

УДК 597.851(477.54)

**ОБ ОПТИМИЗАЦИИ МЕТОДИКИ РЕТРОСПЕКТИВНОЙ ОЦЕНКИ
ДИНАМИКИ РАЗМЕРОВ ТЕЛА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
PELOPHYLAX ESCULENTUS COMPLEX (AMPHIBIA, RANIDAE)
ПРИ ПОМОЩИ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИИ**

Е. Е. Усова, Д. А. Шабанов

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина,
Харьков, Украина, e_usova@mail.ru, d.a.shabanov@gmail.com

**ENHANCING METHODS OF RETROSPECTIVE ESTIMATION
OF THE BODY SIZE DYNAMICS IN PELOPHYLAX ESCULENTUS COMPLEX
(AMPHIBIA, RANIDAE) THROUGH THE USE
OF SKELETOCHRONOLOGY**

O. E. Usova, D. A. Shabanov

V. N. Karazin Kharkiv National University,
Kharkiv, Ukraine, e_usova@mail.ru, d.a.shabanov@gmail.com

Ретроспективная скелетохронологическая оценка роста представителей изучаемых групп животных еще не вошла в общепринятый арсенал методов экологических и зоологических исследований. С точки зрения авторов данной работы, даже в эпоху широкого распространения молекулярных методов исследований скелетохронологическое изучение индивидуальной динамики роста следует считать весьма перспективным методом изучения онтогенетических стратегий многих групп позвоночных. Причина недооцененности этого метода состоит не только в относительной (весьма умеренной) трудоемкости получения гистологических препаратов, необходимых для ретроспективной оценки роста отдельных особей, но и в отсутствии его общепринятых и широкоизвестных методик. К несомненным достоинствам данного метода можно отнести возможность прижизненного исследования, легкость получения и хранения образцов для исследований.

Примером научной проблемы, для решения которой скелетохронологические данные могут представлять несомненную ценность, является изучение гибридного комплекса средневропейских зеленых лягушек *Pelophylax esculentus* complex. Этот комплекс состоит из двух родительских видов (прудовой *P. lessonae* (Camerano, 1882) и озерной *P. ridibundus* (Pallas, 1771) лягушек), а также их гибридов (названных съедобными лягушками *P. esculentus* (Linnaeus, 1758)). Названия этих форм даны в соответствии с результатами последней ревизии системы амфибий (Frost et al., 2006). Более известны их традиционные названия: *Rana lessonae* Camerano, 1882, *R. ridibunda* Pallas, 1771 и *R. esculenta* Linnaeus, 1758. Гибридные лягушки носят отдельное имя, соответствующее видовому, потому что для них характерен феномен гемиклонального наследования, способности передавать в гаметы лишь один из геномов родительских видов (Plötner, 2005 и другие работы). В ряде регионов Европы, в том числе, в Харьковской области, среди гибридов зарегистрированы не только диплоиды, но и триплоиды и даже единичные тетраплоиды (Borkin et al., 2004; Шабанов и др., 2006). И диплоидные, и триплоидные гибриды могут отличаться по характеру своего гаметогенеза: производить гаплоидные или диплоидные гаметы, несущие те или иные геномы. Это приводит к тому, что зеленые лягушки образуют гемиклональные популяционные системы (ГПС) – совокупности совместно обитающих и размножающихся представителей родительских видов и различных форм гибридов. В этих ГПС передаются как клональные, так и обычные (рекомбинантные) геномы. Взаимодействие между разными формами лягушек в ГПС, а также их различная жизнеспособность могут приводить к изменению их состава во времени (Шабанов и др., 2006). Для выяснения причин таких изменений необходимо получение надежных данных о продолжительности жизни, темпах роста и сроке достижения половой зрелости представителей различных форм лягушек. Скелетохронология является адекватным методом для решения этих задач.

Авторы данной работы провели скелетохронологическое изучение темпов роста 49 представителей *Pelophylax esculentus* complex (табл. 1).

Таблица 1. Изученный материал *Pelophylax esculentus* complex

Форма	Генотип	juv.	♀♀	♂♂	Всего
<i>P. lessonae</i>	LL	–	1	–	1
Алотриплоиды	LLR	–	1	–	1
<i>P. esculentus</i>	LR	–	3	17	20
Алотриплоиды	LRR	10	3	3	16
<i>P. ridibundus</i>	RR	7	4	–	11
Всего		17	12	16	49

Примечание: L – геном *P. lessonae*; R – геном *P. ridibundus*.

У изученных екземпляров удаляли четвертый (длиннейший) палец левой задней конечности. Кость очищали от мягких тканей и декальцинировали. На микротоме с замораживающим столиком получали поперечные срезы (толщиной 20–22 мкм) третьей (считая от конца пальца) фаланги на уровне середины диафиза кости, возле места входа в кость кровеносного сосуда. Срезы фотографировали, и измеряли на них наименьший и наибольший поперечники наблюдаемых линий склеивания (темных зон, откладывающихся в кости в период зимовки). Учитывая, что резорбции и вытеснению эндостальной полостью подвергается две первых линии склеивания, возраст половозрелых лягушек определяли по количеству полностью наблюдаемых линий склеивания, к которому прибавляли 2.

Е. М. Смирин (1983) определяла изменение длины тела жаб, строя линию регрессии между длиной тела и площадью, ограниченной соответствующей линией склеивания на срезе фаланги пальца. Такой метод был избран на основании представлений об аллометрическом характере зависимости между длиной тела и диаметром трубчатых костей. Специальные исследования (Marunouchi et al., 2000) показали, что наиболее точное определение длины тела лягушек возможно при использовании линейной зависимости между длиной тела и диаметром кости (Dahl-Lea method). Аналогичные зависимости использовались и в некоторых недавних работах, выполненных на ящерицах и лягушках (Roitberg, Smirina, 2006; Замалетдинов, Файзуллин, 2008). Мы провели сравнение различных способов ретроспективной оценки динамики роста на нашем материале. В табл. 2 приведены данные о значении коэффициента корреляции Пирсона и уравнения линейной регрессии между длиной тела лягушки (L), а также наименьшим (${}^{last}I_{min}$) и наибольшим (${}^{last}I_{max}$) поперечниками последней линии склеивания, средним значением этих двух величин (${}^{last}I_{med}$) и площадью, ограниченной последней линией склеивания (вычислялась по формуле площади овала: ${}^{last}S = {}^{last}I_{min} \times {}^{last}I_{max} \times \pi$).

Таблица 2. Связь параметров последней линии склеивания на срезе фаланги пальца с длиной тела (обозначения параметров в тексте)

Параметр	Корреляция с L	Уравнение линейной регрессии
${}^{last}I_{min}$, МКМ	$r = 0,9468$	$L = 14,8 + 871,5 \times {}^{last}I_{min}$
${}^{last}I_{max}$, МКМ	$r = 0,9604$	$L = 24,8 + 700,0 \times {}^{last}I_{max}$
${}^{last}I_{med}$, МКМ	$r = 0,9614$	$L = 12,5 + 787,9 \times {}^{last}I_{med}$
${}^{last}S$, МКМ ²	$r = 0,9402$	$L = 243,4 + 192,0 \times {}^{last}S$

Как видно из табл. 2, с длиной тела лягушки сильнее всего связано среднее значение поперечника линии склеивания. Наименьший поперечник этой линии является величиной, наиболее устойчивой к случайному отклонению плоскости среза от оси кости. Тем не менее, эта величина хуже характеризует длину тела, чем наибольший поперечник. Их усредненное значение (вероятно, в силу компенсации случайных вариаций двух величин и ошибок в их измерении) оказывается наилучшим параметром для дальнейшего использования. Существенно, что прямые, описывающие зависимость длины тела от линейных параметров линии склеивания, выходят практически из начала координат (то есть соответствуют гипотетической лягушке с нулевой длиной тела и нулевой толщиной фаланги пальцев). Зависимость длины тела от площади линии склеивания носит иной характер.

Таким образом, для описания изученной совокупности лягушек можно было бы использовать зависимость $L = 788 \times {}^{last}I_{med}$. Однако следует учитывать, что точки, соответствующие отдельным особям, находятся на плоскости с осями ${}^{last}I_{med}$ и L выше или ниже такой прямой (соответствуя «толстопалым» или «тонкопалым» лягушкам). Положение лягушек на этой плоскости отражает особенности развития отдельных изучавшихся нами форм, а также половые и индивидуальные особенности. Логично предположить, что росту лягушек, находящихся выше или ниже общей линии регрессии, соответствует прямая, идущая из начала координат выше или ниже общей линии. Основываясь на этом предположении, можно заключить, что $L/I_{med} = {}^iL/{}^iI_{med}$, где I_{med} – усредненный поперечник последней линии склеивания или фаланги пальца в целом в момент исследования лягушки длиной L , iL – длина тела на i -том году жизни и ${}^iI_{med}$ – усредненный поперечник i -той линии склеивания. Исходя из этого, мы можем установить окончательную формулу для ретроспективного определения длины тела исследуемых особей зеленых лягушек: ${}^iL = L \times {}^iI_{med}/I_{med}$. Этот метод соответствует подходу, использованному в других работах (Roitberg, Smirina, 2006; Замалетдинов, Файзуллин, 2008), прост в интерпретации, основан на параметре, сильнее всего связанном с длиной тела, а также позволяет учитывать индивидуальные особенности каждой особи.