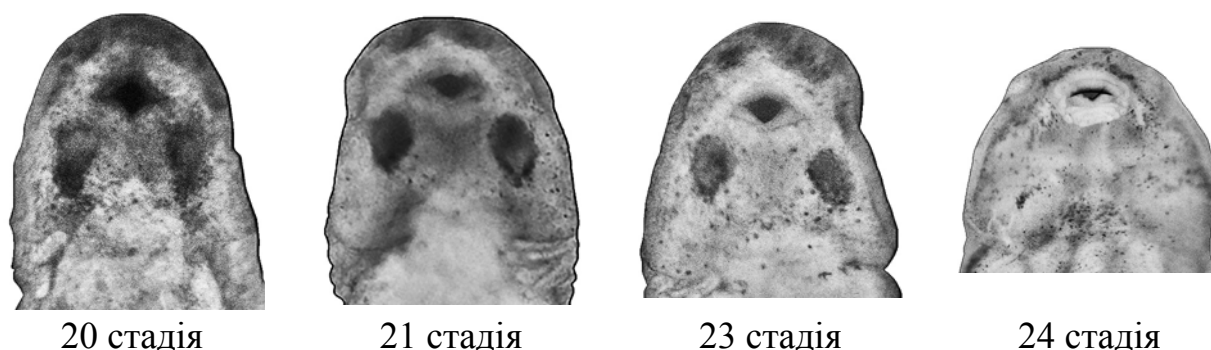


Рис. 3.126. Зовнішній вигляд присоска на 20-21 (розвиток) і 23-24 (редукція) стадіях розвитку личинок *P. lessonae*

Оперкулярна складка розвивається упродовж трьох діб (2-4 доба) з моменту виходу личинок з ікр'яних оболонок і формує вузький оперкулярний отвір на лівому боці, спрямований назад і догори. В лабораторних умовах личинки на 25 стадії розвитку, коли оперкулярний отвір ще не сформований, зустрічалися до 28 доби включно. Вірогідно, така затримка розвитку пов'язана з ураженістю пуголовків грибком (рис. 3.127).



Рис. 3.127. Оперкулярний отвір личинки *P. lessonae*

Ротовий апарат. На 21 стадії у личинок ставкової жаби починається формування ротового диску - утворення зачатків губ і рогових щелеп. На 23 стадії (4 доба з моменту виходу з оболонок) розвиваються ряди рогових зубів, які можна описати формулою $1/1+1:2$ (один безперервний ряд на передній губі / один внутрішній перервний і два зовнішні безперервні ряди на задній губі). Така будова ротового диску зустрічається по 37 стадію включно. На 24 стадії внутрішній перервний ряд задньої губи зникається і зубна формула має вигляд

1/3. На 26 стадії додається внутрішній перервний ряд на верхній губі, внутрішній ряд нижньої губи знову стає перервним і будова ротового апарату описується формулою $1:1+1/1+1:2$. Така будова ротового апарату зустрічається до 41 стадії. Паралельно з розвитком личинкового ротового апарату на 28 стадії починається часткова редукція зубів, з 34 стадії зустрічається формула $1:1+1/2+2:1$, а на 39 стадії – $1:1+1/3+3$ (рис. 3.128).

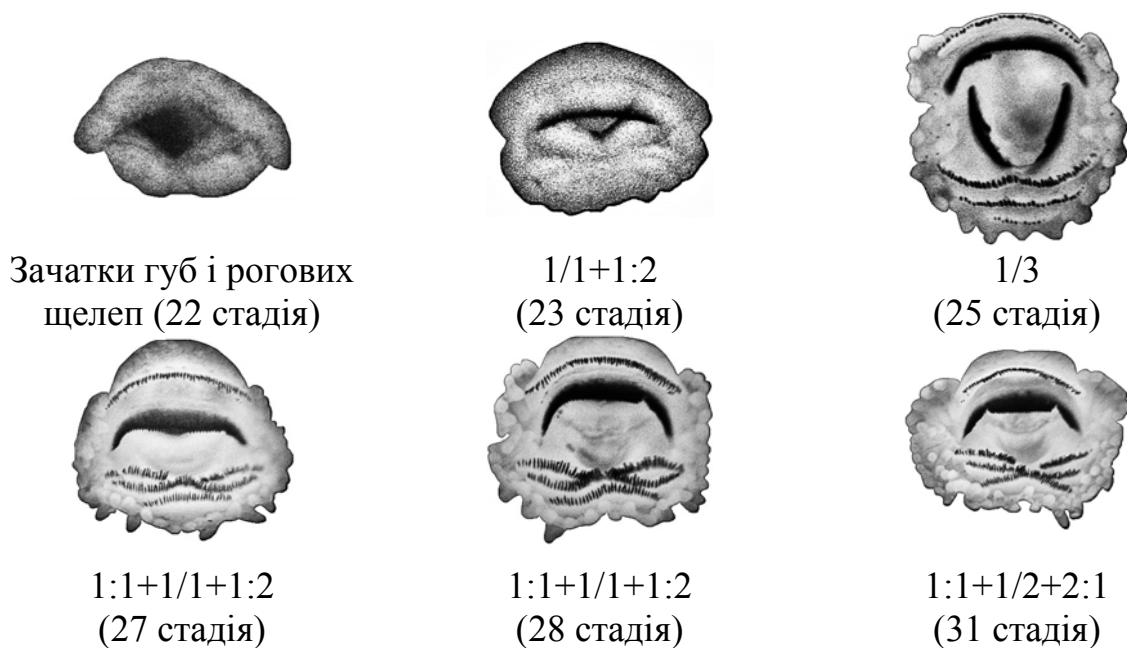


Рис. 3.128. Вигляд ротового диска на різних стадіях розвитку личинок *P. lessonae*

Формування дефінітивної будови рота на 42-45 стадіях відбувається 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). Цей процес у різних особин починається з 63-67 доби й триває по 64-70 добу з моменту виходу з ікр'яних оболонок. З 42 по 44 стадії тварини не харчуються, на 45 стадії переходять до наземного способу харчування.

Плавець. З 21 по 22 стадії розвитку личинок відбувається збільшення довжини хвостового відділу та висоти плавця. На 22 стадії у личинок *P. lessonae* сформований плавець, що починається на спинній стороні одразу за потиличним відділом, а на черевній стороні доходить до зачатку клоакального отвору. З переходом личинки до вільного плавання та упродовж всього

личинкового періоду плавець охоплює лише хвостове стебло. Клоакальний отвір відкривається праворуч на гребені черевної частини плавця. Тулуб личинки при переході до вільного плавання стає сплюсненим в дорсовентральному напрямку (рис. 3.129).

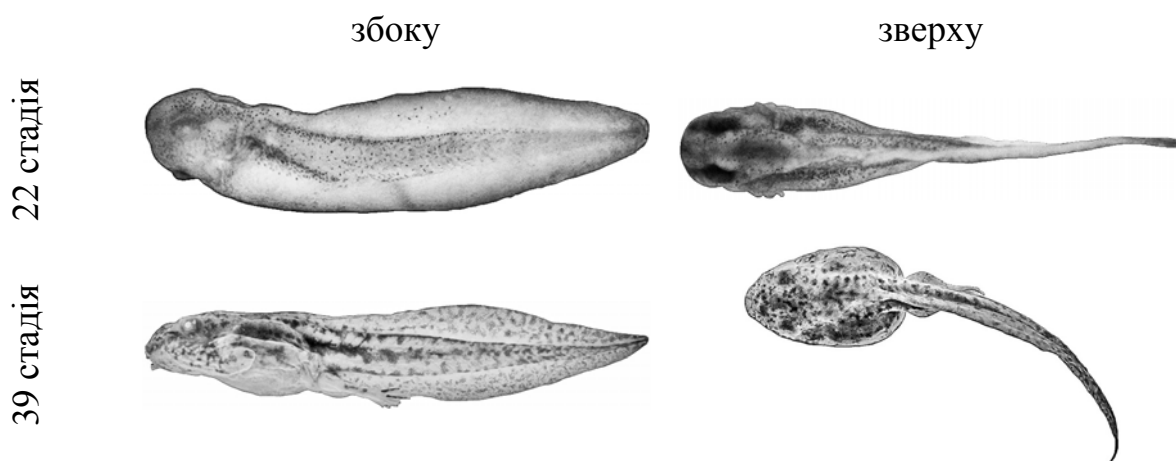


Рис. 3.129. Форма тулуба та плавця на 22 і 39 стадіях розвитку личинок жаби ставкової

Резорбція плавця в клоакальній частині на 40 стадії у личинок *P. lessonae* проявляється в зменшенні його висоти як з черевної, так і з спинної сторін. Клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, а залишки плавця між основами стегон більші, ніж у личинок бурих жаб. (рис. 3.130).



Рис. 3.130. Резорбція клоакальної частини плавця личинки ставкової жаби на 40 стадії

Особливістю 41 стадії розвитку (видимість передніх кінцівок під шкірою) личинок ставкової жаби є те, що у частини личинок права передня кінцівка

виходить назовні – ознака, характерна для 42 стадії личинок інших видів безхвостих земноводних.

Морфометрія. Довжина тулуба личинок *P. lessonae* з моменту виходу з оболонок по 25 стадію змінюється незначно. Інтенсивне збільшення довжини тулуба відбувається з 24 стадії при переході до стану вільно плаваючої личинки (рис. 3.131). Найбільших значень довжина тулуба досягає на 41-46 стадіях. Інтенсивне збільшення довжини хвоста починається з 23стадії і досягає найбільших значень на 41-42 стадіях, при проходженні метаморфозу на 43-45 стадіях відбувається значна резорбція хвоста. Тварини виходять на сушу на 44 стадії при довжині тулуба від 15,93-16,28 мм (min-max).

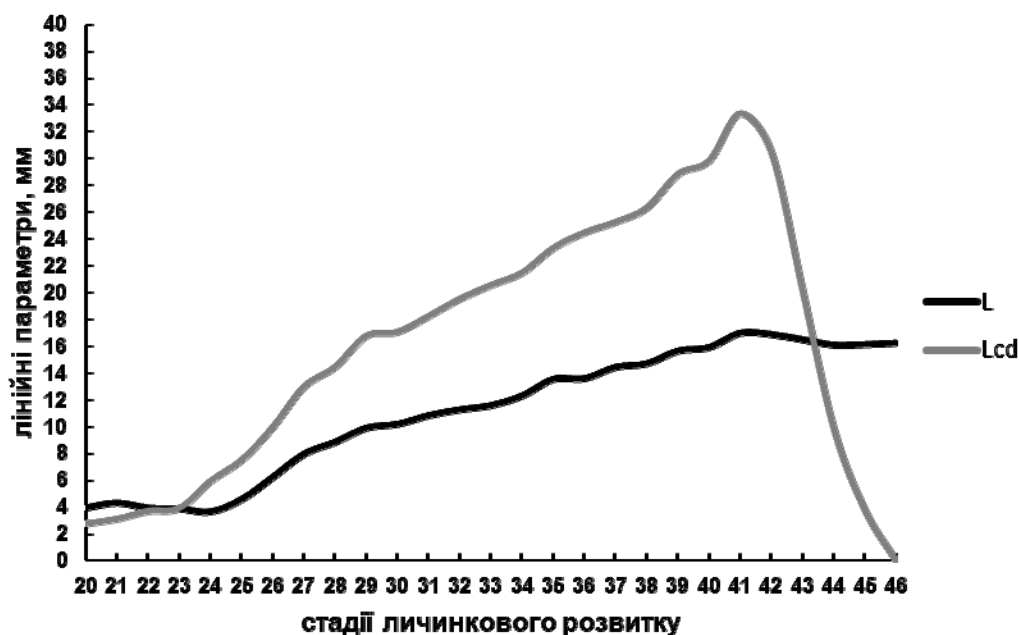


Рис. 3.131. Зміна довжини тулуба і хвоста у личинок жаби ставкової

На 20 стадії довжина хвостового відділу у 0,7 рази менша порівняно з довжиною тулуба ($Lcd/L = 0,7$). На 23 стадії ці показники стають майже однаковими ($Lcd/L = 1,01$). Упродовж 24-41 стадій середнє значення Lcd/L коливається в межах 1,62-1,96. Різке зменшення співвідношення на 43-45 стадіях викликано резорбцією хвоста під час метаморфозу (рис. 3.132).

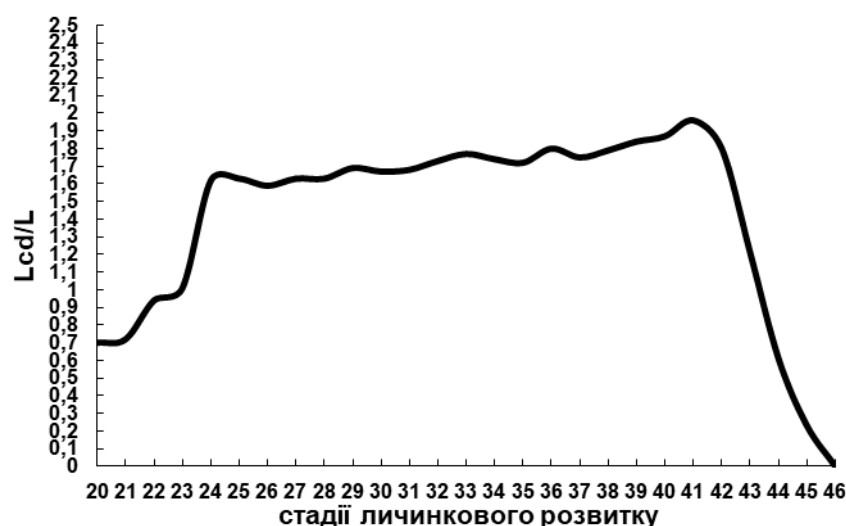


Рис. 3.132. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тулуба у личинок *P. lessonae*

Тривалість личинкових стадій у жаби ставкової неоднакова. Найбільш тривалою є 26 стадія (початок утворення бруньки задньої кінцівки). Спостерігається тенденція до поступового зменшення тривалості стадій з 26 по 46 стадії. Найменш тривалими є стадії розвитку зовнішніх зябер, хвостового плавця, оперкулярної складки (21-24) та стадії формування дефінітивної будови рота (42-44) (рис. 3.133, табл. А.12).

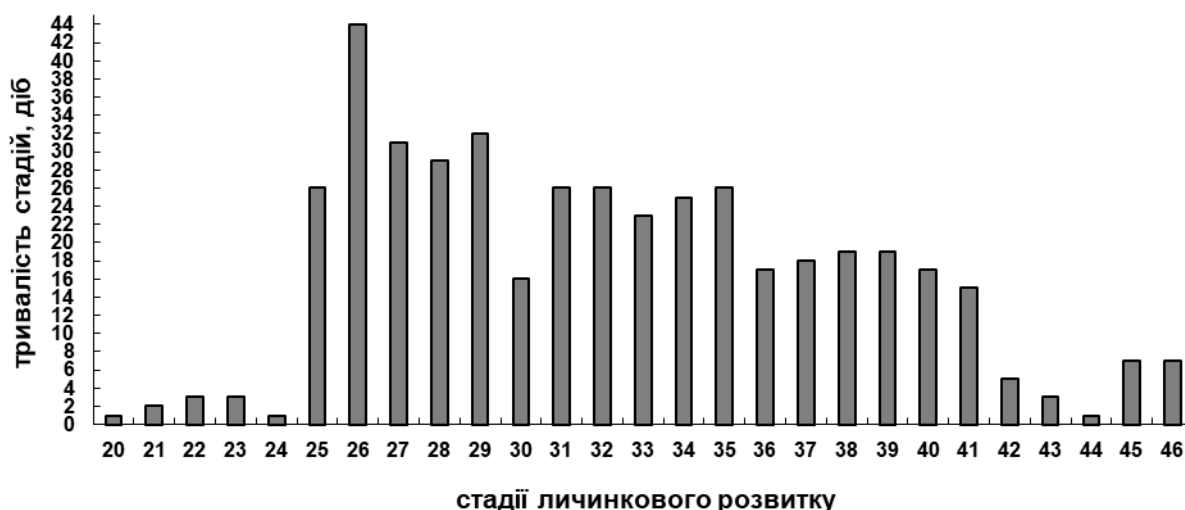


Рис. 3.133. Тривалість стадій личинкового розвитку у *P. lessonae*

Отже, у личинок всіх досліджених видів відбувається послідовна зміна морфологічних ознак: розвиток зовнішніх зябер, формування хвостового плавця, розвиток оперкулярної складки та формування оперкулярного отвору,

розвиток/редукція присоска, розвиток/редукція личинкового ротового апарату та формування адультусного типу рота, розвиток задніх кінцівок, резорбція клоакальної частини плавця на початку метаморфозу. Відмінності між видами на різних стадіях личинкового розвитку полягають в будові та розмірах зовнішніх зябер, будові присоска, розташуванні оперкулярного отвору, будові личинкового ротового апарату, формі та висоті хвостового плавця, особливостях пігментації.

РОЗДІЛ 4

ВИЗНАЧЕННЯ СТАДІЙ РОЗВИТКУ

ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ ФАУНИ УКРАЇНИ

4.1. Критерії поділу на стадії розвитку личинок безхвостих амфібій

Для дослідження розвитку личинок безхвостих земноводних фауни України була використана таблиця К.Л. Госнера [26], розроблена для визначення стадій ембріонів і личинок американських безхвостих амфібій. Весь розвиток від моменту запліднення до завершення метаморфоза був розділений ним на 46 стадій. Вихід з ікр'яних оболонок у більшості видів відбувається між 17 і 20 стадіями, які характеризуються поступовим прогресивним розвитком зовнішніх зябер і розвитком присоска (апарата прилипання). Відмінними ознаками для цих стадій за К.Л. Госнером є розвиток хвоста зародка, м'язові реакції, скорочення серця, кровообіг у зябрових нитках. Основним критерієм для виділення К.Л. Госнером наступних двох стадій слугував ступінь розвитку хвостового плавця: на 21 стадії плавець ще не прозорий (при цьому рогівка прозора й очі ясно виражені), на 22 стадії плавець прозорий і в ньому починається кровообіг. Стадії з 23 по 25 відрізняються, в основному, розвитком оперкулярної складки. Наступні стадії (26-39) характеризуються поступовим розвитком задніх кінцівок: 26-30 стадії визначаються співвідношенням довжини й діаметра бруньки задніх кінцівок, а 31-39 стадії - утворенням і розвитком пальців і суглобів. Стадії, пов'язані з метаморфозом тварини, спочатку проявляються в резорбції хвоста й початком редукції личинкових елементів рота (40 стадія), прозорістю шкіри поверх передніх кінцівок і редукцією клоакальної частини хвоста (41 стадія). Потім з'являються передні кінцівки, і відбувається формування рота дорослої тварини (42-45 стадії). На 46 стадії відбувається завершення метаморфоза.

Таблиця зручна тим, що її можна застосовувати для визначення стадій розвитку різних видів. Однак деякі личинкові стадії в ній не мають чітко виражених критеріїв для визначення, або містять такі характеристики як м'язові

скорочення, скорочення серця, кровообіг у зябрах і плавці. Тому, визначаючи деякі стадії, ми адаптували їх до фіксованого матеріалу, використовуючи тільки зовнішньо-морфологічні ознаки.

При аналізі існуючих таблиць стадій розвитку личинок [30, 104, 105, 135, 154], включаючи і таблицю К.Л. Госнера, стає очевидно, що в більшості з них для визначення стадій використовуються такі ознаки як будова зовнішніх зябер, присоска, ступінь розвитку оперкулярної складки та задніх кінцівок, а також морфологічні зміни, пов'язані з метаморфозом. Деякі автори використовують як визначальні ознаки лінійні параметри та будову личинкового ротового апарату.

На підставі вивчення личинкового розвитку видів, що належать до різних родин, ми виділили основні групи зовнішньо-морфологічних ознак, що визначають поділ на стадії: ступінь розвитку зовнішніх зябер, ступінь розвитку плавця, розвиток оперкулярної складки, розвиток задньої кінцівки, морфологічні зміни на початку метаморфозу - редукція клоакальної частини хвоста й видимість передніх кінцівок під шкірою, формування рота молодшої тварини.

Супутніми ознаками для них є: будова та ступінь розвитку/редукції присоска, будова та ступінь розвитку/редукції личинкового ротового апарата, вихід назовні передніх кінцівок, ступінь резорбції хвоста, лінійні параметри. Оскільки ці ознаки специфічні для кожного виду, то їх недоцільно використовувати як критерії для визначення стадій розвитку.

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

Ґрунтуючись на таблиці нормального розвитку К.Л. Госнера, і зважаючи на те, що багато морфологічних, анатомічних, фізіологічних досліджень проводяться на личинках після їхнього виходу з ікр'яних оболонок, нами запропоновані 29 стадій, що враховують загальні для всіх видів безхвостих амфібій особливості морфологічної будови. Перші три стадії характеризуються розвитком зовнішніх зябер; у більшості видів на цих стадіях відбувається вихід з ікр'яних оболонок, присосок (апарат прилипання) добре розвинений (рис. 4.1).

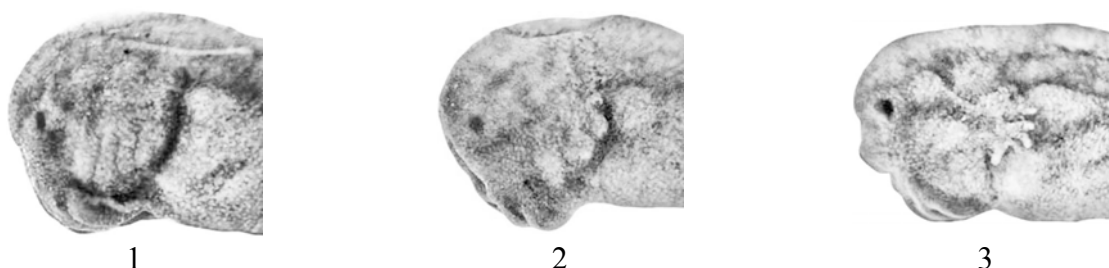


Рис. 4.1. Стадії розвитку зовнішніх зябер: 1 - відділяються гребені зовнішніх зябер; 2 - зачатки зябрових гілок; 3 - поява на зябрових гілках зябрових ниток (вони можуть бути розвинені різною мірою, оперкулярна складка ще не розвивається)

Наступні дві стадії (4 і 5) відображають розвиток плавця (рис. 4.2), а стадії 6-8 - розвиток оперкулярної складки; на цих стадіях починається формування личинкового ротового апарата (рис. 4.3).

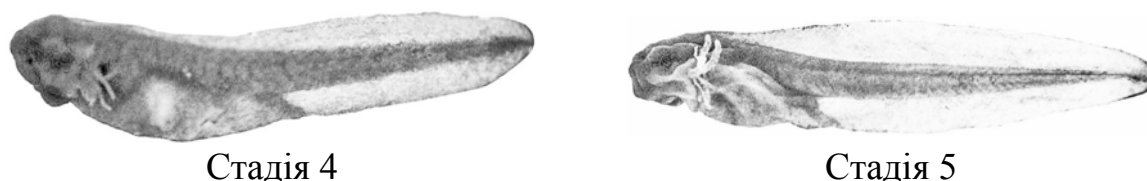


Рис. 4.2. Стадії розвитку плавця: 4 - хвостовий плавець розвинений, але ще не прозорий; 5 - товща хвостового плавця прозора (оперкулярна складка може прикривати основи зябрових гілок)

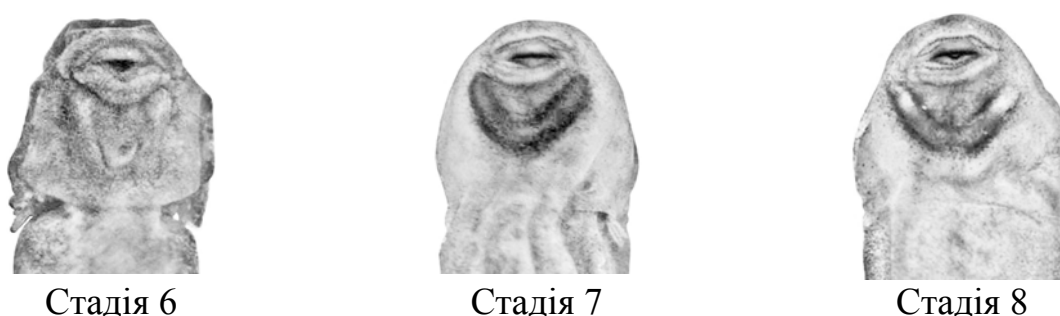


Рис. 4.3. Стадії розвитку оперкулярної складки: 6 - оперкулярна складка досягає до шкіри черевця або зростається з ним, зябра видно з двох сторін; 7 - оперкулярна складка повністю сховала зябра з однієї сторони (праворуч); 8 - зовнішні зябра повністю сховані під оперкулярною складкою

Наступними є стадії розвитку бруньки задньої кінцівки (9-13), що визначаються співвідношенням її довжини та діаметра (рис. 4.4), і стадії розвитку пальців і суглобів задньої кінцівки (14-22) (рис. 4.5).

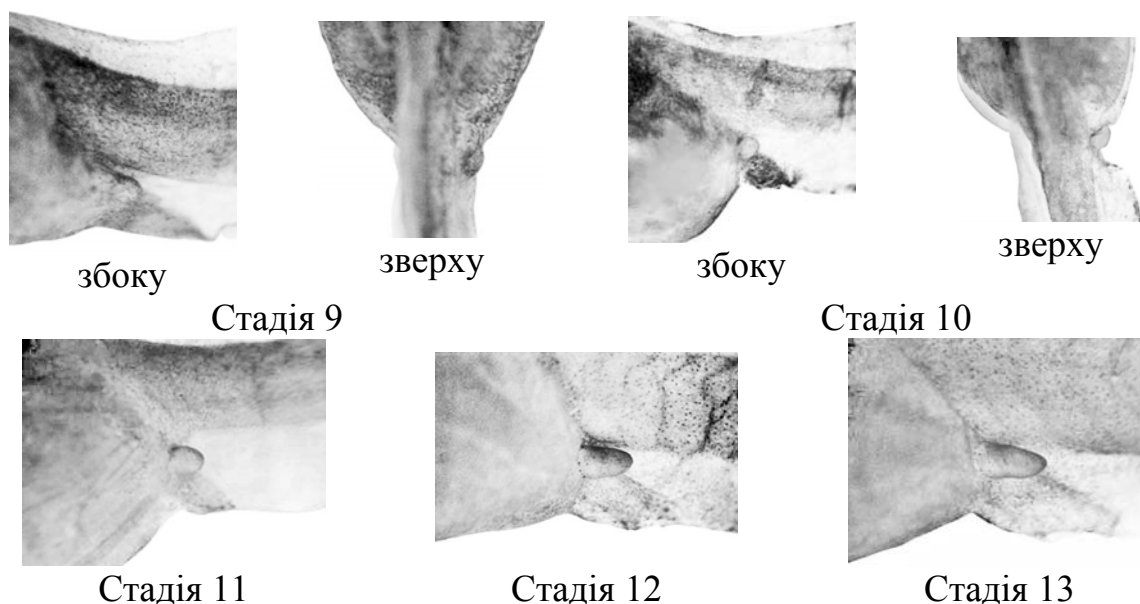


Рис. 4.4. Стадії, що характеризуються співвідношенням довжини і діаметра бруньки задньої кінцівки: 9 - $l < \frac{1}{2}d$; 10 - $l \geq \frac{1}{2}d$; 11 - $l \geq d$; 12 - $l \geq 1\frac{1}{2}d$; 13 - $l = 2d$

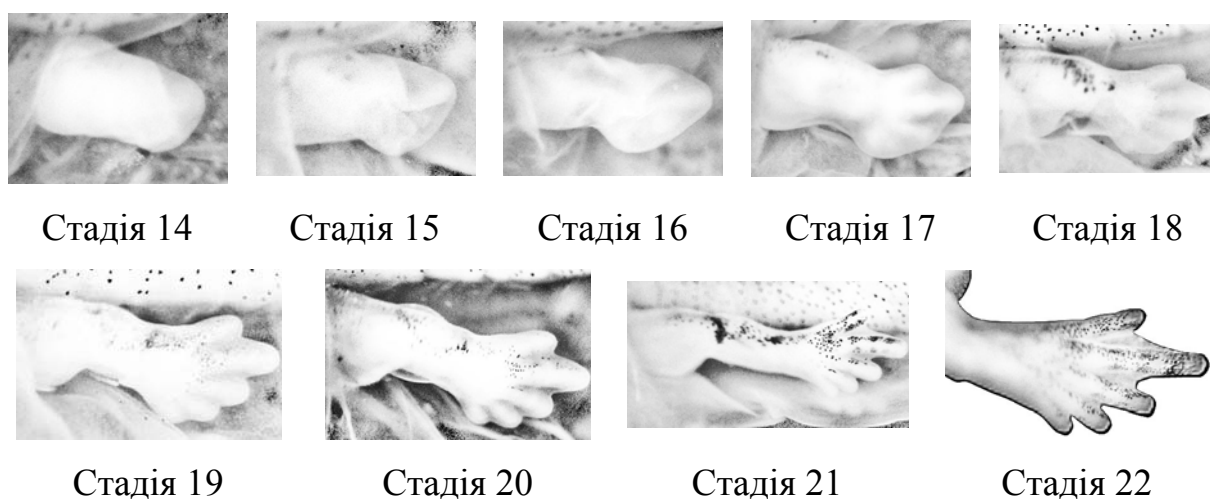


Рис. 4.5. Стадії розвитку пальців і суглобів задньої кінцівки: 14 - нога має форму лопатки; 15 - зачатки двох пальців; 16 - зачатки трьох пальців; 17 - зачатки чотирьох пальців; 18 - зачатки п'яти пальців; 19 - відособлені зачатки трьох пальців; 20 - відособлені зачатки п'яти пальців; 21 - утворення додаткової гомілки; 22 - утворення міжфалангових суглобів

Процеси, пов'язані з початком метаморфозу, добре помітні на стадіях 23 (початок редукції хвоста в клоакальній частині) і 24 (передні кінцівки видимі крізь шкіру) (рис. 4.6).

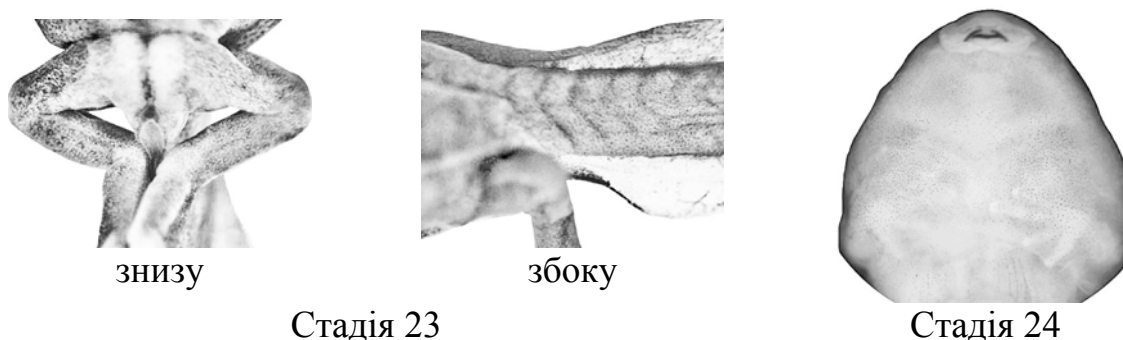


Рис. 4.6. Стадії, пов'язані з початком метаморфоза: 23 - резорбція хвоста в клоакальній частині; 24 - передні кінцівки видимі через шкіру

Завершують личинковий розвиток 25-28 стадії, пов'язані з редукцією личинкового ротового апарата та формуванням рота, характерним для дорослої тварини. У більшості видів на 25 стадії вивільняються передні кінцівки, також упродовж цих стадій відбувається швидка резорбція хвоста. Завершується метаморфоз на 29 стадії повною або майже повною резорбцією хвоста (рис. 4.7).

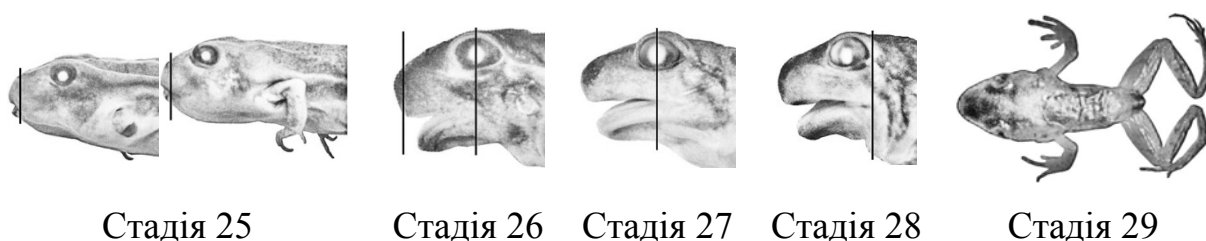


Рис. 4.7. Стадії, пов'язані з формуванням рота дорослої тварини й завершенням метаморфоза: 25 - кут рота співпадає з вертикаллю ніздрі (на цій стадії з'являються передні кінцівки); 26 - кут рота знаходиться між вертикалями ніздрі й середини ока; 27 - кут рота співпадає з вертикаллю середини ока; 28 - кут рота співпадає з вертикаллю заднього кута ока; 29 - метаморфоз завершений

Цю схему можна викласти також у вигляді таблиці (табл. 4.2.1).

Таблиця 4.2.1

**Таблиця визначення стадій личинкового розвитку
безхвостих амфібій фауни України**

Номер 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: $l \geq 1\frac{1}{2}d$
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
19	відособлені зачатки трьох пальців
20	відособлені зачатки п'яти пальців
21	утворення додаткової гомілки
22	утворення міжфалангових суглобів
<i>Початок метаморфоза</i>	
23	резорбція хвоста в клоакальній частині
24	передні кінцівки видимі через шкіру
<i>Формування дефінітивної будови рота</i>	
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

Продовження таблиці 4.2.1	
28	кут рота співпадає з вертикаллю заднього кута ока
29	метаморфоз завершений

Ефективність такого поділу на стадії можна продемонструвати на прикладі змін лінійних параметрів чотирьох видів з різних родин - землянки звичайної, землянки Палласа, сірої та зеленої ропух [157, 161] (рис. 4.8).

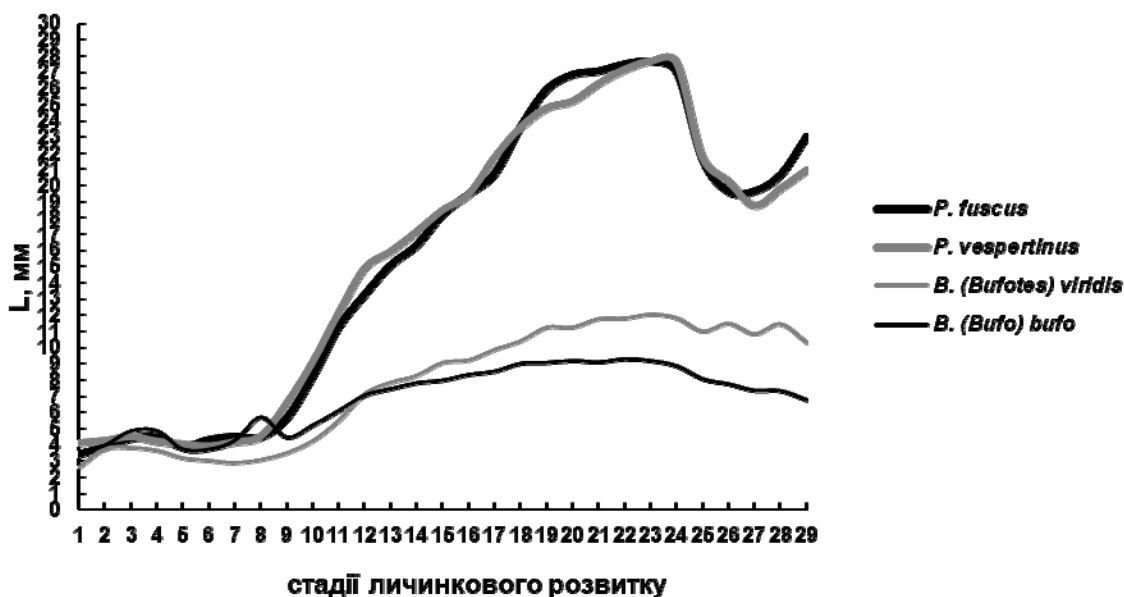


Рис. 4.8. Зміна лінійних параметрів тіла чотирьох видів безхвостих амфібій упродовж личинкового розвитку

Середня довжина тулуба на перших вісьмох стадіях у цих видів майже не відрізняється, але найменші показники по цьому параметру мають личинки зеленої ропухи. Починаючи з 9 стадії відбувається різке розходження - личинки землянок швидко ростуть і досягають максимальних розмірів на 19-25 стадіях, перевищуючи понад 3 рази довжину тулуба личинок ропух. Починаючи з 24 стадії тулуб землянок стає компактним зменшується в розмірах. На 27 стадії він знову збільшується при переході до сухопутного способу життя. Зміни лінійних параметрів тулуба ропух не мають різких перепадів, але при цьому спостерігається різниця між двома видами: з 1 по 12 стадії розміри тулуба личинок ропухи сірої перевищують розміри личинок ропухи зеленої, з 12 по 29 стадії - навпаки.

При збігу лінійних параметрів на початкових стадіях розвитку можна визначити видову приналежність личинок, зважаючи на особливості будови характерних для них морфологічних структур. На перших трьох стадіях розвитку, коли особини харчуються за рахунок жовткового міхура, вони ведуть прикріплений спосіб життя, у зв'язку з чим у них добре розвинений присосок. Для кожного виду будова присоска (апарата прилипання) специфічна, що видно на прикладі розглянутих видів (рис. 4.9).

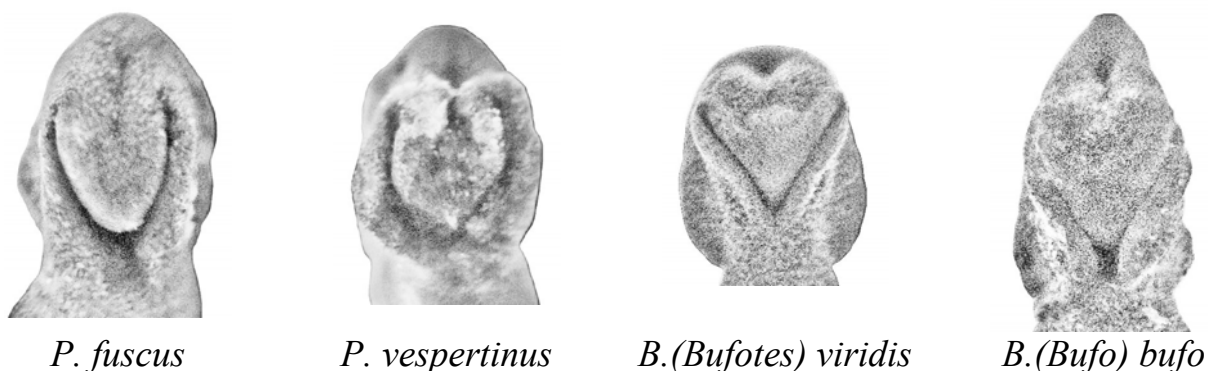


Рис. 4.9. Будова присоска чотирьох видів безхвостих амфібій на 1 стадії розвитку (вигляд знизу)

Таким чином, на основі змін морфологічних структур личинок досліджених видів весь водний етап онтогенезу, починаючи з виходу з ікриних оболонок і до завершення метаморфоза, можна розділити на 29 стадій, які згруповані за принципом основних морфологічних змін. Діагностично вагомими морфологічними критеріями для такого поділу 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.

РОЗДІЛ 5

ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ЛИЧИНОК БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ ФАУНИ УКРАЇНИ. ВИЗНАЧЕННЯ РОДИН, РОДІВ, ВИДІВ

5.1. Родина Джерелянки – *Vombinatoridae* Gray, 1825

Личинки червоночервої джерелянки виходять з ікр'яних оболонок на 1 стадії розвитку. Вони мають низькі зяброві бугори та інтенсивно пігментований присосок у формі двох зближених півкуль. На відміну від червоночервої джерелянки личинки жовточервої джерелянки виходять з оболонок на 3 стадії розвитку з розвиненими зовнішніми зябрами.

На 2 стадії у личинок червоночервої джерелянки з'являються дуже короткі зачатки зябрових гілок. Присосок збільшується у розмірах, пігментація наявна тільки у його задній половині.

На 3 стадії представники родини мають на зябрових гілках по 3-4 короткі зяброві нитки, кінці яких доходять лише до переднього краю пронефросу. Частини присоска відокремлюються одна від одної, у червоночервої джерелянки вони приймають овальну форму з переважанням поперечної довжини. У жовточервої джерелянки присосок округлий, має рівномірну пігментацію і різко окреслені краї.

На 4-5 стадіях відбувається часткова редукція присоска та подальший розвиток зовнішніх зябер. Присосок, залишаючись пігментованим, зменшує висоту і різко відокремлюється від черева. Кількість зябрових ниток не збільшується, але вони видовжуються, їх кінці доходять до заднього краю пронефросу, досягаючи максимальної довжини. На цих же стадіях з'являються зачатки губ і рогових щелеп, але ротовий диск ще не прийняв характерної для джерелянок трикутної форми, залишаючись овальним.

На 6-8 стадіях оперкулярна складка поступово наростає на зовнішні зябра і формує на черевному боці оперкулярний отвір. На 8 стадії відбувається подальша редукція присоска - він має вигляд двох вузьких пігментованих смужок з гострими внутрішніми кінцями, розташованих під тупим кутом одна

до одної. Ротовий диск на 6 стадії набуває характерної для джерелянок трикутної форми; з'являються зачатки рогових зубів – 1 ряд на верхній губі і 2 ряди на нижній. Зубна формула на цій стадії у личинок *B. bombina* 1/2, у личинок *B. variegata* 1/1+1:1. На 7 стадії у личинок *B. variegata*, а на 8 стадії у личинок *B. bombina* додається по одному зубному ряду на кожній губі і будова ротового диску приймає формулу 1:1+1/3 у *B. bombinata* 2/3 у *B. variegata*. Після 8 стадії у джерелянок починається інтенсивний ріст і збільшення довжини тіла.

На 9 стадії тулуб і плавець набувають характерних для личинок джерелянок форм: довжина тулуба переважає його висоту у 1,5 рази, а високий хвостовий плавець починається за головним відділом на спинній стороні. Клоакальний отвір відкривається з черевного боку на гребні плавця.

З 9 стадії відбувається збільшення довжини тулуба, яка набуває максимальних значень у личинок обох видів на 22 стадії: $M = 13,49 (\pm 0,66)$ мм (12,45-14,26 мм) у *B. bombina* і $M = 12,17 (\pm 0,92)$ мм (10,16-13,18 мм) у *B. variegata*.

У личинок червоночеревої джерелянки початок подвоєння зубних рядів в центральній їх частині починається на 10 стадії.

Подвоєння зубних рядів по всій довжині відбувається у личинок *B. bombina* на 11, а у личинок *B. variegata* на 12 стадіях. З 11 стадії залишки присоска набувають вигляду розсіяного скупчення пігментних клітин.

На 17-18 стадіях залишки присоска остаточно зникають.

У личинок джерелянок на 23 передметаморфній стадії клоакальний отвір залишається в товщі плавця і знаходиться на рівні основ кінцівок; висота плавця на цьому рівні зменшується з черевної і спинної сторони. Спинна сторона тіла на цій стадії може мати адультусне забарвлення, характерне для джерелянок.

Довжина хвоста досягає максимальних значень на 25 стадії у личинок *B. bombina* ($M = 22,76 (\pm 1,43)$ мм (20,64-24,50 мм)) і на 24 стадії у личинок *B. variegata* ($M = 20,86 (\pm 2,08)$ мм (17,62-25,04 мм)).

В період з 9 по 24 стадії може відбуватися часткова редукція рогових елементів ротового диску і зубні формули можуть мати вигляд: $2/2+2:1$, $2/1+1:2$ (*B. bombina*), $2/1+1:2$, $2/2+2:1$ (*B. variegata*).

З 25 по 28 метаморфні стадії відбувається зменшення не тільки довжини хвоста, а і довжини тулуба.

На 29 заключній стадії та початку адультусного способу життя довжина тулуба знову збільшується, залишки хвоста можуть бути наявні у вигляді маленької культи над клоакальним отвором.

5.2. Родина Жаби-землянки – Pelobatidae Bonaparte, 1850

Личинки землянок виходять з оболонок на 1 стадії личинкового розвитку з опуклими зябровими бугорами, що складаються з трьох гребнів зябрових дуг кожний. Присосок складається із зовнішніх гребнів і внутрішньої серцеподібної частини, які розділені глибокою щілиною. У личинок *P. fuscus* ширина присоска укладається в ширині голови. На відміну від них, у *P. vespertinus* ширина присоска значно більше ширини голови.

На 2 стадії помітні зачатки двох зябрових гілок. У *P. fuscus* розмір внутрішньої частини присоска зменшується, довжина зовнішніх гребнів майже у 2 рази перевищує довжину внутрішньої частини. У *P. vespertinus* ширина присоска ще перевищує ширину голови, довжина зовнішніх гребнів дещо перевищує довжину внутрішньої частини.

На 3 стадії у представників родини видовжені добре розвинені зяброві нитки мають булавоподібну форму. І пара зябрових гілок несе по 4-6 зябрових ниток у личинок обох видів; II пара несе по 2-3 зяброві нитки у *P. fuscus*, 4-6 у *P. vespertinus*. Присосок у *P. fuscus* укладається в ширині голови, а у личинок *P. vespertinus* зовнішні гребні присоска стають вузькими та не виходять поза межі ширини голови. У обох видів на цій стадії нижні кінці зовнішніх гребнів присоска роз'єднані.

На 4 стадії присосок личинок землянок значно зменшується, хоча вони ще можуть прикріплюватися до субстрату або до поверхневої плівки води. Зовнішні зябра досягають максимального розвитку, на зябрових гілках

збільшується кількість зябрових ниток: I пара несе у *P. fuscus* по 6-7 ниток, у *P. vespertinus* по 7-9 ниток, II пара – по 3-5 зяброві нитки у *P. fuscus*, по 5-6 у *P. vespertinus*. III маленька пара розташована під двома першими. Кінці зябрових ниток досягають заднього кінця пронефросу. На цій стадії у личинок *P. vespertinus* з'являються зачатки губ і рогових щелеп.

На 5 стадії зачатки губ і рогових щелеп з'являються у личинок *P. fuscus*. Частково редукований присосок у обох видів має підковоподібну форму, його верхні кінці охоплюють кути ротового диска і нижню частину верхньої губи. Зовнішні зябра досягають максимальної довжини.

На 6-8 стадіях оперкулярна складка поступово наростає на зовнішні зябра і формує на лівому боці оперкулум з широким отвором, направленим назад і догори. На цих стадіях відбувається подальша редукція присоска. На 7 стадії у личинок *P. fuscus*, а на 8 - у *P. vespertinus* з'являються зачатки рогових зубів і ротовий диск має зубну формулу $1/1+1:1$. Ротовий диск личинок землянок по всьому периметру облямований сосочками.

Кількість зубних рядів збільшується по 22 стадію включно і у обох видів наявні зубні формули $1/1+1:1$, $1/2+2:1$, $1:1+1/1+1:1$, $1:1+1/2+2:1$, $1:2+2/2+2:1$, $1:2+2/3+3:1$, $1:2+2/4+4:1$, $1:3+3/4+4:1$.

На 9 стадії тулуб і плавець набувають характерних для личинок землянок форм: довжина тулуба переважає його висоту у 1,9 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,1 рази. Високий хвостовий плавець охоплює хвостове стебло. Очі розташовані дорсолатерально. Залишки присоска у вигляді довгастих скупчень пігментних клітин розташовані в кутах рота. Клоакальний отвір відкривається з черевного боку гребня плавця на межі з черевом.

З 9 стадії відбувається збільшення довжин тулуба і хвоста.

Довжина тулуба у личинок землянок досягає максимального значення на 23 передметаморфній стадії розвитку при резорбції плавця в клоакальній частині: $M = 27,61 (\pm 2,22)$ мм (23,77-30,20 мм) у *P. fuscus* і $M = 27,59 (\pm 1,64)$ мм (24,20-30,83 мм) у *P. vespertinus*.

Довжина хвоста досягає максимальних значень на 24 передметаморфній стадії: $M = 45,35 (\pm 3,65)$ мм (37,55-54,70 мм) у *P. fuscus* і $M = 44,43 (\pm 4,53)$ мм (33,29-52,02 мм) у *P. vespertinus*.

На 23 стадії у землянок клоакальний отвір знаходиться на рівні основ кінцівок і відокремлюється від черевної частини плавця.

З початком метаморфозу (24 стадія) тулуб землянок стає більш компактным і різко зменшується в розмірах. Ріст поновлюється з 27-ї стадії при переході до сухопутного способу життя.

На заключній 29 стадії і початку адультиного способу життя у землянок можуть бути наявні залишки хвоста у вигляді маленької культі над клоакальним отвором.

5.3. Родина Райки – Nylidae Rafinesque, 1815

Личинки райки східної виходять з ікриних оболонок на 2 стадії личинкового розвитку з досить розвиненим хвостовим відділом і короткими зачатками двох зябрових гілок. Вони рухливі, можуть швидко перепливати з місця на місце. На 2 стадії присосок низький, має форму двох пігментованих конусів з поглибленнями на вершинах, розташованих під кутами ротового отвору.

На 3 стадії личинки райки мають на зябрових гілках по 2-3 короткі зяброві нитки, кінці яких не доходять до заднього краю пронефросу. Частини присоска приймають округлу форму, вони розділені широким проміжком, стають більш опуклими, розташовані безпосередньо під кутами ротового отвору.

На 4-5 стадіях відбувається подальший розвиток зовнішніх зябер. Кількість зябрових ниток не збільшується, але вони видовжуються, їх кінці доходять до заднього краю пронефросу, досягаючи максимальної довжини на 5 стадії. На цих же стадіях з'являються зачатки губ і рогових щелеп. На 5 стадії починається незначна редукція присоска, що виражається в зменшенні висоти його конусоподібних частин.

На 6-8 стадіях оперкулярна складка поступово наростає на зовнішні зябра і формує на лівому боці оперкулярний отвір. Редукція присоска продовжується – на 8 стадії він має вигляд двох низьких пігментованих горбків, розташованих безпосередньо під кутами ротового диску. На 7 стадії з'являються зачатки рогових зубів – по 2 ряди на верхній і нижній губі. Зубна формула на цій стадії у личинок *H. orientalis* $1:1+1/2$.

На 9 стадії тулуб і плавець набувають характерних для личинок райки форм: довжина тулуба переважає його висоту у 1,7 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,4 рази. Хвостовий плавець починається з середини спинного відділу. Очі розташовані латерально. Залишки присоска у вигляді скупчення пігментних клітин розташовані в кутах ротового диска. Відбувається остаточне формування личинкового ротового апарату, його будова описується зубною формулою $1:1+1/3$. Клоакальний отвір у вигляді щілини відкривається направо від гребеня плавця з черевного боку.

З 9 стадії відбувається збільшення довжин тулуба і хвоста.

На 10-11 стадіях можуть зустрічатися личинки із залишками присоска у вигляді незначного скупчення пігментних клітин. На 12 стадії залишки присоска повністю зникають.

У личинок райки на 23 передметаморфній стадії клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, висота плавця на цьому рівні зменшується з черевної і спинної сторони, але залишки плавця між основами стегон досить значні.

Довжина тулуба у личинок райки східної досягає максимальних значень на 23 передметаморфній стадії ($M = 12,80 (\pm 0,81)$ мм (11,64-14,33 мм)), а хвоста – на 24 передметаморфній стадії ($M = 26,67 (\pm 1,55)$ мм (22,58-29,29 мм)).

В період з 9 по 24 стадії може відбуватися часткова редукція рогових елементів ротового диску і зубні формули можуть мати вигляд $1:1+1/1+1:2$ або $2+2/1+1:2$.

З 25 по 28 метаморфні стадії відбувається зменшення довжини тулуба і різке зменшення довжини хвоста за рахунок його резорбції.

На заключній 29 стадії і початку адультиного способу життя довжина тулуба збільшується, залишки хвоста зникають повністю.

5.4. Родина Ропухи – Bufonidae Gray, 1825

Личинки ропух виходять з оболонок на 1 стадії личинкового розвитку з опуклими зябровими бугорами, що складаються з трьох гребнів зябрових дуг кожний. Присосок високий, складається із зовнішніх гребнів і внутрішньої серцеподібної частини, які розділені глибокою щілиною. У личинок *B. (Bufo) bufo* зовнішні гребні більш широкі та не змикаються знизу, внутрішня частина опукла. На відміну від них, у *B. (Bufotes) viridis* зовнішні гребні більш вузькі, змикаються знизу, а внутрішня частина присоска не така опукла й утворює внутрішні гребні.

На 2 стадії при появі трьох зачатків зябрових гілок присосок залишається високим, при цьому зменшується кут між ним і черевом і збільшується ширина щілини між зовнішніми гребнями та внутрішньою частиною присоска.

На 3 стадії представники родини мають на зябрових гілках по 4-5 короткі зяброві нитки, кінці яких доходять до заднього краю пронефросу. Присосок залишається опуклим, щілина між зовнішніми гребнями та внутрішньою частиною збільшується, також у личинок *B. (Bufo) bufo* збільшується, а у личинок *B. (Bufotes) viridis* з'являється проміжок між нижніми кінцями зовнішніх гребнів. Верхні кути присоска знаходяться під кутами ротового отвору.

На 4-5 стадіях відбувається значне зменшення розмірів присоска, але його форма ще зберігається. Зовнішні зябра зазнають подальшого розвитку, кількість зябрових ниток не збільшується, але вони видовжуються, їх кінці прикривають пронефрос, досягаючи максимальної довжини. На цих же стадіях з'являються зачатки губ і рогових щелеп. У личинок звичайної ропухи вже на 5 стадії з'являються зачатки рогових зубів і будова ротового диску описується формулою 1:1+1/1+1:2.

На 6-8 стадіях оперкулярна складка поступово наростає на зовнішні зябра і формує на лівому боці широкий оперкулярний отвір, направлений назад і догори. На цих стадіях відбувається подальша редукція присоска - він має вигляд двох видовжених пігментованих валиків, розташованих під кутом один до одного у вигляді літери V, кожний з поздовжнім жолобком. На 7 стадії у личинок *B. (Bufotes) viridis* з'являються зачатки рогових зубів і ротовий диск має зубну формулу $1:1+1/2$. На 8 стадії у личинок ропух відбувається остаточне формування личинкового роту і його будова виражається формулою $1:1+1/3$, яка зберігається по 24 стадію включно. З 5 по 11 стадії у личинок звичайної ропухи нижня губа по зовнішньому краю облямована сосочками.

На 9 стадії тулуб і плавець набувають характерних для личинок ропух форм: довжина тулуба переважає його висоту у 2,25 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,4 рази. Низький хвостовий плавець охоплює лише хвостове стебло. Очі видно зі спинного боку. Залишки присоска у вигляді скупчення пігментних клітин мають V-подібну форму. Клоакальний отвір відкривається на гребні плавця з черевного боку.

З 9 стадії відбувається збільшення довжин тулуба і хвоста.

Довжина тулуба у личинок *B. (Bufo) bufo* досягає максимального значення на 22 стадії розвитку ($M = 9,29 (\pm 0,41)$ мм (8,36-9,93 мм)), а у личинок *B. (Bufotes) viridis* - на 23 передметаморфній стадії ($M = 11,86 (\pm 0,52)$ мм (11,31-13,10 мм)).

Довжина хвоста у личинок *B. (Bufo) bufo* досягає максимального значення на 24 стадії $M = 13,28 (\pm 1,17)$ мм (8,60-15,94 мм), а у личинок *B. (Bufotes) viridis* – на 23 стадії ($M = 19,47 (\pm 0,94)$ мм (18,18-20,94 мм)).

На 23 стадії у ропухи сірої клоакальний отвір примикає до основи задніх кінцівок, а клоакальна частина плавця різко відрізняється за висотою від його іншої частини; у ропухи зеленої клоакальний отвір різко відокремлюється від основи кінцівок, знаходячись в товщі плавця, а по його краю утворюється кільцеве потовщення.

В період з 9 по 24 стадії може відбуватися редукція рогових елементів рота і зубні формули можуть мати вигляд 1:1+1/1+1:2, 1:1+1/2+2:1, 1:1+1/1:2+2, 1:1+1/3+3, 2+2/3 та інші.

З 23 по 27 стадії у ропухи сірої і з 23 по 29 стадії у ропухи зеленої відбувається зменшення довжини тулуба; під час проходження 28-29 стадій цей показник у ропухи сірої знову збільшується.

У личинок ропухи сірої до 26 стадії, а у личинок ропухи зеленої до 23 стадії можуть бути наявні залишки присоска у вигляді скупчення пігментних клітин.

На 26 стадії у *B. (Bufo) bufo* на черевці утворюється «шов», біля якого зосереджені пігментні клітини. Він залишається помітним до завершення метаморфозу. У *B. (Bufotes) viridis* такий «шов», на відміну від личинок сірої ропухи, світлий і не облямований пігментними клітинами.

Особливості 28 стадії у ропах полягають в тому, що у звичайної ропухи темно-буре забарвлення тулуба різко контрастує з менш пігментованими кінцівками. Метаморфи зеленої ропухи, на відміну від метаморфів звичайної ропухи, не мають контрастного розподілу пігменту між тулубом і кінцівками.

На заключній 29 стадії і початку адультиного способу життя у ропах можуть бути наявні залишки хвоста у вигляді маленької культі над клоакальним отвором.

5.5. Родина Жаби – Ranidae Rafinesque, 1814

5.5.1. Рід Бура (Трав'яна) жаба - *Rana* Linnaeus, 1758

Личинки трав'яної жаби виходять з оболонок на 1-2 стадіях, личинки гостромордої жаби – на 1-3, а личинки прудкої жаби – на 3-4 стадіях личинкового розвитку.

У личинок *R. temporaria* на 1 стадії присосок складається із двох видовжених частин, що прилягають одна до одної, кожна частина має поздовжню щілину, яка розділяє внутрішній та зовнішній гребні; зовнішні гребні змикаються задніми кінцями. У *R. arvalis* присосок коротший, ніж у личинок трав'яної жаби, його ліва та права частини розділені широкою

щілиною, передні кінці присоска між зовнішніми та внутрішніми гребнями мають округлі заглибини, зовнішні гребні не змикаються задніми кінцями.

На 2 стадії у личинок трав'яної та гостромордої жаб наявні зачатки двох зябрових гілок із короткими зачатками зябрових ниток. Присосок у *R. temporaria* добре розвинений, зовнішні гребні змикаються задніми кінцями. У *R. arvalis* частини присоска укорочені, кожна з них має поздовжню широку щілину.

На 3 стадії у личинок трав'яної та гостромордої жаб добре розвинені по 3 зяброві гілки. У *R. temporaria* дві передні, найбільш розвинені, несуть по 6-8 зябрових ниток, під ними знаходиться третя гілка, що складається з однієї нитки; довжина зябрових ниток майже вдвічі більша довжини пронефросу. У *R. arvalis* дві передні, найбільш розвинені гілки, несуть по 5 (зрідка – 6) зябрових ниток, під ними знаходиться третя гілка, що складається з однієї нитки; кінці зябрових ниток не доходять до заднього кінця пронефросу. У *R. dalmatina* з кожної сторони головного відділу розвинені по 2 зяброві гілки: передня пара, найбільш розвинена, несе по 4-5 зябрових ниток, задня пара несе по 1-3 нитці; кінці зябрових ниток доходять до середини пронефросу. Частини присоска у *R. temporaria* щільно прилягають одна до одної, а спереду – до нижньої губи; задні кінці зовнішніх гребнів роз'єднані проміжком. У личинок *R. arvalis* овальні частини присоска розділені широким проміжком, кожна з них має поздовжню щілину; передні кінці присоска не доходять до ротового отвору. У *R. dalmatina* присосок відокремлений від ротового отвору проміжком, складається з двох видовжених, звужених на задньому кінці горбків, розділених широким проміжком; кожний горбок присоска має на вершині заглибину; передні кінці присоска знаходяться нижче ротового отвору.

На 4 стадії частини присоска личинок трав'яної жаби розділені проміжком, зяброві нитки на трьох гілках видовжуються. У личинок гостромордої жаби частини присоска розділені широким проміжком і приймають округлу форму; зяброві нитки видовжуються, їх кінці доходять до заднього краю пронефросу. У личинок прудкої жаби присосок залишається

незмінним; зяброві нитки видовжуються, але не досягають заднього кінця пронефросу. На цій же стадії у личинок бурих жаб починається формування личинкового ротового апарату, з'являються зачатки губ і рогових щелеп.

На 5 стадії ротовий отвір у личинок бурих жаб стає широким, частини присоска зменшені і розділені широким проміжком. Зовнішні зябра досягають максимальної довжини: у *R. temporaria* кінці зябрових ниток доходять майже до заднього кінця тулуба; зябра *R. arvalis* займають у довжину приблизно 1/3 довжини тулуба; зябра *R. dalmatina* залишаються короткими. На цій стадії у личинок *R. temporaria* розвиваються ряди губних рогових зубів, які можна описати формулою $1/1+1:2$.

На 6-8 стадіях оперкулярна складка поступово наростає на зовнішні зябра і формує на лівому боці оперкулум, направлений назад і догори. На цих стадіях відбувається подальша редукція присоска. На 6 стадії у личинок *R. arvalis*, а на 7 - у *R. dalmatina* з'являються зачатки рогових зубів і ротовий диск має зубну формулу $1/1+1:1$ і $1/1+1:2$ відповідно. Нижня губа та нижня частина верхньої губи ротового диску личинок бурих жаб облямовані сосочками.

У личинок трав'яної жаби на 7 стадії зубна формула має вигляд $1:1+1/1+1:2$, на 8 – $1:1+1/1+1:3$, на 10 - $1:2+2/1+1:3$. Остаточне формування личинкового ротового апарату відбувається на 14 стадії, повністю розвинений личинковий ротовий апарат має зубну формулу $1:3+3/1+1:3$.

У личинок гостромордої жаби на 9-10 стадіях додається один внутрішній переривчастий ряд на верхній губі та один безперервний зовнішній - на нижній, повністю розвинений личинковий ротовий апарат має зубну формулу $1:1+1/1+1:2$ (зрідка - $1:1+1/3$).

У личинок прудкої жаби на 8 стадії будова ротового апарату описується формулою $1:1+1/1+1:2$, на 11 - $1:1+1/1+1:3$. Остаточне формування личинкового ротового апарату відбувається на 12 стадії, зубна формула має вигляд $1:2+2/1+1:3$.

На 9 стадії тулуб і плавець набувають характерних для личинок бурих жаб форм, широкий тулуб сплющений у дорсовентральному напрямку: у

R. temporaria довжина тулуба переважає його висоту у 2,4 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,7 рази; у *R. arvalis* довжина тулуба переважає його висоту у 2,6 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,6 рази; у *R. dalmatina* довжина тулуба переважає його висоту у 2,1 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,2 рази. Невисокий хвостовий плавець охоплює хвостове стебло, заходячи на спину приблизно на 1/3 довжини тулуба. Очі видно зі спинного боку. Залишки присоска у вигляді округлих скупчень пігментних клітин розташовані нижче кутів рота у личинок трав'яної жаби, нижче і латеральніше кутків рота у личинок гостромордої та прудкої жаб. Клоакальний отвір відкривається праворуч від гребня черевної частини плавця.

З 9 стадії відбувається збільшення довжини тулуба.

Довжина тулуба у личинок бурих жаб досягає максимального значення у *R. temporaria* на 22 стадії розвитку ($M = 11,27 (\pm 0,86)$ мм (9,64-12,32 мм)); у *R. arvalis* на 25 стадії ($M = 10,96 (\pm 1,41)$ мм (7,64-14,34 мм)); у *R. dalmatina* на 24 стадії ($M = 12,59 (\pm 0,69)$ мм (11,61-14,40 мм)).

Довжина хвоста збільшується вже з 2 стадії, досягаючи максимальних значень у *R. temporaria* на 22 стадії личинкового розвитку ($M = 23,42 (\pm 1,41)$ мм (20,50-24,58 мм)), у *R. arvalis* на 23 стадії ($M = 21,51 (\pm 2,45)$ мм (13,78-27,17 мм)); у *R. dalmatina* на 24 стадії ($M = 30,36 (\pm 1,60)$ мм (27,79-33,26 мм)).

На 23 стадії у личинок бурих жаб клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, залишки плавця між основами стегон майже зникають.

З початком метаморфозу (з 23-ї стадії у личинок трав'яної жаби, з 25-ї стадії у личинок гостромордої та прудкої жаб) тулуб бурих жаб стає більш компактним і зменшується в розмірах.

На заключній 29 стадії і початку наземного способу життя у бурих жаб можуть бути наявні залишки хвоста у вигляді маленької культі над клоакальним отвором.

5.5.2. Рід Зелена (водяна) жаба – *Pelophylax* Fitzinger, 1843

Личинки зелених жаб виходять з оболонок із розвиненими зовнішніми зябрами - на 3-4 стадіях розвитку. На момент виходу з оболонок (4 стадія у личинок *P. ridibundus*, 3 стадія у личинок *P. lessonae*) присосок має форму двох пігментованих овальних високих горбків з невеликими заглибинами на вершинах, висота яких збільшується до переднього кінця і розташованих нижче кутів рота.

На 3 стадії у личинок ставкової жаби на I та II парах коротких зябрових гілок знаходиться по 5-8 коротких зябрових ниток, кінці яких заходять за задній край пронефросу; III пара, що знаходиться під ними, несе лише по 1 нитці з кожного боку.

На 4 стадії у личинок озерної жаби видно дві короткі гілки зовнішніх зябер, які несуть по 2-3 короткі зяброві нитки, кінці яких ледве доходять до заднього кінця пронефросу. Зяброві нитки на всіх зябрових гілках у личинок *P. lessonae* видовжуються і зябра виглядають більш розгалуженими.

На цій же стадії у личинок зелених жаб можна помітити зачатки губ і рогових щелеп.

З 5 стадії у личинок *P. ridibundus*, а з 4 стадії у личинок *P. lessonae* висота присоска поступово зменшується, інтенсивна пігментація залишається на вершинах присоска. Частини присоска знаходяться нижче та латеральніше кутів рота.

На цій же стадії у личинок озерної жаби збільшується кількість зябрових ниток на зябрових гілках (3-4 на кожній гілці). У личинок ставкової жаби на цій стадії зябра досягають максимального розвитку. У ставкової жаби збільшуються основи зябрових гілок, кінці зябрових ниток заходять за задній край пронефросу.

На 6-8 стадіях оперкулярна складка поступово наростає на зовнішні зябра і формує на лівому боці оперкулярний отвір, направлений назад і догори. На цих стадіях відбувається подальша редукція присоска; він має вигляд округлих скупчень пігментних клітин, розташованих нижче і латеральніше ротового диску. У личинок озерної жаби на 7 стадії зовнішні зябра, які ще видно з лівого

боку, досягають максимальної довжини. На 6 стадії у личинок *P. lessonae*, а на 8 - у *P. ridibundus* з'являються зачатки рогових зубів і ротові диски мають зубні формули $1/1+1:2$, $1/1+1:1$ та $1/3$ відповідно. Нижня губа та нижня частина верхньої губи ротового диску личинок зелених жаб облямовані сосочками.

У личинок озерної жаби максимальний розвиток личинкового ротового апарату відбувається на 16 стадії і будова ротового апарата описується формулою $1:1+1/3$. З 9 по 12 стадії зустрічається формула $1/1+1:2$, а з 12 по 24 стадії – формула $1:1+1/1+1:2$.

У личинок ставкової жаби на 7 стадії формується ротовий диск із зубною формулою $1/3$. На 9 стадії додається внутрішній переривчастий ряд на верхній губі, внутрішній ряд нижньої губи стає переривчастим, зубна формула приймає вигляд $1:1+1/1+1:2$ і зустрічається до 24 стадії.

На 9 стадії тулуб і плавець набувають характерних для личинок зелених жаб форм, широкий тулуб сплюснений у дорсовентральному напрямку: у *P. ridibundus* довжина тулуба переважає його висоту у 2,8 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,5 рази; у *P. lessonae* довжина тулуба переважає його висоту у 2,3 рази, а ширина тулуба переважає висоту у 1,3 рази. Невисокий хвостовий плавець охоплює хвостове стебло; спостерігається різке збільшення висоти спинної частини плавця на відстані $1/6-1/3$ довжини хвоста від тулуба; висота черевної частини плавця збільшується плавніше. Очі видно зі спинного боку. Клоакальний отвір відкривається з правого боку від гребеня черевної частини плавця. Залишки присоска на 9 стадії у личинок зелених жаб зникають повністю.

З 9 стадії відбувається збільшення довжини тулуба. Довжина тулуба личинок *P. ridibundus* збільшується без різких змін до завершення метаморфозу і досягає максимального значення на 29 стадії (17,88 мм); у *P. lessonae* довжина тулуба досягає максимальних значень на 24 стадії ($M = 17,00 (\pm 1,43)$ мм (14,04-19,28 мм)).

Довжина хвоста збільшується у *P. ridibundus* з 7 стадії, досягаючи максимальних значень на 24 стадії розвитку ($M = 34,82 (\pm 1,94)$ мм (32,82-38,20

мм)), у *P. lessonae* довжина хвоста збільшується з 6 стадії і досягає максимальних значень також на 24 стадії, ($M = 33,36 (\pm 2,81)$ мм (26,68-37,00 мм)).

На 23 стадії у личинок зелених жаб клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, а залишки плавця між основами стегон більші, ніж у личинок бурих жаб.

Під час проходження метаморфозу на 25 стадії у личинок озерної жаби та упродовж 25-29 стадій у личинок ставкової жаби тулуб стає більш компактним і зменшується в розмірах.

На заключній 29 стадії і початку наземного способу життя у зелених жаб залишки хвоста повністю зникають.

Таким чином, види, що належать до різних родин, відрізняються кількістю зябрових ниток на зябрових гілках, формою присоска, розташуванням та будовою оперкулярного отвору, особливостями розвитку та будовою личинкового ротового апарату, характером пігментації, формою та розмірами тулуба та хвостового плавця, особливостями редукції клоакальної частини плавця.

5.6. Визначення таксономічно вагомих ознак на різних стадіях розвитку

Личинки більшості видів залишають ікр'яні оболонки на 1-2 стадіях розвитку. Більш розвиненими – на 3-4 стадіях, із зябровими нитками на зябрових гілках - виходять з оболонок личинки джерелянки жовточеревої, прудкої та зелених жаб. Розвинений зачаток хвостового плавця, крім зазначених видів, мають личинки джерелянки червоночеревої та райки східної (рис. 5.1).

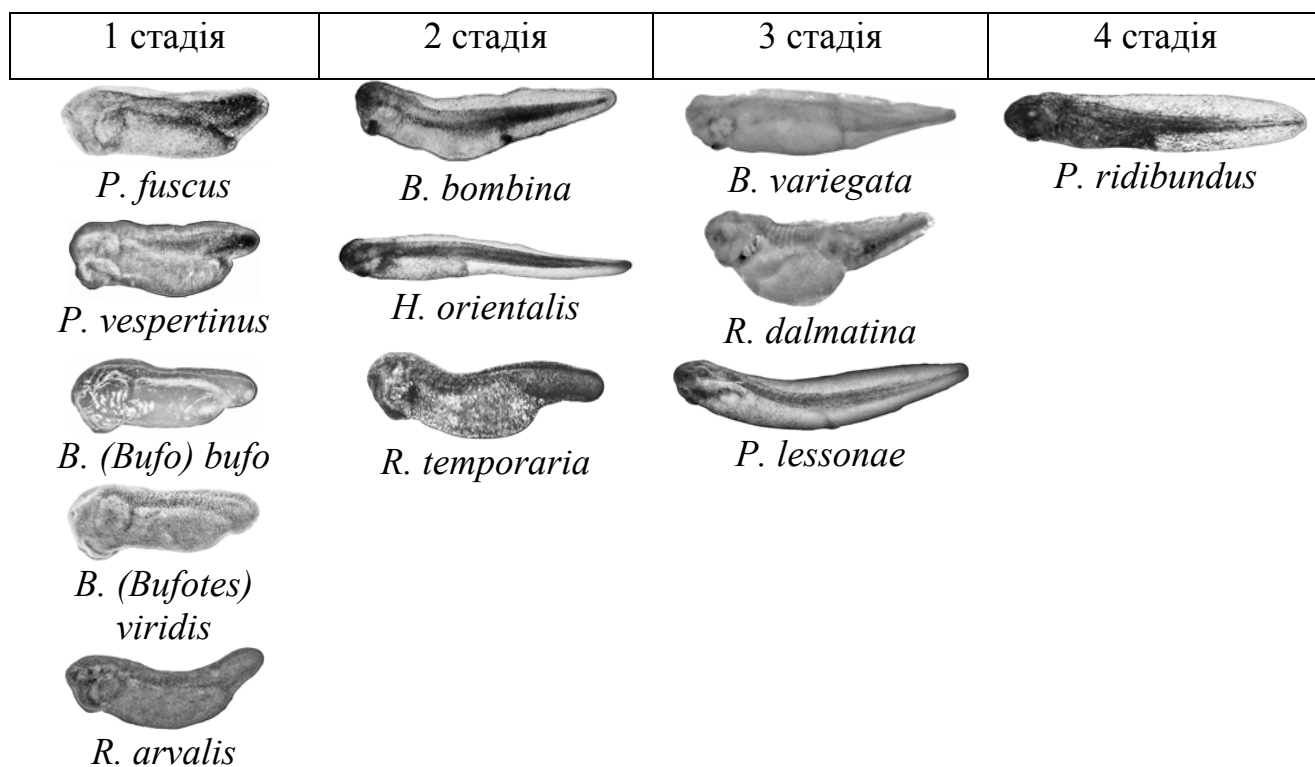


Рис. 5.1. Вигляд личинок на момент виходу з оболонок

Зовнішні зябра розвиваються у більшості видів від двох до чотирьох діб (1-3 стадії). Личинки зелених жаб прокльовуються з оболонок з добре розвиненими зовнішніми зябрами. Кількість зябрових ниток при максимальному розвитку зябер на першій парі зябрових гілок: 3-4 у джерелянки червоночеревої, 5-6 у джерелянки жовточеревої, 5-7 у землянки звичайної, 7-9 у землянки Палласа, 2-3 у райки східної, 4-5 у ропухи звичайної та ропухи зеленої, 6-8 у жаби трав'яної, 5-6 у жаби гостромордої, 4-5 у жаби прудкої, 3-4 у жаби озерної, 5-8 у жаби ставкової. Кількість зябрових ниток на другій парі зябрових гілок: 3-4 у джерелянки червоночеревої, 4-5 у джерелянки жовточеревої, 3-5 у землянки звичайної, 5-6 у землянки Палласа, 2-3 у райки східної, 4-5 у ропухи звичайної та ропухи зеленої, 6-8 у жаби трав'яної, 5-6 у жаби гостромордої, 1-3 у жаби прудкої, 3-4 у жаби озерної, 5-8 у жаби ставкової. Третя гілка складається з однієї зябрової нитки і знаходиться під двома першими гілками. Зовнішні зябра при появі зябрових ниток найкоротші у личинок джерелянки жовточеревої, найдовші - у личинок жаби ставкової. При максимальному розвитку зовнішні зябра найкоротші у личинок райки східної, найдовші – у личинок жаби трав'яної (рис. 5.2).

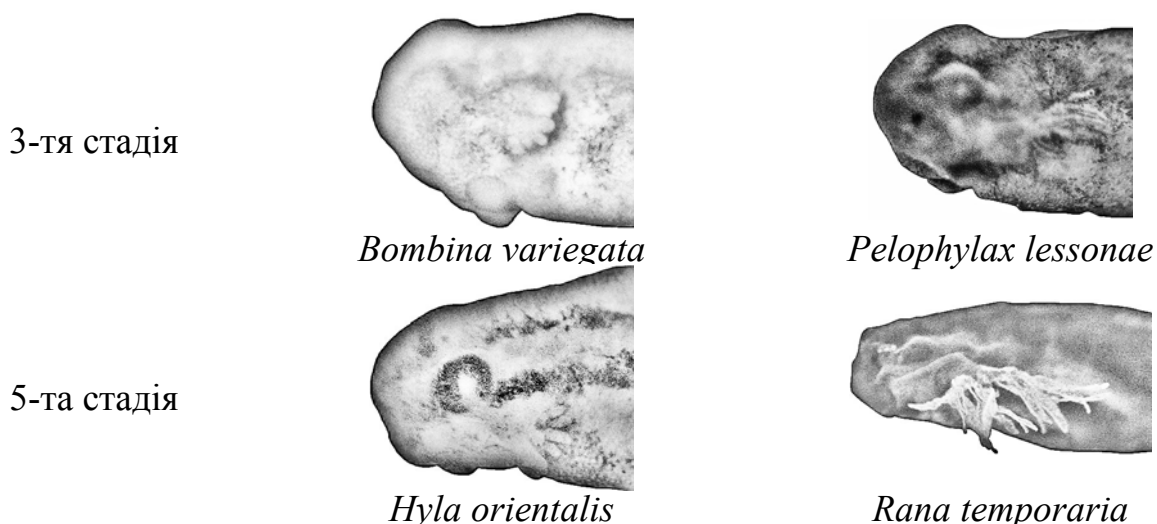


Рис. 5.2. Вигляд зовнішніх зябер при появі зябрових ниток (3-тя стадія) та при максимальному розвитку (5-та стадія)

Присосок, за допомогою якого личинки прикріплюються до субстрату, добре розвинений у всіх видів на цих же стадіях. Будова присоска специфічна для кожного виду, але можна виділити його чотири основні форми (рис. 5.3).

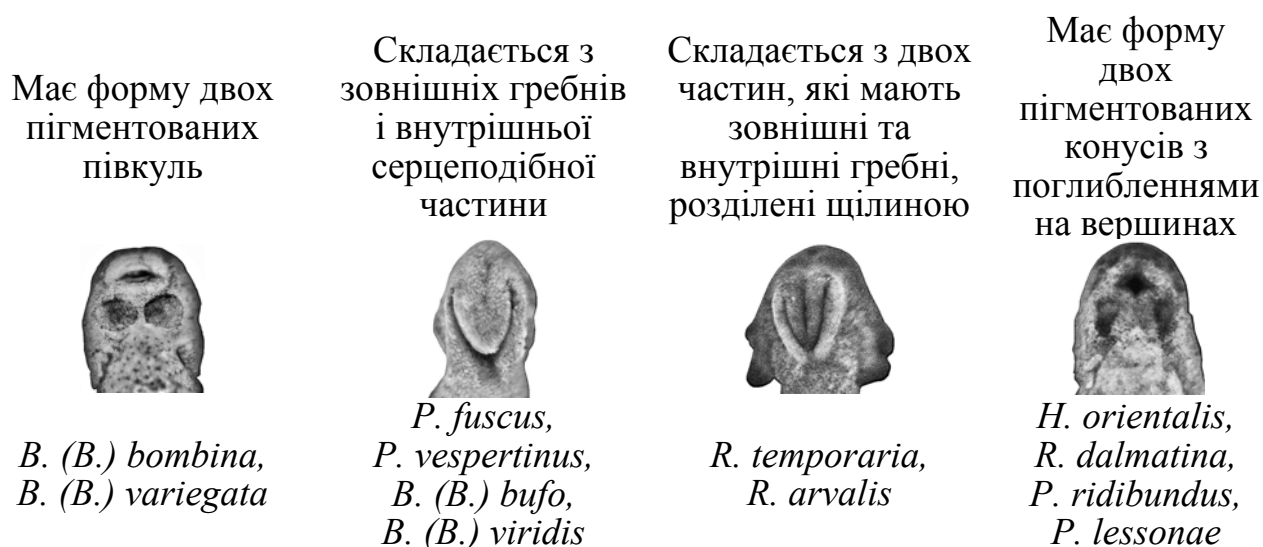


Рис. 5.3. Основні форми присосок личинок безхвостих амфібій фауни України

При переході до вільно плаваючого способу життя присосок поступово редукується. У більшості видів він повністю зникає на 9-12 стадіях. У *B. (Bufo) bufo* залишки присоска у вигляді скупчення пігментних клітин можуть бути присутні по 26 стадію, у *B. (Bufotes) viridis* – по 23 стадію, у *R. temporaria* – по 24 стадію включно.

Ротовий апарат у личинок майже всіх видів починає розвиватися на 4-5 стадіях. Лише у личинок зеленої ропухи зачатки губ і рогових щелеп помітні

вже на 3 стадії. Формування ротового диску відбувається поступово за рахунок почергового додавання рядів рогових зубів на верхній та нижній губах. Остаточно сформовані ротові диски мають такі зубні формули: *B. bombina* та *B. variegata* - $2/3$; *P. fuscus* та *P. vespertinus* - $1:3+3/4+4:1$; *H. orientalis*, *B. (Bufo) bufo* та *B. (Bufotes) viridis* - $1:1+1/3$; *Rana temporaria* - $1:3+3/1+1:3$, *R. arvalis* - $1:1+1/1+1:2$ ($1:1+1/3$), *R. dalmatina* - $1:2+2/1+1:3$; *P. ridibundus* та *P. lessonae* - $1:1+1/1+1:2$. Така будова ротового апарату зустрічається впродовж більшості стадій личинкового розвитку. Серед усіх видів виділяються личинки джерелянок, які мають подвійні ряди зубів і трикутну форму ротового диску (рис. 5.4).

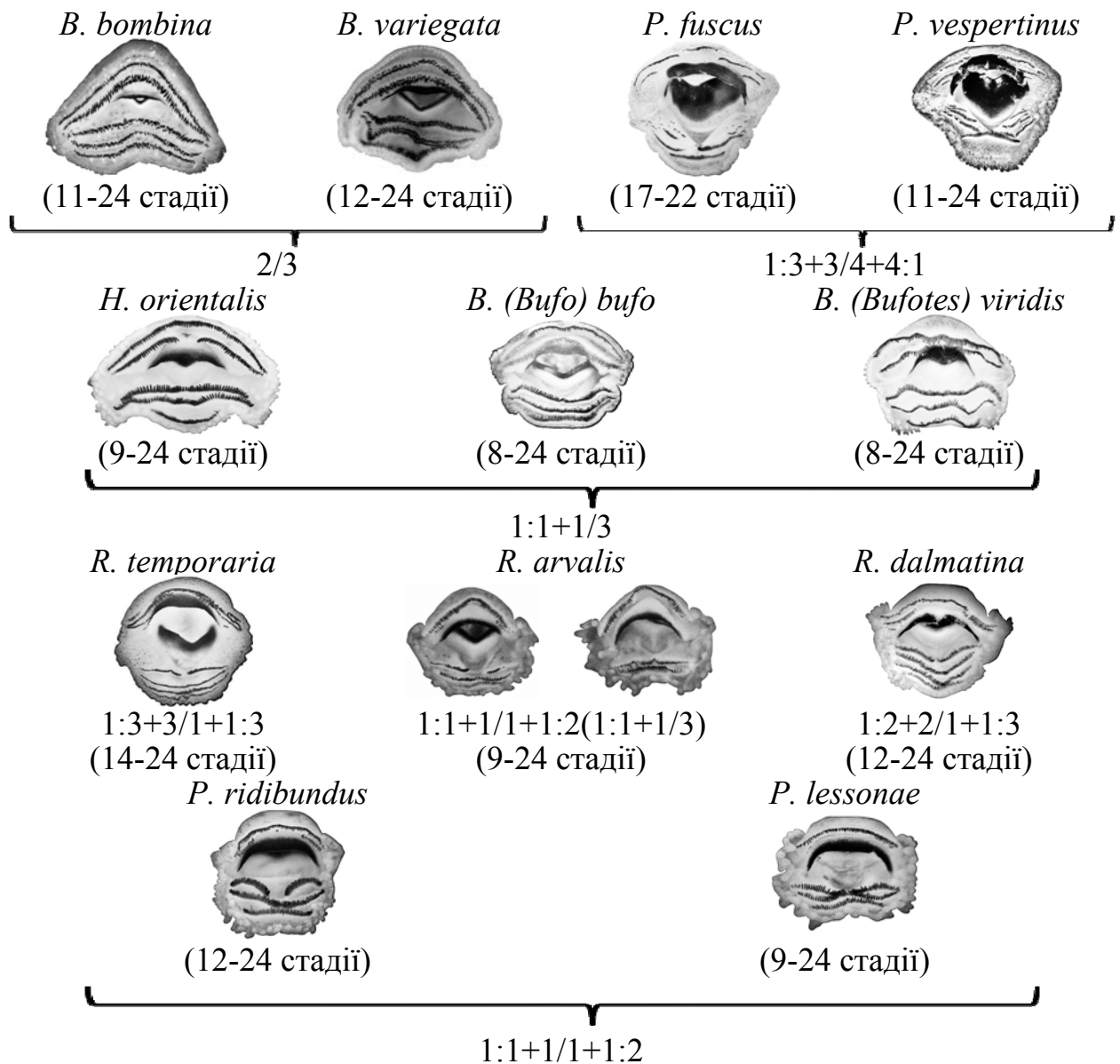


Рис. 5.4. Вигляд личинкового ротового апарату при максимальному розвитку

Оперкулярний отвір формується на 6-8 стадіях. У личинок більшості видів він розташований на лівому боці тулуба і направлений назад і догори. Тільки у личинок джерелянок він розташований на черевній стороні і направлений назад. Личинки землянок і ропух відрізняються від інших видів широким оперкулярним отвором (рис. 5.5).

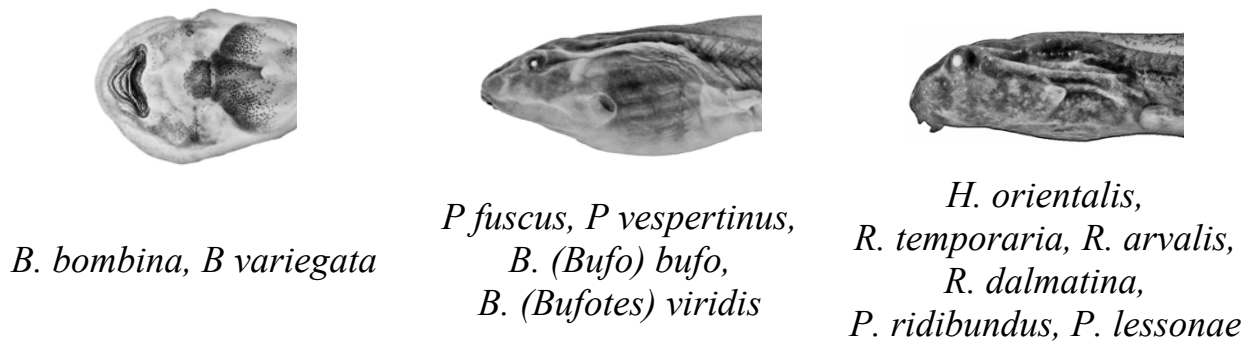


Рис. 5.5. Вигляд і розташування оперкулярного отвору личинок безхвостих амфібій

Форму тулуба та плавця розглядали на 5 стадії, коли личинки починають переходити до вільно плаваючого способу життя, та на 22 передметаморфній стадії при добре розвинених задніх кінцівках. У личинок, що ведуть пелагічний спосіб життя (джерелянки, землянки, райка східна), тулуб залишається округлим. Личинки, що ведуть придонний спосіб життя, набувають сплющеного в дорсовентральному напрямку тіла (ропухи, бурі та зелені жаби) (рис. 5.6).



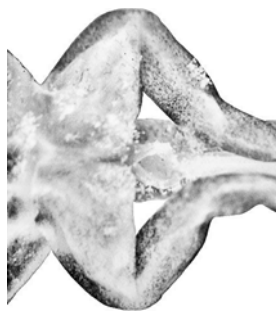


Рис. 5.6. Форма тулуба та плавця личинок безхвостих амфібій
на різних стадіях розвитку

Редуція клоакальної частини плавця є ознакою 23 стадії. У личинок всіх видів зменшується висота плавця з черевної і спинної сторони. Крім цього, у личинок джерелянок клоакальний отвір залишається в товщі плавця і знаходиться на рівні основ кінцівок; у личинок землянок він знаходиться на рівні основ кінцівок і різко відокремлюється від черевної частини плавця; у личинок східної райки клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, залишки плавця між основами стегон досить значні; у ропухи сірої клоакальний отвір примикає до основи задніх кінцівок, а клоакальна частина плавця різко відрізняється за висотою від його іншої частини; у ропухи зеленої клоакальний отвір різко відокремлюється від основи кінцівок, знаходячись в товщі плавця, а по його краю утворюється кільцеве потовщення; у личинок бурих жаб клоакальний отвір знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, залишки плавця між основами стегон майже зникають; у личинок зелених жаб клоакальний отвір також знаходиться в товщі плавця на рівні нижньої частини стегон, а залишки плавця між основами стегон більші, ніж у личинок бурих жаб. Загалом, на рівні основ кінцівок клоакальний отвір знаходиться у личинок джерелянок, землянок, райки східної, ропух; на рівні нижньої частини стегон клоакальний отвір знаходиться у бурих і зелених жаб. (рис. 5.7).



зменшення висоти
плавця з черевного та
спинного боку у личинок
всіх видів



на рівні основ кінцівок
клоакальний отвір
знаходиться у
джерелянок, землянок,
райки східної, ропух



на рівні нижньої частини
стегон клоакальний отвір
знаходиться у бурих та
зелених жаб

Рис. 5.7. Загальний вигляд клоакальної частини плавця та розташування клоакального отвору личинок безхвостих амфібій на 23 стадії

Морфометрія. Довжина тулуба у личинок всіх видів до 8-9 стадій змінюється незначно, з початком розвитку кінцівок вона зростає більш інтенсивно і досягає максимальних значень з 22 (джерелянка червоночерева) по 26 (озерна жаба) стадії розвитку. У більшості видів спостерігається тенденція до зменшення довжини тіла на метаморфних стадіях і її збільшення на 28-29 стадіях при завершенні метаморфозу (рис. 5.8).

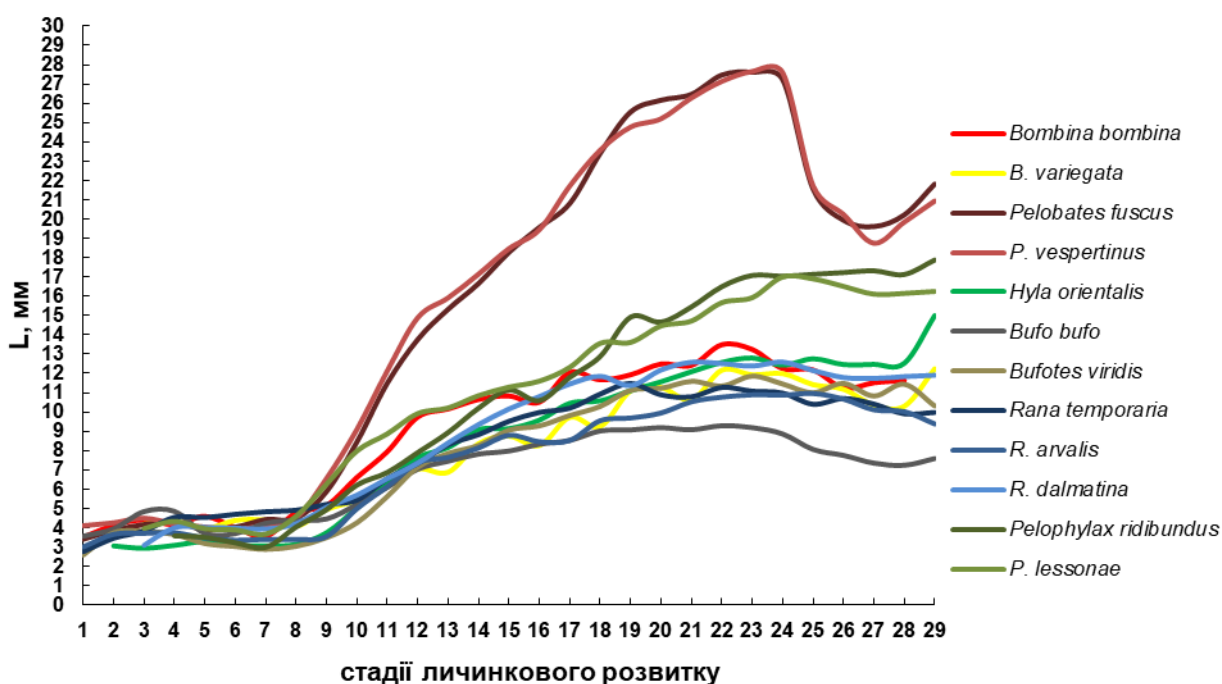


Рис. 5.8. Зміна довжини тіла личинок різних видів безхвостих земноводних

Довжина хвоста зростає більш плавно, ніж довжина тулуба, і досягає максимальних значень на 23-24 стадіях (рис. 5.9).

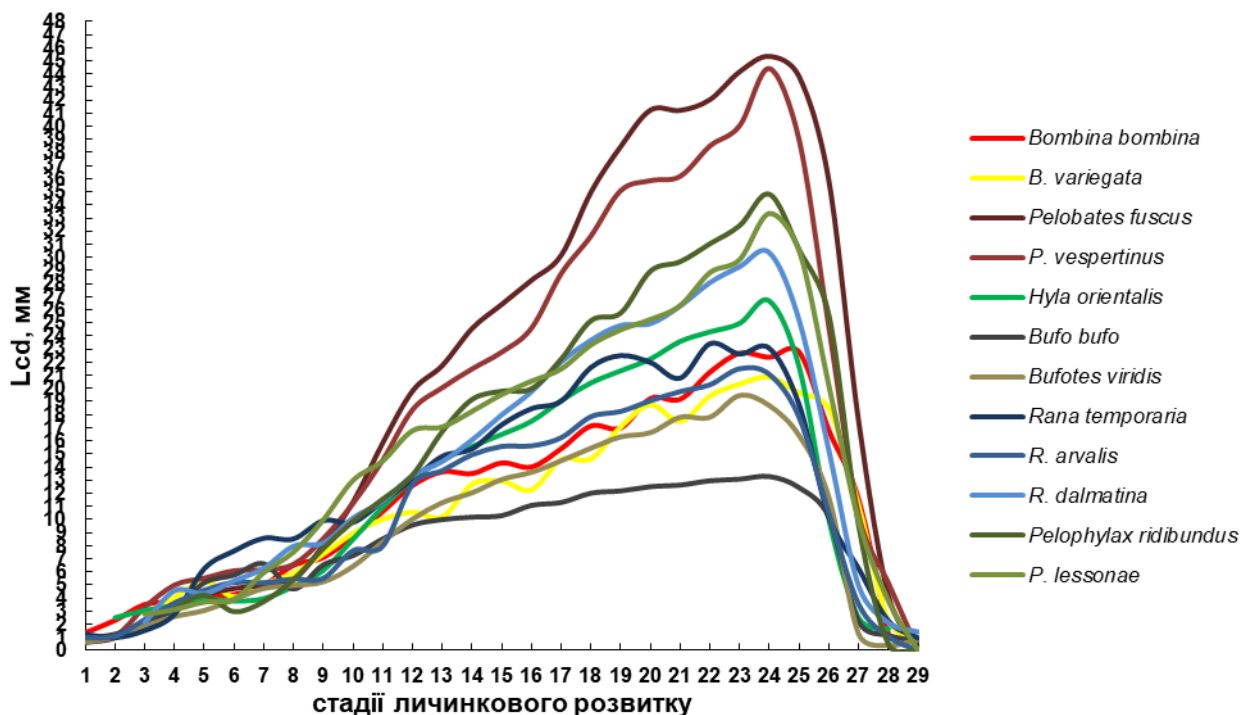


Рис. 5.9. Зміна довжини хвоста личинок різних видів безхвостих земноводних

Найбільших значень довжини тіла і хвоста досягають у землянок, найменших – у ропухи сірої.

Можна виділити ще дві групи видів за подібністю середніх значень довжин тулуба і хвоста. До групи з меншими розмірами входять личинки джерелянок, райки східної, ропухи зеленої та бурих жаб. До групи з більшими розмірами входять личинки зелених жаб.

З 7 по 25 стадії, коли личинки ведуть вільно плаваючий спосіб життя, за співвідношенням довжини хвоста до довжини тіла личинки розподіляються на дві групи. У личинок групи, в яку входять джерелянки, землянки та два види ропух, середнє значення співвідношення впродовж цього періоду дорівнює 1,45. У личинок другої групи, в яку входять всі інші види, середнє значення співвідношення дорівнює 1,78 (рис. 5.10).

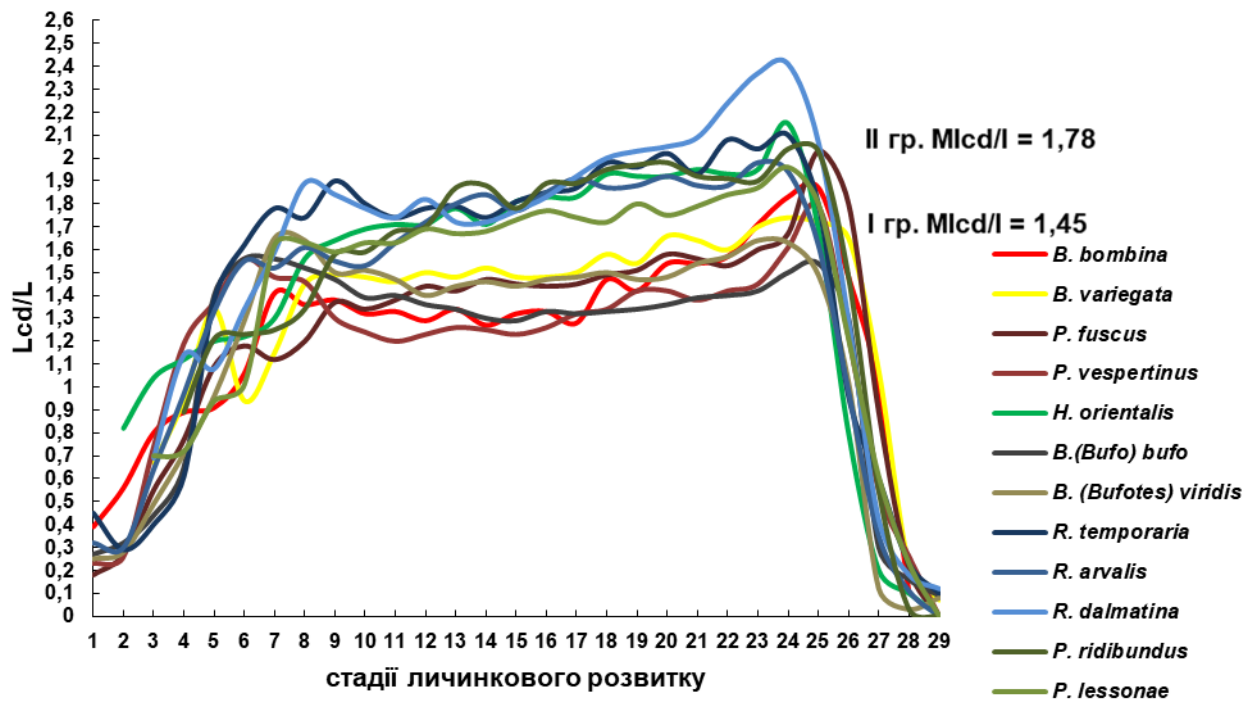


Рис. 5.10. Зміна співвідношення довжини хвоста до довжини тіла личинок різних видів безхвостих земноводних

Тривалість стадій личинкового розвитку неоднакова. У більшості родин найшвидше проходять стадії з 1 по 8 (стадії розвитку зовнішніх зябер, хвостового плавця, оперкулярної складки). Метаморфні стадії з 25 по 29 найшвидше проходять у зелених жаб (рис. 11).

Таблиця 5.6.1

Тривалість стадій личинкового розвитку личинок різних родин безхвостих земноводних (діб, min-max)

Стадія Родина	Bombinatoridae	Pelobatidae	Hylidae	Bufonidae	Ranidae	
					під <i>Rana</i>	під <i>Pelophylax</i>
1	1	1-2	-	1	1-2	-
2	1	1	2	1	1-3	
3	1-2	2	3	1-3	2-3	1

Продовження таблиці 5.6.1						
4	1	2-3	1	1-2	2-4	1-2
5	1	1-2	1	1	1-3	1-3
6	1-5	3	3	2	1-2	3
7	1	3-5	5	1	1-3	1-4
8	2-36	9-11	4	2	1-4	2-26
9	9-40	35-41	37	4-11	2-27	14-44
10	16-42	34-40	18	8-19	16-61	1-31
11	24-26	33-55	22	15-22	12-60	5-29
12	23-43	20-64	24	16-18	10-65	5-32
13	10-19	17-54	16	8-14	15-50	2-16
14	8-24	20-54	22	13-16	18-60	1-26
15	5-7	13-61	17	12-27	11-59	1-26
16	1-31	16-57	20	18-45	16-55	1-23
17	7-17	17-56	30	19-20	14-48	5-25
18	12-27	18-56	26	21-36	10-74	9-26
19	1-13	11-49	34	15-28	6-46	1-17
20	11-23	14-46	27	20-32	8-35	4-18
21	10-19	10-49	32	20-33	4-44	2-19
22	11-26	12-45	27	25-31	7-45	3-19
23	13-14	12-45	25	21-41	21-47	2-17
24	11-17	15-44	22	18-32	22-47	5-15
25	12-26	4-40	23	21-32	22-48	1-5
26	9-15	31	17	8-32	10-68	1-3
27	15-20	1-40	17	9-38	28-72	1-3
28	24-27	40	18	1-33	7-67	1-7
29	1	1-39	1	1-2	1-11	1-7

З вищесказаного можна зробити висновки, що личинки всіх досліджених видів безхвостих амфібій відрізняються 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. До роду за будовою присоска личинок можна визначити в межах родин Hylidae, Bufonidae, Ranidae; за зубною формулою при максимальному розвитку ротового диска в межах родин Bombinatoridae, Pelobatidae, Hylidae, Bufonidae та Ranidae. Представники родини Ranidae відрізняються від представників інших родин за розташуванням клоакального отвору на 40-й стадії.

5.7. Діагностичні ключі для визначення таксономічної приналежності личинок досліджених видів

Морфологічні структури личинок безхвостих земноводних змінюються залежно від стадії розвитку. Такі структури як зовнішні зябра та присосок зникають при переході до вільно плаваючого способу життя. Натомість формуються оперкулярний отвір і личинковий ротовий апарат, розвивається хвостовий плавець, тіло набуває певної форми. Тому діагностичні ключі для визначення таксономічної приналежності пуголовків безхвостих амфібій доцільно будувати окремими групами за переважаючою морфологічною ознакою.

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

Родина Bombinatoridae

1(2) Частини присоска інтенсивно пігментовані, мають нечіткі межі
.....*Bombina (Bombina) bombina*

2(1) Частини присоска інтенсивно пігментовані, мають чітко окреслені межі
.....*Bombina (Bombina) variegata*

Родина Pelobatidae

1(2) Ширина присоски укладається в ширині голови.....*Pelobates fuscus*

2(1) Ширина присоски значно більша ширини голови.....*Pelobates vespertinus*

Родина Hylidae

1(-) Частини присоска округлі, низькі, мають форму конусів із поглибленнями на вершинах*Hyla orientalis*

Родина Bufonidae

1(2) Зовнішні гребені присоски широкі, не змикаються нижніми кінцями, внутрішня серцеподібна частина опукла*Bufo (Bufo) bufo*

2(1) Зовнішні гребені присоски вузькі, змикаються нижніми кінцями, внутрішня частина присоски частково утворює внутрішні гребені.....*Bufo (Bufotes) viridis*

Родина Ranidae

1(6) Верхні кінці присоска знаходяться нижче зачатку ротового отвору і відокремлені від нього проміжком рід *Rana*

2(5) Кожна частини присоска має зовнішній та внутрішній гребні, розділені між собою щілиною 3

3(4) Частини присоски щільно прилягають одна до одної, гребні присоска довгі
.....*Rana temporaria*

4(3) Частини присоски розділені широкою щілиною, гребені присоска коротші
.....*Rana arvalis*

5(2) Присосок складається з двох видовжених, звужених до заднього кінця горбків, які мають на вершинах поздовжні заглибини *Rana dalmatina*

- 6(1)Верхні кінці присоска знизу примикають до кутів зачатку ротового отворурід *Pelophylax*
- 7(8) Присосок має форму двох пігментованих овальних високих горбків з невеликими заглибинами на вершинах, висота яких збільшується до переднього кінця *Pelophylax ridibundus*, *Pelophylax lessonae*

Таблиця для визначення видів личинок безхвостих амфібій

при розвинених зовнішніх зябрах

- 1(11) Зяброві нитки короткі, досягають заднього кінця пронефросу 2
- 2(5) Кількість зябрових ниток на двох перших парах зябрових гілок однакова 3
- 3(4) Кількість зябрових ниток на двох перших парах зябрових гілок – по 2-3 *Hyla orientalis*
- 4(3) Кількість зябрових ниток на двох перших парах зябрових гілок – по 3-4 *Bombina (Bombina) bombina*
- 5(2) Кількість зябрових ниток на першій та другій парах зябрових гілок різна...6
- 6(7) Перша пара зябрових гілок несе по 4-5 зябрових ниток, друга пара – по 1-3 *Rana dalmatina*
- 7(10) Перша пара зябрових гілок несе по 5-7 зябрових ниток 8
- 8(9) Перша пара зябрових гілок несе по 5-6 зябрових ниток, друга пара – по 4-5 *Bombina (Bombina) variegata*
- 9(8) Перша пара зябрових гілок несе по 5-7 зябрових ниток, друга пара – по 3-5 *Pelobates fuscus*
- 10(7) Перша пара зябрових гілок несе по 7-9 зябрових ниток, друга пара – по 5-6 *Pelobates vespertinus*
- 11(1) Зяброві нитки заходять за задній край пронефросу 12
- 13(16) Зяброві нитки досягають 1/3 довжини тулуба або більше 14
- 14(15) Зяброві нитки досягають 1/3 довжини тулуба *Rana arvalis*
- 15(14) Зяброві нитки дуже довгі, досягають кінця тулуба..... *Rana temporaria*
- 16(13) Зяброві нитки тільки прикривають пронефрос 17

- 17(18) Кількість зябрових ниток на двох перших парах зябрових гілок – по 4-5
 *Bufo (Bufo) bufo, Bufo (Bufotes) viridis*
- 18(17) Кількість зябрових ниток на двох перших парах зябрових гілок інша ...19
- 19(20) Кількість зябрових ниток на двох перших парах зябрових гілок – по 3-4
 *Pelophylax ridibundus*
- 20(19) Перша пара зябрових гілок несе по 5-8, а друга по 3-8 зябрових ниток
 *Pelophylax lessonae*

Таблиця для визначення родів і видів личинок безхвостих амфібій

вільно плаваюча личинка зі сформованим ротовим апаратом

- 1(10) На передній губі ротового диску 2 ряди рогових зубів 2
- 2(3) Обидва ряди рогових зубів на передній губі безперервні, зубна формула 2/3
 *Bombina (Bombina) bombina, Bombina (Bombina) variegata*
- 3(2) Внутрішній ряд рогових зубів передньої губи переривчастий 4
- 4(7) Клоакальний отвір розташований симетрично, зубна формула 1:1+1/3 5
- 5(6) Співвідношення довжини хвоста до довжини тіла не перевищує 1,6
 *Bufo (Bufo) bufo, Bufo (Bufotes) viridis*
- 6(5) Співвідношення довжини хвоста до довжини тіла перевищує 1,6
 *Hyla orientalis*
- 7(4) Клоакальний отвір розташований асиметрично, відкривається праворуч ..8
- 8(9) Забарвлення тіла буре, зубна формула 1:1+1/1+1:2, 1:1+1/1+1:3
 *Rana arvalis*
- 9(8) Забарвлення тіла зеленувате, зубна формула 1:1+1/1+1:2
 *Pelophylax ridibundus, Pelophylax lessonae*
- 10(1) На передній губі ротового диску більше ніж 2 ряди рогових зубів 11
- 11(12) На передній губі ротового диску 3 ряди рогових зубів, зубна формула 1:2+2/1+1:3 *Rana dalmatina*
- 12(11) На передній губі ротового диску 4 ряди рогових зубів 13
- 13(14) Зубна формула 1:3+3/1+1:3 *Rana temporaria*
- 14(13) Зубна формула 1:3+3/4+4:1 *Pelobates fuscus, Pelobates vespertinus*

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 таксономічної приналежності 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, присоски, 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 присоски, 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 ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. A test of the risk allocation hypothesis: tadpole responses to temporal change in predation risk / J. Van Buskirk, C. Müller, A. Portmann, M. Surbeck. // Behavioral Ecology. - 2002. - Vol. 13, № 4. – P. 526-530.
2. Abt G. Mate choice and fitness in a hybrid frog: *Rana esculenta* females prefer *Rana lessonae* males over their own / G. Abt, H. Reyer. // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 1993. – 32. – P. 221-228.
3. Allen M. Abnormal development in *Rana pipiens* induced by colchicine treatment at late gastrulation / M.J. Allen. // The Ohio Journal of Science. – 1954. – Vol. 54, №2. – P. 83.
4. Anholt B. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior / B. Anholt, E. Werner. // Ecology. – 1995. – Vol. 76, № 7. - P. 2230-2234.
5. Babik W. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe / W. Babik, J. Rafinski. // J. Zool. Syst. Evol. – 2000. – 38. – P. 239-247.
6. Beebee T.J.C. Discriminant analysis of Amphibian habitat determinants in South-East England / T.J.C. Beebee. // Amphibia – Reptilia. – 1985. – Vol. 6. – P. 35-43.
7. Beebee T.J.C. Habitats of the British amphibians (2): suburban parks and gardens / T.J.C.Beebee. // Biological conservation. - 1979. – Vol. 15, № 4. – P. 241-257.
8. Behavioural responses of the tadpoles of the Iberian midwife toad, *Alytes cisternasii*, to chemical cues of an exotic predator, *Procambarus clarkii* / S. Amaral, A. Sumares, M. Cruz, R. Rebelo. // Fifth World Congress of Herpetology. (Stellenbosch, South Africa 2005) (poster abstracts). – Stellenbosch, 2005. – P. 118-119.

9. Berger L. Crossing experiments between some Western Palearctic species of water frogs (Salientia: Ranidae) / L. Berger, Th. Uzzell, H. Hots. // *Vertebrata Hungarica*. - 1982. - XXI. – P. 33-45.
10. Berger L. Some characteristics of backcrosses within forms of *Rana esculenta* complex / L. Berger. // *Genetica Polonica*. - 1973. – Vol. 14, № 4. – P. 413-430.
11. Berger L. Triploid F₂ progeny of water frogs (*Rana esculenta* complex) / L. Berger, H. Roguski, T. Uzzell. // *Folia Biol.* – Krakow, 1977. – Vol. M, № 3. – P. 135-152.
12. Berger L. Viability, sex and morphology of F₂ generation within forms of *Rana esculenta* complex / L. Berger. // *Zoologica Poloniae*. - 1971. – Vol. 21, № 4. – P. 345-393.
13. Channing A. The advertisement call, breeding biology, description of the tadpole and taxonomic status of *Bufo dombensis*, a little-known dwarf toad from southern Africa / A. Channing, M. Vences // *S. Afr. J. Zool.* – 1999. - Vol. 34, № 2. – P. 74-79.
14. Chutmongkonkul M. Blood parasites of six species of wild amphibians from Khun Mae Kuang forest area, Thailand / M. Chutmongkonkul, W. Khonsue, P. Pariyanonth. // *Chulalongkorn Uni. Fac. of Vet. Sc. (Bangkok, Thailand, 26-29 Oct 2006)*. - Bangkok, 2006. – P.48.
15. Dayton G.H. Competition, predation, and the distributions of four desert anurans / G.H. Dayton, L.A. Fitzgerald. // *Oecologia*. – 2001. – 129. – P. 430-435.
16. Denver R.J. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation / R.J. Denver, N. Mirhadi, M. Phillips. // *Ecolog.* – 1998. – Vol. 79, № 6. - P. 1859-1872.
17. Development of the dendrobatid frog *Colostethus machalilla* [E.M. Del Pino, M.E. Avila, O.D. Perez et al.]// *Int. J. Dev. Biol.* – 2004. – 48. – P. 663-670.
18. Di Cerbo A.R. La conservazione di *Bombina variegata variegata* (Linnaeus, 1758) in Lombardia / A.R. Di Cerbo, V. Ferri. // *Mus. reg. Sci. nat.* – Torino, 2000. – P.713-720.

19. Dubois A. Keratodont formulae in anuran tadpoles: proposals for a standardization / A. Dubois. // J. Zool. Syst. Evol. – 1995. – 33. – P. I-XV.
20. Dubois A. Strange tadpoles from the lower Miocene of Turkey: Is paedogenesis possible in anurans? / A. Dubois, S. Grosjean, J.-C. Paicheler. // Acta Palaeontologica Polonica. – 2010. – Vol. 55, № 1. – P. 43-55.
21. Dubois A. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia, Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768) / A. Dubois, R. Bour. // Zootaxa. – 2010. – 2447. – P. 1-52.
22. Eklöv P. Multiple predator effects on size-dependent behavior and mortality of two species of anuran larvae / P. Eklöv, E.E. Werner. // Oikos. – Copenhagen, 2000. – 88. – P. 250-258.
23. Evaluation of *Rana esculenta* response to chemical stressors in the environment during the larval and adult phases / [S. Barni, E. Boncompagni, A. Grosso et al.]. // Aquatic Toxicology. – 2007. – 81. – P. 45-54.
24. Fellers G.M. California red-legged frog (*Rana draytonii*) movement and habitat use: implications for conservation / G.M. Fellers, P. Kleeman. // Journal of Herpetology. – 2007. – Vol. 41, № 2. – P. 276-286.
25. Glandt D. Herpetologische beobachtungen in der Algarve, Südportugal / D. Glandt, M. Schlüpmann, B. Thiesmeier. // Zeitschrift für Feldherpetologie (Bochum, Dezember). – 1998. – 5. – P. 181-208.
26. Gosner K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae / K.L. Gosner. // Herpetologica. – 1960. – Vol. 16. – P. 183-190.
27. Grosjean S. Evolutionary significance of oral morphology in the carnivorous tadpoles of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus* (Ranidae) / S. Grosjean, M. Vences, A. Dubois. // Biological Journal of the Linnean Society. – 2004. – 81. – P. 171-181.

28. Günther R. Zur Larvenmorphologie von *Ranaridibunda* Pall., *R. lessonae* Cam. und deren Bastard *R. "esculenta"*, L. (Anura, Ranidae) / R. Günther. // Mitt. Zool. Mus. Berlin. – 1978. – Vol. 54, № 1. – P. 161-179.
29. Håkansson P. Communal spawning in the common frog *Rana temporaria* – egg temperature and predation consequences / P. Håkansson, J. Loman. // Ethology. – 2004. – 110. – P. 665-680.
30. Hertwig I. A revised staging table for better identification of embryos and larvae of the grass frog *Rana t. temporaria* L. (Amphibia, Anura) / I. Hertwig, H. Schneider. // Zool. Jb. Anat. – 1989. – 118. – P. 309-324.
31. Hertwig O. Die Zelle und die Gewebe / O. Hertwig. – Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1898. – 314 p.
32. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and overtime / [A.V. Yanchukov, S. Hofman, J.M. Szymura et al.] // Evolution. – 2006. – Vol. 60, №3. – P. 583-600.
33. Ildos A. Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Po plain, northern Italy) / A. Ildos, N. Ancona. // Amphibia – Reptilia. – 1994. – Vol. 15, № 3, – P. 307-316.
34. Johansson M. Comparison of nitrate tolerance between different populations of the common frog, *Rana temporaria* / M. Johansson, K. Rasanen, J. Merila. // Aquatic Toxicology. – 2001. – 54. – P. 1-14.
35. Kawamura T. Abnormalities in the descendants of *Rana nigromaculata* produced from irradiated eggs or sperm / T. Kawamura, M. Nishioka. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. – 1978. – 3. – P. 1-187.
36. Kawamura T. Allopolyploids and allohexaploids between *Rana nigromaculata* and *Rana plancyi chosonica* / T. Kawamura, M. Nishioka, H. Okumoto. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. – 1992. – 11. – P. 161-195.
37. Kawamura T. Descendants of reciprocal hybrids between two Japanese pond-frog species, *Rana nigromaculata* and *Rana brevipoda* / T. Kawamura,

- M. Nishioka. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. - 1978. – 3. – P. 399-419.
38. Kawamura T. Developmental capacity and sex of gynogenetic diploids in *Rana japonica* and *Rana tsushimensis* / T. Kawamura, M. Nishioka. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. - 1981. – 5. – P. 173-358.
 39. Kawamura T. Hybridization experiments among *Rana lessonae*, *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*, with special reference to hybridogenesis/ T. Kawamura, M.Nishioka.//Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. – 1986. – 8. – P. 117-271.
 40. Kawamura T. Inter- and intraspecific hybrids among Japanese, European and American toads /T. Kawamura, M. Nishioka, H. Ueda. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. – 1980. – 4. – P. 173-125.
 41. Kawamura T. Interspecific hybrids among Japanese, Formosan, European and American brown frogs/ T. Kawamura, M. Nishioka, H. Ueda. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. – 1981. – 5. – P. 195-323.
 42. Kawamura T. Reproduction of the oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis*, with special reference to the superiority of this species as a laboratory animal/ T.Kawamura, M. Nishioka, H. Ueda. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. – 1972. – 1. – P. 303-317.
 43. Kawamura T. Reproductive capacity of male autotetraploid *Rana nigromaculata* and male and female amphidiploids produced from them by mating with female diploid *Rana brevipoda* / T. Kawamura, M. Nishioka. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. - 1983. – 6. – P. 1-45.
 44. Kinne O. Breeding, rearing and raising the red-bellied toad *Bombina bombina* in the laboratory / O. Kinne, J. Kunert, W. Zimmermann. // Endangered Species Research. - 2006.-Vol. 1. – P. 11-23.
 45. Kopsch F. Die entwicklung des braunen grasfrosches *Rana fusca* Roesel, dargestellt in der Art der normen tafeln zur entwicklungsgeschichte der wirbeltiere / F. Kopsch. – Stuttgart: G. Thieme, 1952. – 70 p.

46. Kotserzhynska I. Habitat variation in *Rana arvalis* of northeastern Ukraine/ I. Kotserzhynska. // Herpetologia Petropolitana.- 2005. -P. 215-217.
47. Lada G.A. Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe / G.A. Lada, L.J. Borkin, S.N. Litvinchuk. // Herpetologia Petropolitana, Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (12–16 August 2003 Saint-Petersburg, Russia). - Saint-Petersburg, 2005. - P. 53-56.
48. Laurila A. Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations / A. Laurila, S.Karttunen, J. Merilä. // Evolution. – 2002. – Vol. 56, № 3. - P. 617-627.
49. Laurila A. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles / A. Laurila, J. Kujasalo. // Journal of Animal Ecology. – 1999. – 68. – P. 1123-1132.
50. Laurila A. Influence of seasonal time constraints on growth and development of common frog tadpoles: a photoperiod experiment / A. Laurila, S. Pakkasmaa, J. Merilä. // Oikos. – Copenhagen, 2001. – 95. – P.451-460.
51. Laurila A. Population divergence in growth rate and antipredator defences in *Rana arvalis* / A. Laurila, S. Pakkasmaa, J. Merilä. // Oecologia. – 2006. - Vol. 147, № 4. - P. 585-595.
52. Laurila A. Predation-induced effects on hatchling morphology in the common frog (*Rana temporaria*)/ A. Laurila, P.-A. Crochet, J. Merilä. // Canadian Journal of Zoology. – 2001. – Vol. 79, № 5. – P. 926-930.
53. Lüscher B. Genetic differentiation of the common toad (*Bufo bufo*) in the Swiss Alps / B. Lüscher, K. Grossenbacher, A. Scholl. // Amphibia-Reptilia. -2001. – 22. – P. 141-154.
54. Lyapkov S.M. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs / S.M. Lyapkov. // Russian Journal of Herpetology. – 2005. – Vol. 12. – P. 183-186.

55. Malashichev Y.B. Female amplexus in a yellow-bellied toad, *Bombina variegata* / Y.B. Malashichev. // Russian Journal of Herpetology. – 1999. - Vol. 6, № 2. - P.143-146.
56. Marquis O. Effects of predators and conspecific chemical cues on the swimming activity of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* tadpoles / O. Marquis, Ph. Saglio, A. Neveu. // Arch. Hydrobiol. - Stuttgart, 2004. – Vol. 160, № 2. - P. 153-170.
57. Martin S. Faden- und teichmolch-weibchen braunfrösche wasser- oder grünfrösche eidechsen schlingnatter und kreuzotter ringelnatter-unterarten / S. Martin. // Rundbrief zur Herpetofauna von Nordrhein-Westfalen. – 2005. - № 28 – P.7-10.
58. Maxell B. Effects of recreation on Rocky Mountain wildlife / B. Maxell, G. Hokit // Amphibians & Reptile. -September 1999. – P. 2.1.-2.18.
59. Michimae H. Mechanical vibrations from tadpoles' flapping tails transform salamander's carnivorous morphology / H. Michimae, K. Nishimura, M. Wakahara. // Biol. Lett. – 2005. – 1. – P. 75-77.
60. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* / [W. Babik, W. Branicki, M. Sandera et al.]. // Molecular Ecology. – 2004. – 13. – P. 1469-1480.
61. Morozov-Leonov S.Yu. Hemiclone diversity in the hybrid form *Pelophylax esculentus-ridibundus* (Amphibia, Ranidae) from the Tisa River drainage / S.Yu. Morozov-Leonov. // Cytology and Genetics. – 2017. - Vol. 51, № 6. - P. 470-477.
62. Natural history and larval morphology of *Boophis occidentalis* (Anura: Mantellidae: Boophinae) provide new insights into the phylogeny and adaptive radiation of endemic Malagasy frogs / [F. Andreone, M. Vences, F. Guarino et al.]. // J. Zool., Lond. – 2002. – 257. – P. 425-438.
63. Ogielska M. Development of testes and differentiation of germ cells in waterfrogs of the *Rana esculenta* – complex (Amphibia, Anura) / M.Ogielska, J. Bartmanska. // Amphibia-Reptilia. – 1999. – 20. – P.251-263.

64. Pagano A. New contact zone and assemblages among water frogs of Southern France / A. Pagano, T. Lode, P.A. Crochet. // J. Zool. Syst. Evol. – 2001. – 39.– P. 63-67.
65. Parasite (*Ribeiroia ondatrae*) infection linked to amphibian malformations in the Western United States / [P.T.J. Johnson, K.B. Lunde, E.M. Thurman et al.] // Ecological Monographs. – 2002. – Vol. 72, № 2. - P. 151-168.
66. Pavignano I. A multivariate analysis of amphibian habitat determinants in northwestern Italy / I. Pavignano, C. Giacoma, S. Castellano. // Amphibia – Reptilia. 1990. – Vol. 11, № 4. – P. 311-324.
67. Phenotypic plasticity of anuran larvae: environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles / M. Vences, M. Puente, S. Nieto, D.R. Vieites. // J. Zool., Lond. – 2002. – 257. – P. 155-162.
68. Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria* – comparison of high and low latitude populations / [J. Merilä, A. Laurila, A.T. Laugen et al.]// Ecography. - Copenhagen, 2000. – 23. – P. 457-465.
69. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians / A. Laurila, S. Pakkasmaa, P.-A. Crochet, J. Merilä. // Oecologia. – 2002. – 132. – P. 524-530.
70. Relyea R.A. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators / R.A. Relyea. // Ecology. – 2001. – Vol. 82, № 2. - P. 523-540.
71. Relyea R.A. Quantifying the relation between predator-induced behavior and growth performance in larval anurans / R.A. Relyea, E.E. Werner. // Ecology. – 1999. – Vol. 80, № 6. - P. 2117-2124.
72. Relyea R.A. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans / R.A. Relyea. // Ecology. – 2001. – Vol. 82, № 2. - P. 541-554.
73. Response to Schmidt. Pesticides, mortality and population growth rate / A. Sih, J. Kerby, A. Bell, R. Relyea. // Ecology and Evolution. - September 2004. - Vol. 19, № 9 – P. 274-276.

74. *Ribeiroia ondatrae* (Trematoda: Digenea) infection induces severe limb malformations in western toads (*Bufo boreas*) / [P.T.J. Johnson, K.B. Lunde, R.W. Haight et al.] // Can. J. Zool. - 2001. – 79. – P. 370-379.
75. Rocek Z. Neoteny and paedomorphosis as evolutionary factors in tertiary amphibia / Z.Rocek. // Journal of morphology. - Bristol, June 1997. - Vol. 232, № 3. – P. 231.
76. Schmidt B.R. Pesticides, mortality and population growth rate / B.R.Schmidt. // Trends in Ecology and Evolution. - September 2004.-Vol. 19, № 9. – P. 459-460.
77. Schmidt B.R. Predator-induced behavioural responses: tadpoles of the neotropical frog *Phyllomedusa tarsius* do not respond to all predators / B.R.Schmidt, A. Amézquita. // Herpetological Journal. - 2001. - Vol. 11. - P. 9-15.
78. Sire coloration influences offspring survival under predation risk in the moorfrog / [B.C. Sheldon, H. Arponen, A. Laurila et al.] // J. Evol. Biol. - 2003. – 16. – P. 1288-1295.
79. Skelly D.K. Behavioral and life-historical responses of larval american toads to an odonate predator / D.K. Skelly, E.E. Werner. // Ecology. –1990. – Vol. 71, № 6. – P. 2313-2322.
80. Skelly D.K. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian / D.K. Skelly. // Ecology. -1992. – Vol. 73, Issue 2. – P. 704-708.
81. Smirnov S.V. Paedomorphic origin of the anurans: a new approach to prove it / S.V. Smirnov. // Russian Journal of Herpetology. – 1999. - Vol. 6, № 2. - P. 118-124.
82. Spieler M. Aggregation behaviour of *Bufo maculatus* tadpoles as an antipredator mechanism / M. Spieler, K.E. Linsenmair. // Ethology. – 1999. – 105. – P. 665-686.
83. Steeger T. White paper on potential developmental effects of atrazine on amphibians // In support of an interim reregistration eligibility decision on

- atrazine. Office of prevention, pesticides and toxic substances. Office of Pesticide Programs. Environmental Fate and Effects Division / T. Steeger, J. Tietge. – Washington, D. C. May 29, 2003. – 95 p.
84. Stöck M. Progress towards a taxonomic revision of the Asian *Bufo viridis* group: Current status of nominal taxa and unsolved problems (Amphibia: Anura: Bufonidae) / M. Stöck, R. Gönther, W. Böhme. // Zool. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2001. -№ 18.
 85. Tadpole morphology of two spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) (Amphibia, Anura, Pelobatidae) / V. Sidorovska, K. Ljubisavljevic, G. Dzukic, M. Kalezic. // Spixiana. – 2002. – Vol. 25, № 2. – P. 183-191.
 86. Temporal variation in predation risk: stage-dependency, graded responses and fitness costs in tadpole antipredator defences / A. Laurila, M. Järvi-Laturi, S. Pakkasmaa, J. Merilä. // Oikos. - Copenhagen, 2004. – 107. – P. 90-99.
 87. Teplitsky C. Hierarchical responses of tadpoles to multiple predators / C. Teplitsky, S. Plenet, J. Pierre. // Ecology. – 2004. – Vol. 85, № 10. - P. 2888-2894.
 88. The lure effect, tadpole tail shape, and the target of dragonfly strikes / [J. Van Buskirk, P. Anderwald, S.Lüpold et al.] // Journal of Herpetology. – 2003. - Vol. 37, № 2.- P. 420-424.
 89. The ploidy and genetic structure of hybrid populations of water frogs *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) of Ukraine Fauna / [S.V. Mezhzherin, S.Yu. Morozov-Leonov, O.V. Rostovskaya et al.] // Cytology and Genetics. – 2010. - Vol. 44, № 4. - P. 212-216.
 90. Thurnheer S. Spatial distribution and survival rate of waterfrog tadpoles in relation to biotic and abiotic factors: a fieldexperiment / S. Thurnheer, H.-U. Reyer.// Amphibia-Reptilia. – 2000. – 22. – P. 21-32.
 91. 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. – Vol. 51, №4. – P. 343-348.

92. Van Buskirk J. Dosage response of an induced defense: how sensitive are tadpoles to predation risk? / J. Van Buskirk, M. Arioli. // Ecology. – 2002. – Vol. 83, № 6. - P. 1580-1585.
93. Van Buskirk J. Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation / J. Van Buskirk, S.A. Mccollum. // J. Evol. Biol. – 2000. – 13. – P. 336-347.
94. Van Buskirk J. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance / J. Van Buskirk. // Ecology. – 2005. – Vol. 86, № 7. - P. 1936-1947.
95. Van Buskirk J. Specific induced responses to different predator species in anuran larvae / J. Van Buskirk. // J. Evol. Biol. – 2001. – 14. – P. 482-489.
96. Van Buskirk J. The costs of an inducible defense in anuran larvae / J. Van Buskirk. // Ecology. – 2000. – Vol. 81, № 10. - P. 2813-2821.
97. Wu CS. Effects of salinity on the survival, growth, development, and metamorphosis of *Fejervarya limnocharis* tadpoles living in brackish water / CS Wu, YC Kam. // Zoolog Sci., Tokyo. – 2009. – Vol. 26, № 7. – P. 476-482.
98. Аналіз изменчивости кариотипа зелёной жабы, *Bufo viridis* (Amphibia, Bufonidae) Крыма / Е.М. Писанец, Н.Н. Сурядная, О.Н. Мануилова, А.М. Писанец // Праці Українського герпетологічного товариства. – Київ, 2013. - № 4. - С. 132-139.
99. Біологічний словник. Видання друге, перероблене і доповнене. – Київ: Головна редакція УРЕ, 1986. – 680 с.
100. Боркин Л.Я. О гигантских головастиках зелёных лягушек комплекса *Rana esculenta* / Л.Я. Боркин, Л. Бергер, Р. Гюнтер // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии (Тр. Зоол. ин-та АН СССР). - 1981. – Т. 101. – С. 29-47.
101. Вовнянко Л. Біотопна характеристика кумок (*Bombina*) гібридної зони північно-західного Передкарпаття / Л. Вовнянко. // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. - 2017. - Випуск 75. - С. 83-89.
102. Генетическая структура гибридных поселений и морфометрия зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* L., 1758 западноукраинского региона /

- [С.В. Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов, О.Д. Некрасова и др.] // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2009. - Випуск 26. – С. 5-12.
103. Герд С.В. Террариум в школе. (Наши земноводные и пресмыкающиеся) // Пособие для учителей средней школы / С.В. Герд. – Л.: Учпедгиз, 1956. – 136 с.
 104. Дабагян Н.В. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. / Н.В. Дабагян, Л.А. Слепцова // Объекты биологии развития. - М.: Наука, 1975. - С. 442-462.
 105. Заброда С.Н. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы – *Pelobates fuscus* (Laur.) из Украинского Полесья / С.Н. Заброда, Е.П. Ильенко. // Вестник зоологии. – 1981. – № 4. – С. 66-71.
 106. Зависимость между исходным уровнем теплоустойчивости клеток и белков и направлением фенотипического сдвига в результате температурной адаптации головастиков лягушек / Б.П. Ушаков, М.А. Глушанкова, Е.А. Салменкова, И.С. Чернокожева. // Экология. - 1971. - № 3. – С. 9-18.
 107. Иванова Н.Л. Морфологические особенности сеголеток некоторых видов земноводных, выращенных в условиях различной групповой плотности / Н.Л. Иванова // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. – Свердловск, 1985. – С. 76-84.
 108. 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.
 109. Корнилова М.Б. Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций / М.Б. Корнилова, И.А. Сербинова, С.М. Ляпков. // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда

- Герпетологического общества им. А. М. Никольского. - Санкт-Петербург, 2008. – С. 185-190.
110. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР / С.Л. Кузьмин. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. – 298 с.
 111. Куртяк Ф.Ф. Зміни відношень морфологічних показників в онтогенезі *Rana klepton esculenta* (Amphibia) / Ф.Ф. Куртяк // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004. – Випуск 14. – С. 184-187.
 112. 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 и др.] // Вестник Бурятского государственного университета. – 2015. – №4. – С. 174-179.
 113. Мазанаева Л.Ф. Распространение и экология сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus*) в Дагестане / Л.Ф. Мазанаева, А.Д. Аскендеров.// Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. - Санкт-Петербург. - 2008. – С. 268-273.
 114. Манило В.В. Сравнительный анализ морфологических и кариологических особенностей обыкновенной, *Hyla arborea*, и восточной *Hyla orientalis* (Anura, Hylidae) квакш с территории Украины / В.В. Манило, Н.А. Смирнов, О.Н. Мануилова. //Праці українського герпетологічного товариства. - № 5. - 2014. – С. 55-72.
 115. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины / [Л.Я. Боркин, А.И. Зиненко, А.В. Коршунов и др.] // Матеріали першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. (Київ, 10-12 жовтня 2005 р.). - К., 2005. – С. 23-26.
 116. Межжерин С.В. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) Горного

- Крыма / С.В. Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов. // Цитология и генетика.- 1999. – Т. 33, № 1. – С. 44-48.
117. Межжерин С.В. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. / С.В. Межжерин, В.Н. Песков. // Цитология и генетика. - 1992. – Т. 26, №1. – С. 43-48.
 118. Межжерин С.В. Генетический анализ структуры гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) Волыни / С.В. Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов. // Цитология и генетика. - 1996. – Т. 30, № 1. – С. 48-53.
 119. Межжерин С.В. Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) / С.В. Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов. // Цитология и генетика. - 1993.- Т. 27, № 2. – С. 63-67.
 120. Межжерин С.В. Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Bombina bombina* (L., 1761) и *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) в Прикарпатье / С.В. Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов, А.В. Янчуков. // Доп. Нац. акад. наук України. - 2001. – 5. – С. 161-164.
 121. Межжерин С.В. Генетична різноманітність земноводних та плазунів / С.В. Межжерин, Т.І. Котенко, С.Ю. Морозов-Леонов // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. – Київ: Наук. думка, 1999. – С. 217-226.
 122. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран / С.Н. Литвинчук, Ю.М. Розанов, Л.Я. Боркин, Д.В. Скоринов. // Вопросы герпетологии: Материалы 3-го съезда Герпетол. об-ва А.М.Никольского (Пушино-на Оке, 9-13 октября 2006 г.). – Пушино; Санкт-Петербург, 2008. – С. 247-257.
 123. Морозов-Леонов С.В. Генетическая асимметричность гибридных зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia : Ranidae) Украины / С.В.

- Морозов-Леонов, Е.И. Жалай, С.В. Межжерин. // Цитология и генетика. – 2006. – № 5. – С. 10-15.
124. Морозов-Леонов С.Ю. Анализ генетической структуры гибридной популяции зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из плавней Дуная / С.Ю. Морозов-Леонов, С.В. Межжерин. // Цитология и генетика. - 1995. – Т. 29, № 2. – С. 71-76.
 125. Морозов-Леонов С.Ю. Генетическая структура однополых гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* complex в равнинном Закарпатье / С.Ю. Морозов-Леонов, С.В. Межжерин, Ф.Ф. Куртяк. // Цитология и генетика. - 2003. – Т. 37, № 1. – С. 43-47.
 126. Моткова М.Ю. О питании и экологии личинок бесхвостых амфибий / М.Ю. Моткова. // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). – Ленинград: Наука, 1977. – С. 148-149.
 127. 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 и др.] // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. – 2015. – № 2. – С. 6-13.
 128. Некрасова О.Д. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднепровья / О.Д. Некрасова, С.Ю. Морозов-Леонов. // Вестн. зоологии. - 2001. – Т. 35, № 5. – С. 47-52.
 129. Некрасова О.Д. Популяционные системы комплекса зеленых лягушек *Pelophylax esculentus* Дуная и их состав / О.Д. Некрасова, С.Ю. Морозов-Леонов. // Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. (Минск, Беларусь, 24-27 сентября 2012 г.). – Минск, 2012. – С. 206-209.
 130. Некрасова О.Д. Структура популяцій та гібридизація зелених жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій Середнього Придніпров'я:

автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.08. "зоологія" / Некрасова О.Д. – Київ, 2002. – 19 с.

131. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / [А.Г. Банников, И.С. Даревский, В.Г. Ищенко и др.]. – М.: Просвещение, 1977. – 415 с.
132. Писанец Е.М. Материалы по личиночному развитию 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.
133. Писанец Е.М. Материалы по таксономическим взаимоотношениям серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики / Е.М. Писанец. // Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда герпетол. об-ва им. А.М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 декабря 2000 г.). –Спб., 2001.-С. 234-239.
134. Писанец Е.М. Новые данные о распространении в Украине прыткой лягушки, *Rana dalmatina* (Amphibia, Anura), и восточной границе ее ареала / Е.М. Писанец, В.Ю. Реминный. // Праці Українського герпетологічного товариства. – Київ, 2008. – № 1. – С. 77-86.
135. Писанец Е.М. Основные направления в исследовании р. *Bufo* / Е.М. Писанец // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. – Киев, 1989. – С. 46-72.
136. Писанец Е.М. Предварительные материалы по изменчивости квакш (Amphibia, Hylidae) Восточной Европы / Е.М. Писанец, А.С. Матвеев. // 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. 241-248.
137. Писанец Е.М. Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, *Hyla arborea*, и восточной, *H. orientalis*, квакш Восточной

- Европы (Amphibia, Hylidae) / Е.М. Писанец, В.В. Манило, А.С.Матвеев. // Праці Українського герпетол. тов-ва. – Київ, 2011. - № 3. – С. 128-138.
138. Писанец Е.М. Систематика и географическая изменчивость жаб фауны СССР: автореф. дис. на здобуття наук.ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.08. "зоологія" / Писанец Е.М. – Киев. – 1978. - 27 с.
 139. Писанец Е.М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики. Сообщ. 2 / Е.М. Писанец // Вестник зоологии. – 2002. – Т. 36, № 1. – С. 61-68.
 140. Писанець Є. Земноводні Східної Європи. Ч. II. Ряд Безхвості / Є. Писанець. – Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України, 2014. – 192 с.
 141. Писанець Є. Земноводні України (посібник для визначення амфібій України та суміжних країн) / Є. Писанець. - Київ: Видавництво Раєвського, 2007. - 192 с.
 142. Пloidность и генетическая структура гибридных популяций водных лягушек *Pelophyla xesculentus* (L., 1758) complex (Amphibia, Ranidae) Украины / [С.В. Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов, О.В. Ростовская и др.] // Цитология и генетика. - 2010. - № 4. – С. 23-28.
 143. Подушка С.Б. Длительность созревания самок осетровых, инъецированных в различное время суток / С.Б. Подушка // Биологически активные вещества и факторы в аквакультуре. Сборник научных трудов. – М., 1993. – С. 49-52.
 144. Подушка С.Б. Икорно-товарное осетроводство в Кармановском рыбхозе / С.Б. Подушка, И.В. Армянинов // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории. – Красноярск, 2008. – С. 119-121.
 145. Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины / [С.В.Межжерин, С.Ю. Морозов-Леонов, О.Д. Некрасова и др.] // Матеріали Першої конференції

- Українського герпетологічного товариства (Київ, 10-12 жовтня 2005 р.). - Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України. - 2005. - С. 110-114.
146. Пястолова О.А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* Nilss на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток / О.А. Пястолова. // Экология. - 1978. - № 3. - С.59-63.
 147. Пястолова О.А. Некоторые морфологические и цитологические особенности печени сеголеток *Rana arvalis* в условиях техногенного ландшафта / О.А. Пястолова, Е.А. Трубецкая. // Экология. - 1989. - № 5. – С. 57-63.
 148. Ремінний В.Ю. Земноводні Дністровсько-Дніпровської лісостепової провінції: видовий склад, поширення, вікова структура популяцій: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.08. "зоологія" / Ремінний В.Ю. – Київ. - 2010. – 23 с.
 149. Ремінний В.Ю. Нові відомості про східну межу ареалу прудкої жаби *Rana dalmatina* (Ranidae, Amphibia) / В.Ю. Ремінний. // Наук. вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. - Ужгород., 2007. - Вип. 21. – С. 113-116.
 150. Ручин А.Б. Влияние освещенности на эмбриональное развитие двух видов бурых лягушек / А.Б. Ручин. // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. -Санкт-Петербург. -2008.-С. 361-363.
 151. Смірнов Н.А. Прудка жаба, *Rana dalmatina* (Amphibia, Anura, Ranidae), в Івано-Франківській області, Україна / Н.А. Смірнов, В.В. Бучко // Збірник праць Зоологічного музею. – Київ. – 2018. - № 49. – С. 38-47.
 152. Стах В.О. Морфологічна мінливість зелених жаб (*Pelophylax*) водойм Львівської області та Шацького національного природного парку / В.О. Стах, І.С. Хамар // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. РОЗДІЛ II. Біологія. - 2014. - № 11. - С. 296-301.
 153. Сурядная Н.Н. К вопросу о межвидовых различиях в окраске зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*) Украины /

- Н.Н. Сурядная. // Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 декабря 2000 г.). – СПб., 2001. – С. 285-286.
154. Терентьев В.П. Лягушка / В.П. Терентьев. – М., 1950. – 342 с.
 155. 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.
 156. 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.
 157. 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.
 158. Ткаченко О.В. Особенности морфологии личинок тальшской 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.
 159. 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. – Луцьк, 2012. – 9. – С. 228-234.
 160. 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. - Ужгород., 2007. - Вип. 21. - С. 143-148.
161. Ткаченко О.В. Предварительные материалы по изменчивости личинок чесночниц (Amphibia: Anura: Pelobatidae) с территории Украины / О.В. Ткаченко. // Вопросы герпетологии: Материалы 5-го съезда Герпетологического общества А.М. Никольского (Минск, Беларусь, 25-28 сентября 2012 г.).- Минск: Право и экономика, 2012. – С. 318-321.
 162. 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.
 163. 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.
 164. Трубецкая Е.А. Адаптивные механизмы развития личинок остромордой лягушки / Е.А. Трубецкая // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Сб. науч. Трудов. – Екатеринбург, 1992. – С. 21-28.
 165. 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, 2006. – С. 266-267.
 166. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>
 167. <http://www.veterinar.ru/pharmacy/62/789/>
 168. <http://www.vitawater.ru/terra/terrar/tip-aqua.shtml>

ДОДАТКИ

ДОДАТОК А

Таблиця А.1

Розмірні характеристики личинок *Bombina bombina*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тулуба (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
18	0	1	3,51	-	1,36	-	4,87	-
19	1	2	3,68; 4,57	-	2,14; 2,47	-	6,15; 6,71	-
20	2	1	4,41	-	3,52	-	7,93	-
21	3	1	4,17	-	3,73	-	7,90	-
22	4	1	4,59	-	4,17	-	8,76	-
23	2-6	5	$\frac{4,02}{3,74-4,41}$	0,25	$\frac{4,27}{3,72-4,73}$	0,45	$\frac{8,29}{7,64-9,04}$	0,59
24	8	1	3,55	-	4,99	-	8,54	-
25	6-41	14	$\frac{4,79}{3,88-5,39}$	0,45	$\frac{6,51}{5,37-7,99}$	0,75	$\frac{11,30}{9,25-12,59}$	1,02
26	3-42	55	$\frac{5,16}{3,20-6,63}$	0,67	$\frac{7,10}{4,52-9,12}$	0,98	$\frac{12,26}{7,72-15,66}$	1,53
27	6-47	13	$\frac{6,61}{4,95-8,91}$	1,01	$\frac{8,71}{6,21-10,86}$	1,26	$\frac{15,32}{11,16-19,77}$	2,24
28	19-44	16	$\frac{7,95}{6,97-9,17}$	0,65	$\frac{10,61}{9,15-13,14}$	1,15	$\frac{18,56}{16,75-22,31}$	1,63
29	17-59	10	$\frac{9,74}{8,04-11,30}$	0,98	$\frac{\approx 12,60}{9,44-15,68}$	2,20	$\frac{22,34}{17,79-25,81}$	2,57
30	38-47	2	9,39; 10,93	-	12,78; 14,50	-	22,17; 25,43	-
31	31-54	2	10,24; 11,05	-	13,77; 13,25	-	24,01; 24,30	-
32	37-41	2	10,11; 11,55	-	14,21; 14,42	-	24,32; 25,97	-

33	32-62	5	$\frac{10,51}{9,93-10,93}$	0,44	$\frac{14,01}{11,83-15,34}$	1,31	$\frac{24,52}{22,45-25,51}$	1,30
34	34-50	3	11,38; 11,73; 13,04	-	13,01; 16,46; 16,76	-	26,05; 27,84; 28,49	-
35	37-63	11	$\frac{11,67}{11,07-12,62}$	0,58	$\frac{17,14}{14,44-18,66}$	1,41	$\frac{28,81}{25,51-30,96}$	1,55
36	40-52	2	11,38; 12,48	-	16,26; 17,72	-	28,74; 29,10	-
37	39-61	3	12,43; 12,46; 12,59	-	18,27; 19,63; 19,82	-	30,86; 32,06; 32,28	-
38	41-59	6	$\frac{12,42}{11,62-13,05}$	0,46	$\frac{19,18}{16,80-21,24}$	1,61	$\frac{31,60}{28,42-33,64}$	1,81
39	53-78	8	$\frac{13,49}{12,45-14,26}$	0,66	$\frac{21,24}{19,29-24,99}$	1,90	$\frac{34,73}{32,26-38,81}$	2,15
40	58-70	5	$\frac{13,24}{12,23-14,13}$	0,67	$\frac{22,69}{20,91-24,27}$	1,25	$\frac{35,92}{34,20-38,30}$	1,48
41	61-77	2	12,00; 12,50	-	21,88; 22,90	-	33,88; 35,40	-
42	67-78	5	$\frac{12,18}{11,24-14,16}$	1,18	$\frac{22,76}{20,64-24,50}$	1,43	$\frac{34,93}{32,54-36,82}$	1,71
43	62-70	5	$\frac{11,24}{10,33-12,05}$	0,62	$\frac{\approx 16,79}{12,08-22,29}$	4,15	$\frac{\approx 28,03}{23,41-33,37}$	4,31
44	64-78	8	$\frac{11,52}{10,77-12,23}$	0,53	$\frac{\approx 11,52}{7,43-16,97}$	3,52	$\frac{\approx 23,04}{18,45-28,26}$	3,64
45	70-93	7	$\frac{11,63}{10,17-13,87}$	1,25	$\frac{\approx 1,17}{0,55-2,63}$	0,78	$\frac{12,81}{10,86-14,89}$	1,60
46	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблиця А.2

Розмірні характеристики личинок *Bombina variegata*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тулуба (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
20	-1-0	4	3,84; 4,08; 4,12; 4,72	-	2,46; 2,5; 3,03; 3,28		6,62; 6,87; 7,18; 7,36	-

21	1	2	4,09; 4,56	-	3,49; 4,60	-	8,05; 8,69	-
22	2	2	3,86-4,06	-	5,30-5,30	-	9,16-9,36	-
23	4	1	4,38	-	4,10	-	8,48	-
24	4	1	4,40	-	5,06	-	9,46	-
25	5-6	3	3,53; 4,08; 4,64	-	4,93; 5,24; 7,57	-	8,77; 9,57; 11,65	-
26	6-14	2	4,92; 4,99	-	7,08; 7,64	-	12,07; 12,56	-
27	7-22	9	<u>5,42</u> 5,06-5,79	0,25	<u>8,95</u> 8,28-9,72	0,41	<u>14,37</u> 13,96-15,10	0,36
28	8-31	25	<u>6,13</u> 5,00-7,58	0,76	<u>10,02</u> 8,55-14,05	1,33	<u>16,15</u> 13,82-21,62	1,96
29	13-35	11	<u>≈7,04</u> 4,11-8,52	1,16	<u>≈10,56</u> 3,79-12,76	2,53	<u>≈17,60</u> 7,90-21,22	3,65
30	17-35	3	4,64; 7,96; 8,05	-	4,57; 12,84; 13,19	-	9,21; 20,80; 21,24	-
31	30-37	2	7,26; 9,47	-	11,68; 13,69	-	18,94; 23,16	-
32	30-36	3	7,84; 8,64; 9,78	-	11,58; 13,24; 13,98	-	19,42; 21,88; 23,76	-
33	23	1	8,26	-	12,26	-	20,52	-
34	25-31	3	9,52; 9,82; 9,84	-	14,37; 14,59; 14,79	-	24,19; 24,31; 24,43	-
35	27-38	10	<u>≈9,25</u> 6,78-11,42	1,45	<u>≈14,63</u> 11,79-16,61	1,73	<u>≈23,88</u> 19,01-28,03	3,12
36	35	1	11,10	-	17,07	-	28,17	-
37	33-43	3	10,23; 11,64; 11,93	-	16,76; 19,51; 20,01	-	26,99; 31,15; 31,94	-
38	39-48	3	8,91; 11,45; 11,54	-	13,73; 18,78; 19,94	-	22,64; 30,23; 31,48	-
39	37-47	9	<u>12,17</u> 10,16-13,18	0,92	<u>19,42</u> 16,02-22,37	1,88	<u>31,59</u> 26,18-35,55	2,72
40	40-53	10	<u>11,93</u> 10,89-13,24	0,75	<u>20,34</u> 17,36-22,21	1,31	<u>32,27</u> 28,31-35,45	1,99
41	48-58	9	<u>11,99</u> 10,11-12,98	1,08	<u>20,86</u> 17,62-25,04	2,08	<u>32,86</u> 27,73-38,02	3,05
42	43-68	3	10,92; 11,13; 12,21	-	18,94; 19,62; 20,38	-	30,07; 30,54; 32,59	-

43	48-62	8	$\frac{11,18}{9,31-11,72}$	0,79	$\frac{\approx 18,45}{15,25-23,52}$	2,48	$\frac{\approx 29,63}{25,63-35,24}$	2,98
44	44-63	9	$\frac{10,36}{9,30-11,28}$	0,70	$\frac{\approx 11,06}{6,91-15,49}$	3,25	$\frac{\approx 21,43}{16,39-25,34}$	3,27
45	45-71	34	$\frac{10,30}{8,34-12,00}$	0,72	$\frac{\approx 2,25}{0,72-4,69}$	1,15	$\frac{12,55}{10,12-15,51}$	1,25
46	82	1	12,24	-	0,83	-	13,07	-

Таблиця А.3

Розмірні характеристики личинок *Pelobates fuscus*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тулуба (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
18	0	8	$\frac{3,41}{3,21-3,67}$	0,17	$\frac{\approx 0,61}{0,22-0,99}$	0,27	$\frac{4,02}{3,43-4,51}$	0,35
19	0	4	3,72; 3,89; 3,90; 3,91	-	0,62; 0,984 1,07; 1,19	-	4,34; 4,87; 4,97; 5,10	-
20	1-2	12	$\frac{4,17}{3,69-4,96}$	0,42	$\frac{\approx 2,29}{1,46-3,63}$	0,56	$\frac{6,46}{5,61-8,31}$	0,85
21	1-3	15	$\frac{4,30}{3,86-4,82}$	0,30	$\frac{\approx 3,30}{2,07-4,99}$	0,83	$\frac{7,61}{5,93-9,73}$	1,09
22	3	2	3,84; 3,97	-	4,21; 4,28	-	8,05; 8,25	-
23	3-5	18	$\frac{4,03}{3,77-4,65}$	0,23	$\frac{4,74}{2,90-5,84}$	0,68	$\frac{8,77}{7,55-9,67}$	0,57
24	4-8	12	$\frac{4,43}{4,14-5,11}$	0,32	$\frac{\approx 4,98}{1,67-5,91}$	1,10	$\frac{9,40}{6,31-10,58}$	1,04
25	5-13	9	$\frac{4,49}{3,82-5,13}$	0,44	$\frac{\approx 5,41}{1,66-8,23}$	2,21	$\frac{\approx 9,91}{5,48-13,36}$	2,56
26	5-39	174	$\frac{5,88}{3,89-9,33}$	1,09	$\frac{8,03}{4,41-11,52}$	1,26	$\frac{14,48}{9,09-20,71}$	7,78
27	9-42	38	$\frac{8,45}{5,48-11,97}$	1,39	$\frac{11,33}{7,63-19,18}$	2,31	$\frac{19,78}{13,53-31,15}$	3,62

28	17-71	149	<u>11,50</u> 5,27-16,72	1,84	<u>15,85</u> 9,72-25,90	2,86	<u>27,35</u> 14,99-42,62	4,60
29	20-83	50	<u>13,76</u> 11,40-16,48	1,04	<u>19,81</u> 15,65-23,81	1,79	<u>33,56</u> 27,86-39,23	2,52
30	25-78	47	<u>15,33</u> 13,37-18,06	1,01	<u>21,75</u> 13,47-28,39	2,36	<u>37,08</u> 27,34-46,45	3,00
31	24-77	80	<u>16,66</u> 13,41-19,81	1,25	<u>24,57</u> 18,17-31,30	2,38	<u>41,23</u> 33,47-50,93	3,36
32	29-89	33	<u>18,28</u> 16,28-21,57	1,08	<u>26,42</u> 20,63-33,55	2,71	<u>44,71</u> 36,91-53,39	3,36
33	32-88	15	<u>19,57</u> 17,70-22,12	1,31	<u>28,26</u> 24,68-36,48	2,92	<u>47,82</u> 43,67-58,60	3,69
34	34-89	40	<u>20,81</u> 17,96-24,40	1,70	<u>30,17</u> 24,50-35,45	2,62	<u>50,96</u> 44,21-58,86	3,95
35	37-92	61	<u>23,41</u> 20,04-27,76	1,79	<u>34,99</u> 28,57-41,21	2,94	<u>58,40</u> 48,61-68,54	4,22
36	43-91	23	<u>25,55</u> 22,03-28,33	1,82	<u>38,46</u> 34,01-44,98	2,95	<u>64,01</u> 56,67-73,31	4,31
37	46-91	11	<u>26,16</u> 22,75-28,60	1,87	<u>41,25</u> 38,69-48,61	2,94	<u>67,41</u> 61,49-77,21	4,14
38	44-92	18	<u>26,47</u> 24,12-29,00	1,49	<u>41,22</u> 35,45-47,06	2,36	<u>67,69</u> 64,45-75,40	2,67
39	46-90	31	<u>27,47</u> 24,54-31,14	1,56	<u>42,04</u> 36,26-45,96	2,59	<u>69,51</u> 62,58-76,99	3,31
40	49-93	13	<u>27,61</u> 23,77-30,20	2,22	<u>44,18</u> 37,97-49,23	3,72	<u>71,80</u> 64,11-79,04	4,85
41	51-94	33	<u>27,22</u> 23,85-31,11	2,03	<u>45,35</u> 37,55-54,70	3,65	<u>72,32</u> 62,41-79,82	4,15
42	52-95	38	<u>21,55</u> 18,23-24,09	1,35	<u>43,79</u> 34,26-52,45	3,57	<u>65,34</u> 54,07-75,32	4,59
43	57-87	7	<u>19,94</u> 18,50-21,46	1,17	<u>35,81</u> 32,74-38,55	2,27	<u>55,76</u> 51,24-60,01	3,22
44	56-95	10	<u>19,61</u> 17,93-21,24	1,18	<u>≈17,47</u> 5,32-31,36	8,38	<u>≈37,08</u> 25,14-51,45	8,06
45	57-96	20	<u>20,22</u> 17,91-23,76	1,73	<u>≈4,18</u> 0,65-7,97	2,58	<u>24,39</u> 21,87-30,82	2,28

46	58-96	7	<u>21,82</u> 19,20-24,71	2,09	-	-	<u>21,82</u> 19,20-24,71	2,09
----	-------	---	-----------------------------	------	---	---	-----------------------------	------

Таблиця А.4

Розмірні характеристики личинок *Pelobates vespertinus*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тулуба (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			<u>M</u> min-max	σ	<u>M</u> min-max	σ	<u>M</u> min-max	σ
18	0	13	<u>4,11</u> 3,70-4,53	0,24	<u>≈0,95</u> 0,64-1,26	0,19	<u>5,06</u> 4,34-5,54	0,33
19	0	8	<u>4,26</u> 3,97-4,42	0,13	<u>≈1,10</u> 0,76-1,41	0,19	<u>5,35</u> 4,92-5,65	0,26
20	1-2	30	<u>4,50</u> 3,87-5,04	0,28	<u>3,32</u> 2,50-4,13	0,39	<u>7,82</u> 6,87-8,60	0,45
21	2-3	36	<u>4,20</u> 3,41-4,77	0,31	<u>5,00</u> 4,12-6,09	0,46	<u>9,20</u> 7,96-10,40	0,57
22	3-4	24	<u>4,04</u> 3,56-4,43	0,25	<u>5,53</u> 3,66-6,80	0,57	<u>9,57</u> 7,92-10,63	0,58
23	3-5	15	<u>3,90</u> 3,28-4,43	0,30	<u>6,09</u> 4,99-6,68	0,50	<u>10,04</u> 8,59-10,97	0,72
24	3-5	31	<u>4,16</u> 3,64-4,57	0,23	<u>6,15</u> 4,70-7,34	0,63	<u>10,31</u> 8,98-11,38	0,68
25	4-14	119	<u>4,52</u> 3,55-6,03	0,51	<u>6,59</u> 4,80-8,21	0,69	<u>11,12</u> 9,23-13,91	0,96
26	5-45	631	<u>6,56</u> 4,14-13,76	1,34	<u>8,54</u> 5,16-14,96	1,47	<u>15,10</u> 9,84-26,27	2,68
27	9-48	206	<u>9,10</u> 5,96-13,42	1,41	<u>11,24</u> 6,40-18,00	1,84	<u>20,34</u> 14,36-30,07	2,94
28	15-47	194	<u>12,14</u> 7,77-16,74	1,50	<u>14,54</u> 4,23-21,98	2,50	<u>26,69</u> 13,84-37,75	3,64
29	27-46	54	<u>14,89</u> 12,62-17,67	1,18	<u>18,38</u> 12,84-22,41	2,23	<u>33,28</u> 26,13-40,00	2,93

30	30-46	33	<u>15,91</u> 12,27-19,27	1,30	<u>20,06</u> 16,32-24,46	1,87	<u>35,98</u> 30,70-41,04	2,58
31	30-49	51	<u>17,15</u> 14,80-20,79	1,28	<u>21,49</u> 16,67-28,14	2,60	<u>38,64</u> 32,85-48,93	3,23
32	34-46	22	<u>18,47</u> 16,48-21,27	1,18	<u>22,78</u> 17,11-27,09	2,77	<u>≈38,84</u> 17,27-48,36	8,38
33	37-52	32	<u>19,45</u> 15,97-22,23	1,62	<u>24,60</u> 18,58-31,04	2,56	<u>44,05</u> 34,55-52,18	3,82
34	39-55	91	<u>21,83</u> 16,88-31,63	2,19	<u>28,77</u> 22,29-39,16	3,77	<u>50,49</u> 39,20-65,08	5,38
35	40-57	60	<u>23,57</u> 19,51-28,02	1,62	<u>31,64</u> 23,26-44,33	3,93	<u>55,21</u> 43,23-69,61	5,18
36	48-58	18	<u>24,77</u> 21,65-27,76	1,72	<u>35,10</u> 26,54-41,39	4,27	<u>59,87</u> 50,62-65,83	5,20
37	48-61	15	<u>25,20</u> 20,55-30,60	2,45	<u>≈35,86</u> 29,76-51,68	6,00	<u>≈61,06</u> 50,94-79,82	7,98
38	49-58	37	<u>26,28</u> 22,29-29,01	1,45	<u>36,19</u> 26,81-43,87	3,56	<u>62,47</u> 53,03-71,11	4,51
39	48-59	36	<u>27,14</u> 25,03-30,74	1,48	<u>38,51</u> 24,71-45,90	4,07	<u>65,88</u> 59,27-75,45	4,57
40	49-60	63	<u>27,59</u> 24,20-30,83	1,64	<u>40,06</u> 30,53-51,87	4,79	<u>67,71</u> 54,73-82,70	5,94
41	49-63	55	<u>27,58</u> 22,79-31,96	1,97	<u>44,43</u> 33,29-52,02	4,53	<u>72,13</u> 57,58-83,01	5,78
42	61-64	5	<u>21,72</u> 20,56-23,37	1,26	<u>≈38,94</u> 35,62-42,24	2,93	<u>60,67</u> 57,70-65,61	3,24
43								
44	64	1	18,75	-	10,31	-	29,06	-
45								
46	64	2	20,67; 21,22	-	-	-	20,67; 21,22	-

Таблиця А.5

Розмірні характеристики личинок *Hyla orientalis*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			<u>М</u> min-max	σ	<u>М</u> min-max	σ	<u>М</u> min-max	σ
19	0-1	5	<u>3,06</u> 2,78-3,51	0,28	<u>≈2,51</u> 2,21-3,17	0,40	<u>5,57</u> 5,10-6,28	0,58
20	0-2	10	<u>2,94</u> 2,60-3,44	0,31	<u>≈3,06</u> 1,93-3,77	0,51	<u>6,00</u> 4,66-6,89	0,72
21	1	8	<u>3,09</u> 2,77-3,46	0,23	<u>3,45</u> 2,82-3,98	0,38	<u>6,55</u> 5,61-7,16	0,56
22	2	3	2,98; 3,35; 3,55	-	3,49; 4,13; 4,26	-	6,47; 7,48; 7,81	-
23	2-4	6	<u>3,09</u> 2,77-3,77	0,38	<u>3,77</u> 3,48-4,01	0,22	<u>6,85</u> 6,49-7,25	0,32
24	2-6	11	<u>3,06</u> 2,56-3,72	0,35	<u>≈3,97</u> 2,06-4,12	1,04	<u>≈7,03</u> 4,83-7,10	1,29
25	3-6	21	<u>3,14</u> 2,55-3,92	0,39	<u>4,89</u> 2,83-6,41	0,90	<u>8,03</u> 5,65-10,08	1,16
26	4-40	115	<u>3,74</u> 2,69-7,08	0,56	<u>6,12</u> 3,13-11,81	1,08	<u>9,86</u> 6,17-18,89	1,58
27	11-28	70	<u>5,03</u> 4,14-6,13	0,58	<u>8,50</u> 6,50-11,59	1,14	<u>13,53</u> 10,65-17,52	1,63
28	12-33	80	<u>6,40</u> 4,58-8,00	0,75	<u>10,94</u> 5,91-13,87	1,47	<u>17,34</u> 13,52-21,32	2,03
29	20-43	27	<u>7,64</u> 6,19-9,10	0,63	<u>13,06</u> 11,54-15,18	1,08	<u>20,70</u> 17,73-23,86	1,50
30	23-38	30	<u>8,16</u> 7,17-8,91	0,44	<u>14,54</u> 11,99-15,84	0,86	<u>22,70</u> 19,16-24,58	1,17
31	27-48	19	<u>9,09</u> 8,18-9,93	0,46	<u>15,57</u> 9,80-18,98	1,99	<u>24,66</u> 18,68-28,53	2,12

32	28-44	21	<u>9,14</u> 7,38-9,93	0,54	<u>16,50</u> 12,35-18,30	1,31	<u>25,65</u> 21,39-27,75	1,43
33	29-48	17	<u>9,58</u> 7,88-10,99	0,78	<u>17,50</u> 13,73-19,98	1,38	<u>27,08</u> 23,66-30,02	1,54
34	29-58	38	<u>10,45</u> 9,30-11,68	0,68	<u>19,07</u> 13,02-21,68	1,49	<u>29,52</u> 23,19-33,26	1,86
35	30-55	21	<u>10,58</u> 8,31-11,85	0,82	<u>20,43</u> 16,37-22,95	1,77	<u>31,00</u> 25,96-34,33	2,30
36	34-67	22	<u>11,11</u> 8,48-12,31	0,87	<u>21,35</u> 18,90-23,18	1,17	<u>32,46</u> 28,74-35,10	1,56
37	36-62	17	<u>11,57</u> 10,58-13,07	0,58	<u>22,25</u> 20,31-23,30	0,89	<u>33,82</u> 32,17-36,32	1,07
38	37-68	39	<u>12,09</u> 10,82-14,01	0,70	<u>23,59</u> 19,87-26,73	1,55	<u>35,68</u> 31,90-40,51	1,92
39	37-63	41	<u>12,57</u> 11,09-14,37	0,75	<u>24,32</u> 18,74-27,64	2,27	<u>36,89</u> 31,63-41,23	2,33
40	40-64	26	<u>12,80</u> 11,64-14,33	0,81	<u>24,97</u> 20,32-28,40	1,73	<u>37,78</u> 34,10-42,73	1,93
41	40-61	53	<u>12,43</u> 11,51-13,90	0,59	<u>26,67</u> 22,58-29,29	1,55	<u>39,10</u> 34,65-42,83	1,89
42	46-68	15	<u>12,76</u> 11,75-13,46	0,44	<u>21,61</u> 12,39-27,31	4,05	<u>34,42</u> 25,21-40,11	4,04
43	51-67	17	<u>12,46</u> 11,35-13,23	0,52	<u>≈9,97</u> 3,58-18,25	4,61	<u>≈22,43</u> 15,19-30,88	4,73
44	51-68	14	<u>12,47</u> 11,16-13,83	0,74	<u>≈2,49</u> 1,55-3,60	0,71	<u>14,96</u> 13,16-17,39	1,20
45	52-69	24	<u>12,53</u> 11,42-14,17	0,60	<u>1,65</u> 0,58-2,14	0,32	<u>14,18</u> 12,57-15,59	0,67
46	69	2	14,91; 15,09	-	-	-	14,91; 15,09	-

Таблиця А.6

Розмірні характеристики личинок *Bufo (Bufo) bufo*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
18	0	4	3,07; 3,60; 3,85; 3,72	-	0,82; 0,78; 1,11; 1,17	-	3,89; 4,38; 4,96; 4,89	-
19	1	5	$\frac{3,95}{3,70-4,44}$	0,26	$\frac{\approx 1,25}{1,00-1,60}$	0,23	$\frac{5,20}{4,80-5,70}$	0,37
20	2	4	4,66; 4,67; 4,81; 5,22	-	1,84; 1,76; 2,37; 2,52	-	6,50; 6,43; 7,18; 7,74	-
21	2-3	2	4,94; 4,75	-	3,27; 3,04	-	8,21; 7,79	-
22	3	3	3,56; 3,68; 3,89	-	5,24; 5,00; 5,31	-	8,80; 8,68; 9,20	-
23	3-4	5	$\frac{3,70}{3,56-3,78}$	0,09	$\frac{5,76}{5,55-5,93}$	0,14	$\frac{9,46}{9,21-9,58}$	0,14
24	5	1	4,24	-	6,63	-	10,87	-
25	5-7	2	4,88; 3,90	-	5,95; 5,46	-	10,82; 9,36	-
26	4-7	5	$\frac{4,46}{4,25-4,82}$	0,27	$\frac{6,54}{6,30-6,93}$	0,24	$\frac{11,00}{10,55-11,32}$	0,31
27	5-12	12	$\frac{5,20}{4,89-5,76}$	0,28	$\frac{7,25}{6,68-7,96}$	0,41	$\frac{12,45}{11,67-13,43}$	0,51
28	7-21	72	$\frac{6,09}{4,98-7,04}$	0,51	$\frac{8,51}{6,43-10,47}$	0,77	$\frac{14,62}{12,19-17,29}$	1,13
29	11-26	45	$\frac{7,04}{6,43-7,89}$	0,35	$\frac{9,58}{6,60-10,84}$	0,73	$\frac{16,61}{13,94-18,25}$	0,78
30	14-27	23	$\frac{7,45}{6,73-8,31}$	0,42	$\frac{10,00}{6,88-11,15}$	0,96	$\frac{17,45}{13,64-18,86}$	1,08
31	17-32	25	$\frac{7,82}{7,23-8,69}$	0,34	$\frac{10,18}{5,53-11,09}$	1,06	$\frac{18,01}{13,10-19,57}$	1,19
32	20-46	21	$\frac{7,98}{7,25-8,86}$	0,42	$\frac{10,30}{6,56-11,74}$	1,27	$\frac{18,28}{14,35-19,92}$	1,30

33	20-64	33	<u>8,33</u> 7,44–9,28	0,41	<u>11,08</u> 7,66–12,03	0,77	<u>19,41</u> 15,93–20,83	0,87
34	25–44	43	<u>8,53</u> 7,57–9,63	0,38	<u>11,30</u> 7,33–13,42	1,17	<u>19,84</u> 15,39–22,44	1,38
35	24–59	48	<u>9,02</u> 7,62–10,18	0,48	<u>12,01</u> 10,49–13,48	0,75	<u>21,07</u> 18,11–23,65	1,10
36	33-60	27	<u>9,07</u> 7,98–10,11	0,55	<u>12,18</u> 10,87–13,56	0,66	<u>21,22</u> 19,37–23,03	0,94
37	33-64	26	<u>9,19</u> 7,96–10,02	0,45	<u>12,51</u> 10,74–14,12	0,82	<u>21,70</u> 19,51–24,09	1,14
38	36-68	36	<u>9,10</u> 8,24–10,04	0,53	<u>12,63</u> 9,85–14,14	0,84	<u>21,73</u> 19,57–23,84	0,96
39	35-65	19	<u>9,29</u> 8,36–9,93	0,41	<u>12,96</u> 11,38–14,33	0,74	<u>22,25</u> 20,97–23,68	0,87
40	37-77	47	<u>9,19</u> 7,81–10,48	0,56	<u>13,08</u> 11,03–15,22	0,88	<u>22,27</u> 19,21–24,39	1,14
41	39-70	78	<u>8,86</u> 7,24–10,13	0,58	<u>13,28</u> 8,60–15,94	1,17	<u>22,14</u> 16,49–25,09	1,52
42	42-73	31	<u>8,06</u> 6,35–8,89	0,54	<u>12,43</u> 8,68–14,51	1,23	<u>20,49</u> 16,93–22,50	1,39
43	43-74	79	<u>7,75</u> 6,68–8,93	0,49	<u>10,22</u> 3,73–13,33	2,07	<u>17,91</u> 11,10–21,31	2,31
44	44-81	501	<u>7,35</u> 5,47–9,41	0,57	<u>2,19</u> 0,35–10,18	1,69	<u>9,55</u> 6,74–17,87	1,88
45	49-81	133	<u>7,24</u> 6,10–9,22	0,57	<u>1,16</u> 0,52–2,53	0,32	<u>8,40</u> 7,06–10,39	0,64
46	56-57	44	<u>7,59</u> 6,38–8,69	0,51	<u>0,71</u> 0,20–1,47	0,24	<u>8,32</u> 6,99–9,20	0,49

Таблиця А.7

Розмірні характеристики личинок *Bufo (Bufotes) viridis*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			<u>M</u> min–max	σ	<u>M</u> min–max	σ	<u>M</u> min–max	σ

18	0	4	2,45; 2,42; 2,61; 2,90	-	0,58; 0,62; 0,51; 0,84	-	3,03; 3,03; 3,12; 3,74	-
19	1	3	3,63; 3,77; 3,81	-	0,86; 1,02; 1,25	-	4,49; 4,79; 5,06	-
20	1-3	17	<u>3,82</u> 3,47-4,21	0,20	<u>≈1,88</u> 0,92-2,63	0,55	<u>5,69</u> 4,88-6,44	0,52
21	3	6	<u>3,65</u> 3,35-3,97	0,26	<u>2,60</u> 2,22-2,93	0,25	<u>6,24</u> 6,02-6,39	0,13
22	4	3	3,32; 3,08; 3,15	-	2,48; 3,28; 3,41	-	5,80; 6,36; 6,56	-
23	—	-	-	-	-	-	-	-
24	5	2	2,78; 2,97	-	4,53; 4,94	-	7,31; 7,91	-
25	4-5	3	2,84; 3,10; 3,17	-	4,66; 5,09; 5,17	-	7,76; 7,93; 8,34	-
26	4-14	15	<u>3,49</u> 3,04-4,22	0,33	<u>5,25</u> 2,94-6,77	0,88	<u>8,74</u> 6,41-10,99	1,09
27	5-23	26	<u>4,26</u> 3,42-5,22	0,49	<u>6,42</u> 5,25-7,51	0,56	<u>10,67</u> 9,34-12,45	0,98
28	7-28	38	<u>5,63</u> 4,25-7,10	0,71	<u>8,30</u> 6,30-10,31	1,09	<u>13,93</u> 10,55-16,76	1,76
29	13-30	17	<u>7,14</u> 6,10-7,95	0,47	<u>10,03</u> 9,08-11,44	0,68	<u>17,17</u> 15,45-18,52	0,95
30	15-22	20	<u>7,85</u> 7,05-8,43	0,35	<u>11,29</u> 10,19-12,44	0,57	<u>19,15</u> 17,24-20,87	0,84
31	13-25	21	<u>8,27</u> 7,22-9,72	0,58	<u>12,04</u> 10,41-13,97	0,93	<u>20,31</u> 18,02-23,10	1,23
32	16-27	15	<u>9,06</u> 8,13-9,89	0,44	<u>13,06</u> 11,33-15,08	0,94	<u>22,12</u> 20,18-24,97	1,17
33	17-34	19	<u>9,28</u> 8,26-10,70	0,54	<u>13,60</u> 11,84-14,92	0,87	<u>22,88</u> 20,69-25,48	1,26
34	20-38	31	<u>9,82</u> 8,03-10,88	0,62	<u>14,49</u> 11,82-16,33	1,03	<u>24,31</u> 19,85-26,90	1,35
35	24-44	18	<u>10,29</u> 9,10-11,82	0,75	<u>15,45</u> 13,11-17,19	0,95	<u>25,74</u> 23,88-28,22	1,28
36	23-37	13	<u>11,12</u> 10,05-11,98	0,58	<u>16,31</u> 14,62-17,89	0,81	<u>27,42</u> 24,67-29,68	1,19

37	27–46	18	$\frac{11,23}{10,40-12,03}$	0,57	$\frac{16,63}{14,47-18,26}$	1,09	$\frac{27,85}{25,65-30,10}$	1,35
38	29–48	20	$\frac{11,59}{9,98-12,59}$	0,67	$\frac{17,81}{15,94-19,79}$	1,16	$\frac{29,40}{25,96-31,99}$	1,63
39	27–51	17	$\frac{11,35}{10,14-12,57}$	0,71	$\frac{17,81}{16,32-20,81}$	1,27	$\frac{29,16}{26,80-33,11}$	1,71
40	30–50	14	$\frac{11,86}{11,31-13,10}$	0,52	$\frac{19,47}{18,18-20,94}$	0,94	$\frac{31,33}{29,68-34,04}$	1,28
41	31–48	6	$\frac{11,45}{10,47-12,35}$	0,80	$\frac{18,69}{17,67-20,72}$	1,17	$\frac{30,15}{28,28-33,07}$	1,87
42	32–52	4	10,55; 11,13; 10,57; 11,76	-	17,91; 17,21; 14,90; 15,53	-	28,46; 28,34; 25,47; 27,29	-
43	45–52	9	$\frac{11,48}{10,33-13,04}$	0,86	$\frac{\approx 11,66}{7,77-14,75}$	2,63	$\frac{23,15}{18,93-26,30}$	2,79
44	45–53	10	$\frac{10,83}{9,84-11,82}$	0,63	$\frac{\approx 1,25}{0,08-4,42}$	1,20	$\frac{12,08}{10,65-15,27}$	1,33
45	54	2	10,70; 12,18	-	0,11; 0,67	-	11,37; 12,29	-
46	54	1	10,31	-	0,84	-	11,15	-

Таблиця А.8

Розмірні характеристики личинок *Rana temporaria*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
18	0	1	2,76	-	1,24	-	4,00	-
19	0	2	3,13; 3,78	-	1,07; 0,9	-	4,20; 4,68	-
20	0-1	17	$\frac{3,83}{3,27-4,49}$	0,30	$\frac{\approx 1,53}{0,99-2,27}$	0,32	$\frac{5,35}{4,26-6,47}$	0,53

21	0-1	4	4,14; 4,56; 4,93; 4,51	-	1,94; 2,01; 2,95; 4,21	-	6,08; 6,57; 7,88; 8,72	-
22	2	5	<u>4,53</u> 4,31-4,76	0,20	<u>6,25</u> 5,52-6,74	0,58	<u>10,78</u> 10,23-11,13	0,40
23	3	3	4,80; 4,61; 4,68	-	6,70; 7,74; 8,37	-	11,50; 12,35; 13,05	-
24	3	2	4,52; 5,14	-	8,12; 9,03	-	12,64; 14,17	-
25	4	2	5,09; 4,72	-	8,51; 8,52	-	13,60; 13,24	-
26	4-5	5	<u>5,21</u> 4,94-5,62	0,30	<u>9,92</u> 9,14-10,76	0,76	<u>15,13</u> 14,13-16,22	1,03
27	5-20	12	<u>5,44</u> 4,80-6,75	0,65	<u>9,78</u> 8,91-11,27	0,80	<u>15,22</u> 13,71-18,02	1,41
28	6-17	13	<u>6,55</u> 5,06-8,07	0,89	<u>11,40</u> 8,89-13,85	1,55	<u>17,95</u> 13,95-21,25	2,36
29	8-17	16	<u>7,33</u> 6,07-8,78	0,82	<u>13,05</u> 10,74-15,35	1,44	<u>20,38</u> 17,21-23,92	2,18
30	8-22	12	<u>8,30</u> 7,28-9,30	0,74	<u>14,82</u> 12,82-17,12	1,27	<u>23,11</u> 20,12-26,34	1,90
31	9-26	9	<u>8,83</u> 8,07-9,78	0,58	<u>15,39</u> 11,34-18,22	2,08	<u>24,75</u> 22,60-27,93	1,91
32	13-23	9	<u>9,52</u> 8,14-10,78	0,70	<u>17,23</u> 14,73-19,20	1,36	<u>26,75</u> 24,16-29,98	1,73
33	13-28	9	<u>9,98</u> 8,92-10,73	0,66	<u>18,46</u> 16,07-20,32	1,54	<u>28,51</u> 26,24-30,07	1,56
34	16-29	9	<u>10,20</u> 9,12-10,82	0,56	<u>19,04</u> 17,50-21,34	1,36	<u>29,24</u> 27,10-32,10	1,62
35	19-28	12	<u>10,93</u> 9,23-13,02	0,98	<u>21,61</u> 19,51-23,90	1,23	<u>32,53</u> 29,27-35,56	1,98
36	21-26	6	<u>11,48</u> 10,25-12,52	0,75	<u>22,51</u> 20,20-23,92	1,40	<u>33,99</u> 30,45-35,48	1,98
37	22-29	5	<u>10,89</u> 10,06-11,70	0,64	<u>21,98</u> 20,66-23,45	1,14	<u>32,87</u> 30,72-34,79	1,74
38	29-32	5	<u>10,79</u> 10,20-11,47	0,58	<u>20,79</u> 17,53-22,35	1,96	<u>31,57</u> 27,78-33,75	2,34
39	25-31	7	<u>11,27</u> 9,64-12,32	0,86	<u>23,42</u> 20,50-24,58	1,41	<u>34,69</u> 30,14-36,24	2,09

40	25-45	7	$\frac{11,08}{9,69-11,90}$	0,74	$\frac{22,63}{19,33-25,16}$	2,11	$\frac{33,71}{29,02-36,04}$	2,51
41	26-47	20	$\frac{10,98}{9,99-12,74}$	0,67	$\frac{23,06}{20,08-26,80}$	2,14	$\frac{34,04}{30,58-39,54}$	2,64
42	28-49	16	$\frac{10,40}{9,47-11,15}$	0,49	$\frac{\approx 18,73}{8,17-23,13}$	4,29	$\frac{29,13}{18,90-34,01}$	4,29
43	31-40	38	$\frac{10,70}{9,20-12,44}$	0,75	$\frac{\approx 10,24}{0,66-20,87}$	5,31	$\frac{20,95}{11,05-31,39}$	5,25
44	32-59	58	$\frac{10,41}{8,62-11,54}$	0,58	$\frac{\approx 6,25}{0,95-15,45}$	3,21	$\frac{16,66}{11,68-25,87}$	3,18
45	37-43	38	$\frac{9,91}{8,76-12,01}$	0,77	$\frac{\approx 2,26}{0,09-7,1}$	1,44	$\frac{12,17}{10,34-17,21}$	1,48
46	44	1	9,98	-	0,96	-	10,94	-

Таблиця А.9

Розмірні характеристики личинок *Rana arvalis*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
18	0-1	10	$\frac{3,01}{2,50-3,43}$	0,28	$\frac{\approx 0,97}{0,69-1,33}$	0,25	$\frac{3,98}{3,75-4,55}$	0,24
19	0-2	18	$\frac{3,66}{2,95-4,01}$	0,33	$\frac{\approx 1,08}{0,53-1,61}$	0,28	$\frac{4,74}{3,74-5,55}$	0,49
20	0-2	32	$\frac{3,71}{3,08-4,32}$	0,34	$\frac{2,37}{0,96-4,05}$	0,71	$\frac{6,08}{4,80-8,37}$	0,76
21	1-4	37	$\frac{3,74}{2,11-4,61}$	0,55	$\frac{3,62}{2,28-4,97}$	0,67	$\frac{7,36}{5,76-8,73}$	0,74
22	2-4	29	$\frac{3,47}{2,85-3,95}$	0,33	$\frac{4,61}{3,49-5,92}$	0,58	$\frac{8,07}{6,57-9,02}$	0,67
23	3-4	17	$\frac{3,35}{2,53-4,04}$	0,44	$\frac{5,20}{4,19-6,29}$	0,61	$\frac{8,55}{7,25-9,46}$	0,76

24	3–5	20	<u>3,40</u> 2,75-3,98	0,42	<u>5,18</u> 4,28-5,98	0,51	<u>8,58</u> 7,03-9,77	0,84
25	2–5	12	<u>3,39</u> 3,12-3,82	0,27	<u>≈5,46</u> 3,90-7,12	1,04	<u>8,85</u> 7,11-10,41	1,14
26	3–29	530	<u>3,55</u> 1,94-5,24	0,48	<u>5,51</u> 1,72-8,07	0,75	<u>9,06</u> 4,70-12,89	1,13
27	3–63	149	<u>4,99</u> 3,45-7,41	0,84	<u>7,63</u> 4,79-12,30	1,55	<u>12,63</u> 8,24-19,71	2,30
28	7–66	210	<u>6,14</u> 3,68-8,35	1,19	<u>7,97</u> 4,24-14,76	2,24	<u>16,49</u> 8,51-21,99	3,29
29	13–77	56	<u>7,37</u> 4,71-8,95	0,86	<u>12,69</u> 9,68-14,83	1,30	<u>20,06</u> 15,67-23,17	1,91
30	14–63	41	<u>7,65</u> 6,00-8,97	0,88	<u>13,74</u> 8,50-16,21	1,56	<u>21,39</u> 14,83-24,95	2,13
31	16–75	59	<u>8,14</u> 5,83-10,16	0,92	<u>14,94</u> 12,04-16,99	1,18	<u>23,08</u> 18,89-26,76	1,84
32	20–78	44	<u>8,79</u> 6,74-10,24	0,79	<u>15,58</u> 11,38-18,29	1,32	<u>24,37</u> 19,09-27,65	1,56
33	24–78	54	<u>8,46</u> 6,51-10,48	0,87	<u>15,62</u> 11,34-18,15	1,56	<u>24,07</u> 18,47-28,02	2,04
34	26–73	44	<u>8,53</u> 6,69-10,46	1,02	<u>16,25</u> 11,19-21,01	2,07	<u>24,78</u> 18,10-30,91	2,73
35	25–98	67	<u>9,55</u> 6,68-12,82	1,09	<u>17,85</u> 12,93-21,94	1,94	<u>27,40</u> 19,61-33,08	2,66
36	30–75	36	<u>9,69</u> 7,62-12,69	1,06	<u>18,25</u> 13,43-21,44	1,83	<u>27,94</u> 21,35-32,95	2,49
37	34–68	50	<u>9,95</u> 7,42-12,27	0,96	<u>19,07</u> 15,38-22,86	1,67	<u>29,02</u> 24,32-34,26	2,40
38	35–78	48	<u>10,53</u> 7,98-12,67	1,17	<u>19,77</u> 14,57-26,78	2,11	<u>30,31</u> 24,10-39,33	3,05
39	32–76	53	<u>10,77</u> 8,24-12,85	1,14	<u>20,29</u> 15,40-28,86	2,60	<u>31,01</u> 24,67-41,68	3,19
40	35–81	69	<u>10,89</u> 8,23-12,99	1,10	<u>21,51</u> 13,78-27,17	2,45	<u>32,40</u> 23,07-39,60	3,31
41	36–82	56	<u>10,88</u> 7,75-13,15	1,09	<u>21,07</u> 14,91-25,34	2,41	<u>31,95</u> 24,85-37,38	3,11

42	37–84	90	$\frac{10,96}{7,64-14,34}$	1,41	$\frac{17,78}{4,12-23,46}$	3,17	$\frac{28,73}{13,04-36,66}$	3,87
43	41–108	139	$\frac{10,67}{7,15-15,20}$	1,57	$\frac{10,45}{1,55-18,69}$	4,52	$\frac{21,11}{11,05-29,94}$	4,67
44	41–112	124	$\frac{10,11}{6,41-14,22}$	1,67	$\frac{3,53}{0,56-19,32}$	3,11	$\frac{13,64}{7,49-32,75}$	3,73
45	43–109	108	$\frac{10,02}{6,48-13,33}$	1,46	$\frac{1,06}{0,23-3,17}$	0,51	$\frac{11,08}{6,97-14,55}$	1,57
46	52–62	20	$\frac{9,38}{7,88-13,97}$	1,72	-	-	$\frac{9,38}{7,88-13,97}$	1,72

Таблиця А.10

Розмірні характеристики личинок *Rana dalmatina*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
20	0	1	3,09	-	2,14	-	5,23	-
21	0	5	$\frac{4,00}{3,94-4,05}$	0,04	$\frac{\approx 4,57}{3,62-5,13}$	0,58	$\frac{8,57}{7,67-9,15}$	0,58
22	1	1	4,02	-	4,35	-	8,37	-
23	-	-	-	-	-	-	-	-
24	1-3	9	$\frac{3,94}{3,26-4,57}$	0,47	$\frac{6,28}{5,47-7,50}$	0,69	$\frac{10,22}{9,23-11,78}$	0,70
25	2-6	15	$\frac{4,21}{3,56-4,63}$	0,31	$\frac{7,97}{6,79-10,06}$	0,98	$\frac{12,16}{10,58-14,42}$	1,14
26	4-8	10	$\frac{5,06}{4,45-5,69}$	0,40	$\frac{8,21}{6,26-9,64}$	1,14	$\frac{13,27}{10,71-15,21}$	1,40
27	5-7	4	5,48; 5,55; 5,60; 6,13	-	9,16; 9,96; 10,12; 11,22	-	14,64; 16,25; 15,51; 16,82	-
28	6-20	20	$\frac{6,55}{5,27-8,19}$	0,65	$\frac{11,39}{9,39-13,32}$	1,23	$\frac{17,90}{15,35-21,51}$	1,61

29	9-19	14	<u>7,35</u> 4,99-8,13	0,94	<u>13,35</u> 10,58-15,31	1,33	<u>20,70</u> 16,95-23,22	1,89
30	9-18	16	<u>8,40</u> 6,24-9,36	0,84	<u>14,42</u> 11,61-17,75	1,74	<u>22,82</u> 17,85-26,50	2,35
31	12-19	13	<u>9,35</u> 8,66-10,10	0,45	<u>16,07</u> 14,08-18,24	1,28	<u>25,54</u> 22,84-27,70	1,41
32	15-23	8	<u>10,16</u> 9,75-10,74	0,36	<u>17,99</u> 16,59-19,36	0,91	<u>28,15</u> 26,51-30,10	1,16
33	16-22	10	<u>10,80</u> 9,76-12,97	0,89	<u>19,76</u> 14,98-23,27	2,55	<u>30,57</u> 24,74-35,62	3,09
34	19-23	10	<u>11,45</u> 10,45-12,64	0,75	<u>22,02</u> 19,96-24,16	1,34	<u>33,47</u> 30,73-36,12	1,86
35	19-26	12	<u>11,85</u> 10,95-12,68	0,59	<u>23,69</u> 20,79-25,02	1,22	<u>35,53</u> 32,55-37,55	1,61
36	24-27	9	<u>11,37</u> 10,40-12,75	0,78	<u>24,81</u> 23,32-26,33	1,08	<u>36,18</u> 33,72-38,53	1,75
37	24-27	7	<u>12,18</u> 11,72-12,81	0,40	<u>24,95</u> 23,19-26,77	1,20	<u>37,13</u> 34,91-39,00	1,49
38	25-29	4	11,52;12,57; 13,10;13,13	-	27,37;23,71; 26,23;27,89	-	40,50;35,23; 38,80;40,99	-
39	27-34	15	<u>12,51</u> 11,27-13,36	0,54	<u>28,08</u> 21,59-30,54	2,11	<u>40,60</u> 32,86-43,52	2,47
40	29-36	10	<u>12,38</u> 11,81-13,21	0,43	<u>29,30</u> 26,26-31,15	1,68	<u>41,69</u> 38,68-43,42	1,59
41	30-39	15	<u>12,59</u> 11,61-14,40	0,69	<u>30,36</u> 27,79-33,26	1,60	<u>42,08</u> 30,02-47,66	3,87
42	35-42	4	11,47;11,76; 12,48;12,90	-	23,26;24,15; 24,15;29,14	-	35,02;35,62; 36,63;42,04	-
43	37-46	5	<u>11,79</u> 10,99-12,25	0,54	<u>≈15,25</u> 3,25-28,77	11,4	<u>≈27,04</u> 14,24-40,93	11,6
44	38-45	11	<u>11,74</u> 11,05-12,64	0,46	<u>≈4,92</u> 2,52-8,85	1,93	<u>16,65</u> 13,76-21,15	2,19
45	39-45	7	<u>11,84</u> 10,92-12,32	0,50	<u>≈2,12</u> 1,59-2,76	0,43	<u>13,96</u> 12,90-14,97	0,80
46	42-54	7	<u>11,91</u> 10,02-13,92	1,18	<u>≈1,42</u> 1,07-1,75	0,21	<u>13,34</u> 11,77-15,39	1,13

Таблиця А.11

Розмірні характеристики личинок *Pelophylax ridibundus*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен- ту виходу з оболо- нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ	$\frac{M}{\text{min-max}}$	σ
21	0	1	3,58	-	3,18	-	6,76	-
22	1	1	3,50	-	4,23	-	7,73	-
23	2-4	4	2,72; 3,14; 3,38; 3,65	-	2,2; 2,22; 3,40; 4,05	-	4,94; 5,34; 6,78; 7,70	-
24	2-5	5	$\frac{\approx 2,99}{2,46-3,66}$	0,59	$\frac{\approx 3,74}{2,1-4,79}$	1,2	$\frac{\approx 6,74}{4,56-8,45}$	1,74
25	5-6	3	3,56; 4,10; 4,46	-	3,95; 6,02; 6,29	-	7,51; 10,39; 10,48	-
26	7-20	13	$\frac{4,94}{4,04-6,12}$	0,66	$\frac{7,79}{6,61-8,76}$	0,69	$\frac{12,73}{10,65-14,63}$	1,20
27	18	1	6,21	-	9,86	-	16,07	-
28	19-23	3	6,16; 7,08; 7,38	-	10,62; 11,28; 12,79	-	16,78; 18,36; 20,17	-
29	20-24	3	7,64; 7,91; 8,14	-	12,41; 13,58; 14,20	-	20,05; 21,49; 22,34	-
30	25-26	2	8,53; 9,34	-	16,55; 16,86	-	25,39; 25,89	-
31	27	1	10,20	-	19,16	-	29,36	-
32	28	1	11,14	-	19,79	-	30,93	-
33	31	1	10,59	-	19,98	-	30,57	-
34	29-33	3	11,44; 11,66; 12,31	-	21,50; 22,02; 23,22	-	33,46; 33,81; 34,88	-
35	30-38	5	$\frac{12,88}{11,70-13,32}$	0,67	$\frac{25,18}{23,01-27,66}$	1,71	$\frac{38,06}{36,13-40,98}$	1,83

36	39	1	14,92	-	25,76	-	40,68	-
37	37-40	2	14,22; 15,10	-	28,82; 29,10	-	43,04; 44,2	-
38	40-41	2	15,07; 15,83	-	29,31; 30,04	-	45,11; 45,14	-
39	42-44	3	15,84; 16,09; 17,56	-	22,48; 29,04; 31,14	-	40,04; 45,13; 46,98	-
40	45-46	3	16,80; 17,14; 17,29	-	30,58; 32,48; 34,24	-	47,87; 49,28; 51,38	-
41	47-51	6	<u>17,04</u> 16,44–17,54	0,46	<u>34,82</u> 32,82–38,20	1,94	<u>51,87</u> 49,46–55,08	2,02
42	49	1	15,07	-	30,57	-	45,64	-
43	53	1	17,23	-	25,58	-	42,81	-
44	52-54	3	17,24; 17,34; 17,38	-	5,13; 9,06; 14,44	-	22,37; 26,44; 31,78	-
45	55	1	17,13	-	0,49	-	17,62	-
46	55	1	17,88	-	-	-	-	-

Таблиця А.12

Розмірні характеристики личинок *Pelophylax lessonae*

Стадія (за Gosner, 1960)	Доба розвитку (з момен-ту виходу з оболон-нок)	n	довжина тіла (L)		довжина хвоста (L _{cd})		загальна довжина(L+L _{cd})	
			<u>M</u> min–max	σ	<u>M</u> min–max	σ	<u>M</u> min–max	σ
20	0	5	<u>3,96</u> 3,89–4,03	0,06	<u>2,77</u> 2,51–3,07	0,21	<u>6,73</u> 6,54–7,05	0,20
21	1-2	4	3,89; 4,29; 4,46; 4,66	-	2,74; 3,01; 3,35; 3,39	-	7,03; 7,24; 7,67; 7,85	-
22	1-3	6	<u>3,95</u> 3,49–4,31	0,31	<u>≈3,7</u> 2,75–4,25	0,55	<u>7,65</u> 7,03–8,18	0,37
23	2-4	3	3,40; 4,04; 4,24	-	3,70; 3,95; 4,12	-	7,52; 7,74; 8,19	-
24	3	2	3,47; 3,87	-	5,82; 6,08	-	9,55; 9,69	-

25	3-28	100	<u>4,6</u> 3,86–6,6	0,48	<u>7,52</u> 3,84–10,07	1,01	<u>12,13</u> 7,96–16,58	1,30
26	6-49	45	<u>6,26</u> 4,41–8,41	0,97	<u>9,98</u> 4,48–12,76	1,59	<u>16,24</u> 9,31–21,17	2,41
27	24-54	16	<u>7,98</u> 6,73–9,47	0,73	<u>12,99</u> 11,51–15,19	1,05	<u>20,97</u> 18,82–23,50	1,33
28	24-52	20	<u>8,87</u> 7,40–9,89	0,68	<u>14,47</u> 12,21–17,20	1,35	<u>23,19</u> 20,39–26,61	1,60
29	30-61	13	<u>9,92</u> 8,63–10,7	0,65	<u>16,78</u> 14,00–18,43	1,14	<u>26,70</u> 24,38–28,24	1,27
30	27-42	5	<u>10,21</u> 9,71–10,81	0,46	<u>17,07</u> 15,81–18,07	0,88	<u>27,27</u> 25,52–28,88	1,32
31	28-53	15	<u>10,85</u> 9,96–11,68	0,49	<u>18,25</u> 16,01–19,53	0,93	<u>29,10</u> 26,56–30,78	1,07
32	34-59	9	<u>11,29</u> 10,71–12,33	0,49	<u>19,54</u> 19,03–19,97	0,30	<u>30,83</u> 30,01–32,06	0,66
33	40-62	9	<u>11,60</u> 10,86–12,50	0,61	<u>20,56</u> 18,84–21,55	0,88	<u>32,13</u> 29,91–33,51	1,30
34	38-62	27	<u>12,32</u> 10,72–13,95	0,79	<u>21,49</u> 19,66–23,42	1,05	<u>33,82</u> 31,42–36,54	1,47
35	37-62	32	<u>13,56</u> 12,29–15,20	0,71	<u>23,33</u> 19,52–26,49	1,71	<u>36,88</u> 32,85–41,49	2,11
36	45-61	8	<u>13,61</u> 12,31–14,96	0,74	<u>24,48</u> 23,22–27,84	1,57	<u>38,09</u> 35,95–42,80	2,20
37	46-63	13	<u>14,46</u> 13,09–15,92	0,87	<u>25,27</u> 21,81–28,04	1,68	<u>39,73</u> 35,46–42,88	2,29
38	47-65	28	<u>14,72</u> 13,29–16,52	1,01	<u>26,33</u> 20,12–31,00	2,42	<u>41,05</u> 33,97–46,05	3,14
39	47-65	19	<u>15,67</u> 14,12–18,02	1,04	<u>28,84</u> 24,27–33,80	2,70	<u>44,50</u> 39,73–50,86	3,37
40	50-66	15	<u>15,93</u> 14,23–18,24	1,43	<u>29,84</u> 23,09–34,97	3,81	<u>45,77</u> 40,15–53,13	4,53
41	53-67	13	<u>17,00</u> 14,04–19,28	1,43	<u>33,36</u> 26,68–37,00	2,81	<u>50,36</u> 40,72–55,97	3,92
42	63-67	8	<u>16,90</u> 15,06–18,43	1,30	<u>30,49</u> 27,36–34,50	2,11	<u>47,39</u> 44,04–52,93	3,09

43	-	-	-		-	-	-	-
44	68	2	15,93; 16,28	-	6,82; 12,98	-	23,10; 28,91	-
45	64-70	9	$\frac{16,15}{14,45-17,50}$	0,94	$\frac{\approx 3,79}{0,35-11,17}$	3,59	$\frac{\approx 19,94}{14,80-27,11}$	3,65
46	64-70	4	15,03; 16,26; 16,37; 17,33	-	-	-	-	-