

Morphological differentiation of Anura (Amphibia) in the late ontogenesis: analysis of *Rana temporaria* populations from the Carpathian region

Nina Petrenko, Vladimir Peskov, Eugenia Ulyura

National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

article info

key words

common frog, late ontogenesis, morphological differentiation, sex-related differences, intrapopulation differentiation, Carpathian region.

correspondence to

Eugenia Ulyura; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01030 Ukraine; Email: ulyura@ukr.net; orcid: 0000-0002-2439-4134

article history

Submitted: 18.08.2023. Revised: 24.12.2023. Accepted: 30.12.2023.

cite as

Petrenko, N., V. Peskov, E. Ulyura. 2023. Morphological differentiation of Anura (Amphibia) in the late ontogenesis: analysis of *Rana temporaria* populations from the Carpathian region. *GEO&BIO*, 25: 176–186. [In Ukrainian, with English summary]

abstract

The study is devoted to the morphological features of the common frog of the Carpathian region of Ukraine, namely the expression, directionality and structure of sexual differences of this species. The work uses data obtained as a result of the processing of the scientific collection of *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) from the territory of the Ukrainian Carpathians (Lviv, Ivano-Frankivsk, and Zakarpattia oblasts), which is housed at the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv). A total of 381 common frog specimens were studied—233 males ($\bar{L} = 24.6\text{--}84.5$ mm) and 148 females ($\bar{L} = 23.2\text{--}94.2$ mm). It is shown that individual differences in linear dimensions and body proportions in a sample of common frog males and females are structured and clearly reflect the morphological differentiation of individuals according to the age criterion. In the late ontogenesis of the common frog, generalised sex-related differences extend with the increasing age of individuals: in juveniles SqMD = 2.36, in subadults SqMD = 4.77, and in adults SqMD = 22.08. At the same time, not only does the expression of sex-related differences increase, but also their orientation changes significantly. According to our data, this year's juveniles (juvenis) are individuals that did not winter at all (0+). At the same time, males are reliably ($t = 4.50$; $p < 0.001$) larger in body length (24.6–37.5 mm; $L_{\text{mean}} = 29.87$ mm) than females (23.2–32.7 mm; $L_{\text{mean}} = 26.40$ mm). But already in the group of semi-adult (subadultus) frogs, the orientation of sexual dimorphism in terms of body length changes completely—females are reliably larger than males, which is even more pronounced in adult, sexually mature individuals. Males of tailless amphibians grow and physiologically mature faster than females, so they begin to reproduce 1–2 years earlier. Females, which grow more slowly and mature later, join the reproduction having a larger size and older age. It is shown that sexual differences begin to form in the subadultus group. The generalised differences (SqMD) by sex are significantly smaller than by age. Adult sexually mature females compared to males are characterised by larger values of 18 body parameters, except for shoulder length (H.) and elbow joint diameter (Cr.a.c.), which are most reliably larger in males. These features of the proportions of the limbs provide the male with reliable holding of the female during mating (amplexus).

Морфологічна диференціація *Anura* (*Amphibia*) у пізньому онтогенезі: аналіз популяцій *Rana temporaria* з регіону Карпат

Ніна Петренко, Володимир Песков, Євгенія Улюра

Резюме. Дослідження авторів присвячене морфологічним особливостям трав'яної жаби Карпатського регіону України, а саме вираженості, направленості та структурі статевих відмінностей цього виду. У роботі використані дані, отримані в результаті обробки наукової колекції *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) з території Українських Карпат (Львівська, Івано-Франківська та Закарпатська області), яка зберігається у фондах Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ). Всього опрацьовано 381 екз. трав'яної жаби — 233 самців ($L = 24,6\text{--}84,5$ мм) і 148 самиць ($L = 23,2\text{--}94,2$ мм). Показано, що індивідуальні відмінності за лінійними розмірами та пропорціями тіла в вибірці самців і самиць трав'яної жаби структуровані та чітко відображають морфологічну диференціацію особин за віковим критерієм. У пізньому онтогенезі трав'яної жаби узагальнені статеві відмінності зростають із збільшенням віку особин: juvenis — $SqMD = 2,36$, subadultus — $SqMD = 4,77$, adultus — $SqMD = 22,08$. При цьому не тільки збільшується вираженість статевих відмінностей, також суттєво змінюється їхня спрямованість. За нашими даними, цьогорічки (juvenis) — це особини, які не зимували взагалі (0+), при цьому самці за довжиною тіла ($24,6\text{--}37,5$ мм; $L_{\text{сер.}} = 29,87$ мм) високо вірогідно ($t = 4,50$; $p < 0,001$) крупніші за самиць ($23,2\text{--}32,7$ мм; $L_{\text{сер.}} = 26,40$ мм). Але вже в групі напівдорослих (subadultus) жаб спрямованість статевого диморфізму за довжиною тіла повністю змінюється — самиці стають вірогідно крупніші за самців, що ще більше посилюється у дорослих статевозрілих особин. Самці безхвостих амфібій ростуть і фізіологічно дозрівають швидше за самиць, тому починають розмножуватись на 1–2 роки раніше. Самиці, які ростуть повільніше і дозрівають пізніше, долучаються до розмноження більш крупними за розмірами і старшими за віком. Показано, що статеві відмінності починають формуватися в групі subadultus. Узагальнені відмінності ($SqMD$) за статтю значно менші ніж за віком. Дорослі статевозрілі самиці у порівнянні з самцями характеризуються більшими значеннями 18-х параметрів тіла, крім довжини плеча (Н.) та діаметра ліктьового суглоба (Сг.а.с.), які високо вірогідно більші у самців. Ці особливості пропорцій кінцівок забезпечують самцю надійне утримання самиці під час парування (amplexus).

Ключові слова: жаба трав'яна, пізній онтогенез, морфологічна диференціація, статеві відмінності, внутрішньо-популяційна диференціація, Карпатський регіон.

Адреса для зв'язку: Євгенія Улюра; Національний науково-природничий музей НАН України; вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01054 Україна; Email: ulyura@ukr.net; orcid: 0000-0002-2439-4134

Вступ

Морфогенез є одним із фундаментальних аспектів розвитку усього живого. Усю багатогранність його процесів легше всього вивчати на групах тварин з необмеженим типом росту (довгим онтогенетичним розвитком). Унікальним об'єктом для таких досліджень слугують амфібії, весь процес розвитку яких протікає у зовнішньому середовищі і залежить від абіотичних факторів. Стабільність процесів морфогенезу амфібій — це важливий параметр серед критеріїв, які характеризують якість середовища існування.

Популяції амфібій, що населяють різні середовища існування, можуть демонструвати морфологічні відмінності, потенційно відображаючи різноманітні адаптації. У безхвостих амфібій морфологія поясу задніх кінцівок часто може знаходитись під впливом сильного природнього добору, в результаті якого з'являються міжпопуляційні варіації у морфологічних показниках, що пов'язані з покращенням рухової функції.

Температурне середовище і тривалість сезону активності також є важливими факторами у формуванні відмінностей морфологічних ознак цих пойкилотермних тварин. Багато з них живуть на високих широтах або висотах, мають тенденцію до збільшення довжини і маси тіла, а також можуть бути старшими ніж особини, що живуть на нижчих широтах і висотах. Проте детальних даних про вік, розмір тіла та варіації росту все ще недостатньо. У випадку амфібій, які ростуть протягом всього життя, щорічні сезонні зміни в метаболізмі реєструються у

зростанні кісток у формі ліній зупинки росту. Тому вони є чудовим модельним об'єктом у вивченні мінливості розміру тіла і віку серед різних популяцій. Що й зумовило вибір авторами об'єкту своїх досліджень.

Жаба трав'яна (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) — один з самих поширених європейських видів справжніх жаб, репрезентований у межах видового ареалу 4-6 підвидами [Kuzmin 2012; Pysanets 2014]. Вид поширений майже у всій Європі за винятком центральної і південної частин Іберійського півострова, Південної Італії та південних Балканів, на сході розповсюджений до Уралу, інтродукований в Ірландії та на Фарерських островах. В батрахофауні України трав'яна жаба представлена номінативним підвидом *R. t. temporaria*, поширеним на території більшої частини північних, східних та західних регіонів України, практично повністю відсутній у степовій зоні [Pysanets 2014] і взагалі відсутній на території АР Крим [Pysanets & Kukushkin 2016].

Жаба трав'яна є широко поширеним видом амфібій, життєвий цикл якого вивчався вздовж широтних і висотних градієнтів у різних частинах Європи. Було показано, що цей вид демонструє значні варіації як розміру тіла, так і віку серед різних популяцій [Augert & Joly 1993; Míaud *et al.* 1999; Laugen *et al.* 2005]. Загальні відомості щодо морфології трав'яної жаби в межах української частини видового ареалу наведені в окремих публікаціях у скороченому вигляді [Szczerbak & Scherban 1980; Peskov *et al.* 2004; Pysanets 2007; Kurtiak & Krulko 2008], у той час як спеціальних досліджень, присвячених морфологічній диференціації особин в пізньому онтогенезі на теренах України до цього часу практично не проводилось. Попереднє дослідження авторів було присвячене морфологічним особливостям трав'яної жаби центрального регіону України, а саме вираженості, направленості та структури статевих відмінностей цього виду [Peskov *et al.* 2017]. До сьогодні, трав'яні жаби Карпатського регіону залишались поза увагою дослідників-морфологів. Виходячи з цього, метою нашої роботи було виявити і дати кількісну оцінку морфологічної мінливості та диференціації особин трав'яної жаби за віком та статтю на прикладі західноукраїнської популяції *R. t. temporaria*.

Матеріал і методи

У роботі використані дані, отримані в результаті обробки наукової колекції *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) з території Українських Карпат (Львівська, Івано-Франківська та Закарпатська області), яка зберігається у фондах Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ). Всього опрацьовано 381 екз. трав'яної жаби — 233 самців (L = 24,6–84,5 мм) і 148 самиць (L = 23,2–94,2 мм).

Проміри проводили з точністю до 0,1 мм згідно загальноприйнятої методики з деякими змінами [Peskov *et al.* 2019]: L. — довжина тіла; L. с. — довжина і Lt. с. тум. — ширина голови на рівні барабанних перетинок; D. г. п. — відстань від ніздрі до кінця морди; Sp. п. — проміжок між ніздрями; D. г. о. — довжина рила (відстань від переднього краю ока до кінця морди); D. п. о. — відстань від ніздрі до переднього краю ока; L. о. — довжина очної щілини; L. тум. — довжина барабанної перетинки; Sp. ос. — відстань між передніми краями очей; A. — довжина передпліччя; H. — довжина плеча; M. — довжина передньої лапки (відстань від зап'ястка до кінця третього пальця); D. р. м. — довжина першого пальця передньої кінцівки; Lt. м. — ширина зап'ястка; F. — довжина стегна; T. — довжина гомілки; L. t — довжина додаткової гомілки; L. р. — довжина задньої лапки (стопа); Lt. р. — ширина задньої лапки; D. р. р. — довжина першого пальця задньої кінцівки; C. int. — довжина внутрішнього п'яtkового горбика; At. с. int. — висота внутрішнього п'яtkового горбика; Cr. а. с. — діаметр ліктьового суглобу; Cr. а. г. — діаметр колінного суглоба; Cr. f. t-t. — діаметр гомілковостопного суглоба.

Диференціацію особин за абсолютними значеннями морфометричних ознак вивчали за допомогою ієрархічного кластерного аналізу. Узагальнену відмінність між особинами розраховували з використанням квадратичної дистанції Евкліда (SqDE). Міжгрупову відмінність за

віком та статтю оцінювали з використанням t-критерію Стьюдента (відмінність за окремими ознаками) та квадратичної дистанції Махаланобіса — SqMD (узагальнена відмінність за сукупністю ознак) [Halafyan 2007].

Вік жаб визначали за допомогою методу скелетохронології [Kleynenberg & Smirina 1969; Smirina 1989; McCreary *et al.* 2008]. Цей метод дозволяє надійно оцінити вік більшості особин у популяціях амфібій [Sinsch 2015], однак не дає змоги правильно оцінити вік старих особин [Wagner *et al.* 2011]. У амфібій щорічні сезонні зміни в метаболізмі рееструються під час росту кісток у формі «ліній зупинки росту» (LAG) — ліній спокою, які відповідають кількості зимівель. Методи, що засновані на цих лініях, є провідними у вивченні мінливості у віці та рості між статями та популяціями [Castanet, Smirina 1990; Leclair *et al.* 2005].

З метою уточнення кількості ліній спокою, що утворюються в результаті різкого сповільнення росту під час зимівлі, на заморожувальному мікротомі ми виготовляли тонкі поперечні зрізи (30 мк) середньої частини діафіза 4-ї фаланги четвертого пальця задньої кінцівки. Однорічними особинами вважали жаб, що зимували один раз; дворічними — дві зимівлі і т. п. Якщо тварини не зимували жодного разу, ми розглядали їх як цьогорічок [Kleynenberg & Smirina 1969; Smirina 1989; Reminnyi 2007]. Підрахунок ліній спокою здійснювали за допомогою мікроскопа Carl Zeiss Primo Star (Німеччина) при збільшенні $\times 100$ та $\times 400$. У роботі аналізували повну окружність поперечного зрізу середньої частини діафіза фаланги і враховували не тільки кількість ліній спокою, але і характер їхнього розподілу на площі поперечного зрізу. І тільки у випадку, коли ми знали не лише кількість ліній спокою, але і могли оцінити характер їхнього розподілу на зрізі, ми додавали одну-дві лінії спокою враховуючи розмір тіла тварини.

Усього методом скелетохронології було досліджено 41 екз. самців та 47 екз. самиць *R. temporaria*. При визначенні віку враховували час відлову жаб, тобто особинам, які були відловлені на початку сезону активності, додавали одну лінію склеювання, тому що остання (зовнішня) лінія склеювання ще не відокремилась.

Репродуктивний статус самців трав'яної жаби оцінювали за довжиною тіла, розміром сім'яників та за кольором шлюбних мозолів, а самиць — за довжиною тіла, наявністю та розмірами ікри.

Статистична обробка даних проведена з використанням пакету програм Statistica 6.0. [Halafyan 2007] для Windows та EXCEL.

Результати та обговорення

Диференціація особин за лінійними розмірами та пропорціями тіла

У результаті кластеризації матриці DE_{LL} , було показано що індивідуальні відмінності за лінійними розмірами та пропорціями тіла у вибірці самців (рис. 1, I) і самиць (рис. 1, II) трав'яної жаби структуровані та чітко відображають морфологічну диференціацію особин за віковим критерієм. Цим методом було виділено по дві основні групи (кластера), які позначені літерами A, B (самці) і C, D (самиці) (рис. 1).

У самців до складу групи A потрапили особини з довжиною тіла від 24,6 до 52,7 мм, групи B — від 50,6 до 84,5 мм. У самиць групу C складають особини з довжиною тіла 23,2 — 64,2 мм, групу D — 62,5 — 94,2 мм. Виходячи з того, що у нижчих хребетних тварин, до яких належать амфібії, між загальними розмірами тіла і віком існує досить високий рівень кореляції [Peskov *et al.* 2019], логічно припустити, що серед дрібних самців (група A) і самиць (група C) за кількістю переважають молоді нестатевозрілі особини, в той час як серед самців групи B і самиць групи D — дорослі статевозрілі жаби.

Це припущення підтверджується даними скелетохронології, за якими, серед нестатевозрілих ювенільних самців з довжиною тіла 24,6–37,5 мм переважають цьогорічки, які не зимували взагалі (0+) та молоді особини, які перезимували один (1+) раз (juvenis, субкластер Aa), самці з довжиною тіла 38,0–52,7 мм зимували один (1+) або два (2+) рази, але також є молодими статевонезрілими особинами (subadultus, субкластер Ab).

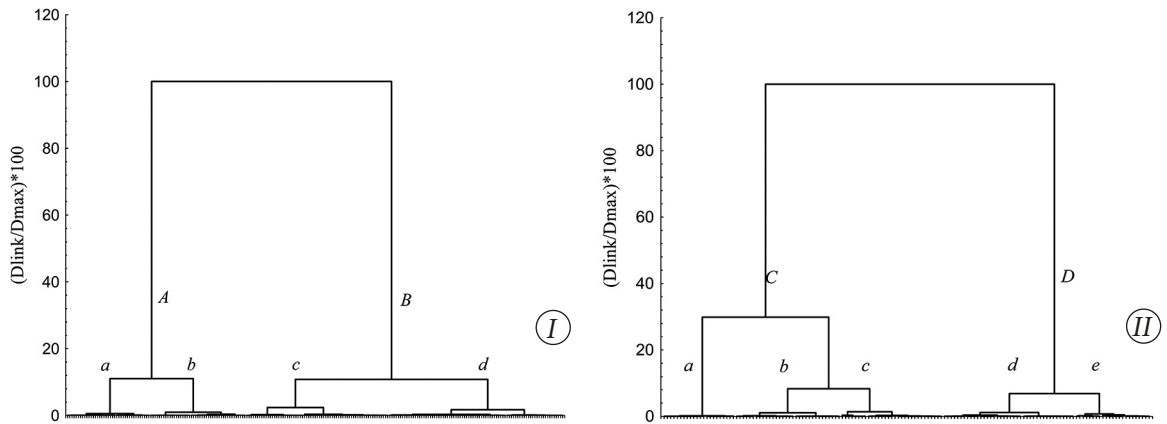


Рис. 1. Диференціація самців (I) та самиць (II) трав'яної жаби за абсолютними значеннями 26 морфометричних ознак.

Fig. 1. Differentiation of common frog males (I) and females (II) by absolute values of 26 morphometric characters.

Дорослі статевозрілі самці за загальними розмірами і пропорціями тіла диференціювались на дві групи (субкластери *Bc* і *Bd*). Субкласстер *Bc* складається з самців довжина тіла яких варіює від 50,6 до 69,3 мм ($L_{\text{ср.}} = 62,54$ мм), які зимували від 1 до 5 разів. Самців, які зимували 2-3 рази, слід розглядати як молодих дозріваючих [за термінологією Kabardina 2002], що тільки починають брати участь у розмноженні. Після трьох років самці практично всі розмножуються. Самців цієї групи слід розглядати як змішану вікову групу «subadultus + adultus». Самців, довжина тіла яких до 60 мм і вторинні ознаки статевого диморфізму чітко не виражені, ми розглядаємо як дозріваючих. Якщо більше 60 мм і вторинні ознаки статевого диморфізму чітко виражені — як статевозрілих. Наші дані значною мірою співпадають з результатами інших авторів, отриманими з використанням різних методів визначення віку трав'яної жаби [Smirina 1980; Lyarkov 1997; Kabardina 2002].

До цієї групи потрапили два статевонезрілих (1+) самця з довжиною тіла (L) 50,6 і 64,4 мм, які, на наш погляд, є молодими швидкорослими [за термінологією Shabanov *et al.* 2014].

Основу субкластера *Bd* складають самці з довжиною тіла від 66,1 до 84,5 мм ($L_{\text{ср.}} = 74,82$ мм), які зимували від 2 до 6 разів. Враховуючи вік а також зовнішні ознаки статевого диморфізму (забарвлення шкіри, наявність шлюбних мозолів), ми відносимо цих особин до дорослих статевозрілих самців.

Самиці трав'яної жаби за абсолютними розмірами тіла диференціювались на п'ять груп (субкластерів). Субкласстер *Ca* об'єднав в єдину групу самиць з найменшою довжиною тіла ($L = 23,2-32,7$ мм), які жодного разу не зимували (0+), тому ми розглядаємо їх як цьогорічок. Самиць з довжиною тіла 32,2–51,3 мм, що зимували один раз (1+) — subadultus-I (субкласстер *Cb*), з довжиною тіла 51,6–64,2 мм, що зимували двічі (2+) — subadultus-II (субкласстер *Cc*) (рис. 1, II; табл. 2). Субкласстер *Cb* складають статевонезрілі особини, субкласстер *Cc* — дозріваючі.

Самиці з довжиною тіла від 62,5 мм до 77,5 мм ($L_{\text{ср.}} = 70,68$ мм) і віком 2+, 3+ (субкласстер *Dd*) та самиці з довжиною тіла від 78,4 мм до 94,2 мм ($L_{\text{ср.}} = 85,13$) і віком 2+, 3+, 4+, 5+ (субкласстер *De*) об'єдналися в одну групу. Враховуючи розміри тіла та вік цих жаб, ми віднесли їх до двох розмірно-вікових груп — adultus I (субкласстер *Dd*) та adultus II (субкласстер *De*).

До групи adultus II (субкласстер *De*) потрапила самиця з довжиною тіла $L = 89,3$ мм, що зимувала два рази (2+), яку можна вважати швидкорослою статевозрілою особиною. Дана онтогенетична стратегія зустрічається в природних популяціях жаб та характеризується відносно високою швидкістю росту та раннім статевим дозріванням — «швидкорослі та скоростиглі» за термінологією Д. Шабанова та співавторів [Shabanov *et al.* 2014].

Мінливість морфометричних ознак у розмірно-вікових групах самців і самиць

Отримані дані відображають високий рівень мінливості морфометричних ознак в пізньому онтогенезі самців і самиць (табл. 1). Результати порівняння особин різного віку (самців і самиць окремо) за середніми значеннями 26 морфометричних ознак (табл. 2) свідчать про вірогідні відмінності порівнюваних груп за більшістю ознак, що відображає продовження їх росту протягом всього постметаморфічного періоду розвитку. Варіювання величини t-критерія всередині кожного стовпчика відображає нерівномірність росту різних частин тіла жаб.

Таблиця 1. Статистичні характеристики (M, SD) 26 морфометричних ознак в розмірно-вікових групах самців та самиць трав'яної жаби

Table 1. Statistical characteristics (M, SD) of 26 morphometric characters in size-age groups of males and females of the common frog

Ознака, мм	Самці								Самиці									
	juvenis (a) n = 39		subadultus (b) n = 45		adultus I (c) n = 67		adultus II (d) n = 82		juvenis (a) n = 22		subadultus II (b) n = 32		subadultus I (c) n = 31		adultus I (d) n = 40		adultus II (e) n = 23	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
L.	29,87	3,26	46,22	4,02	62,44	4,80	74,74	4,64	26,40	2,06	57,49	3,90	44,45	4,77	70,68	10,44	85,13	4,73
L. c.	10,02	0,95	14,70	1,29	18,61	1,75	21,74	1,18	9,19	0,70	17,60	0,92	14,30	1,29	21,02	2,90	24,16	1,38
Ltc. tym	9,85	1,10	15,00	1,52	20,01	2,40	24,45	1,85	8,61	0,73	18,65	1,39	14,36	1,79	23,34	3,57	28,34	2,22
D. r. n.	2,62	0,31	3,81	0,39	4,98	0,47	5,76	0,48	2,30	0,22	4,64	0,44	3,68	0,39	5,59	0,83	6,40	0,61
S. p. n.	2,72	0,29	3,84	0,37	4,69	0,54	5,30	0,42	2,50	0,24	4,44	0,41	3,70	0,33	5,18	0,74	5,66	0,42
D. r. o.	4,60	0,43	6,58	0,79	8,47	0,63	9,84	0,79	4,09	0,30	8,00	0,73	6,33	0,75	9,49	1,34	10,95	0,65
D. n. o.	2,18	0,28	3,11	0,35	4,03	0,40	4,63	0,42	1,96	0,20	3,77	0,41	2,88	0,44	4,48	0,67	5,13	0,67
L. o.	3,56	0,51	5,24	0,43	6,65	0,67	7,53	0,56	3,25	0,35	6,22	0,43	5,13	0,58	7,43	1,07	8,18	0,85
L. tym.	1,52	0,32	2,84	0,40	4,23	0,64	5,04	0,52	1,34	0,18	3,55	0,39	2,56	0,39	4,49	0,77	5,25	0,75
Sp. o. c.	5,10	0,47	7,29	0,72	9,33	0,75	10,95	0,78	4,85	0,56	8,69	0,59	7,02	0,68	10,37	1,47	11,62	1,65
A.	6,84	0,80	11,25	1,24	16,50	1,84	20,24	1,21	6,09	0,48	13,68	1,27	9,85	2,10	17,10	2,68	20,24	1,07
H.	5,97	0,73	9,34	1,23	13,89	1,84	17,82	1,83	5,30	0,52	10,99	1,21	8,45	1,08	13,36	2,17	16,41	1,68
M.	7,80	0,98	12,56	1,24	16,50	1,24	19,10	1,06	6,91	0,72	15,14	1,18	12,01	1,28	18,42	2,70	21,30	0,74
Lt. m.	1,88	0,36	3,01	0,37	4,40	0,57	5,47	0,71	1,68	0,22	3,76	0,50	3,35	2,36	4,53	0,81	5,31	0,87
D. p. m.	4,97	0,71	8,23	0,87	10,73	1,36	12,68	0,81	4,27	0,51	10,20	0,84	8,02	0,91	12,60	1,95	14,56	0,75
F.	13,62	1,54	21,46	2,24	30,19	2,78	36,02	2,35	12,00	1,10	26,52	2,10	20,10	2,35	32,95	4,95	38,24	2,12
T.	15,12	1,66	24,12	2,43	33,25	2,76	39,57	2,07	13,03	1,21	29,67	2,11	22,47	2,67	36,35	5,28	41,16	2,03
L. t.	8,47	1,01	13,58	1,43	18,80	1,62	22,58	1,52	7,32	0,66	16,81	1,44	12,62	1,55	20,72	3,07	23,81	1,19
L. p.	15,11	2,22	25,36	2,74	35,47	3,11	42,88	2,47	13,02	1,17	31,56	2,51	23,72	2,69	38,27	5,58	43,80	4,31
Lt. p.	2,64	0,38	4,36	0,56	6,16	0,73	7,66	0,69	2,30	0,29	5,45	0,62	4,04	0,55	6,87	1,20	8,26	0,59
D. p. p.	3,01	0,46	5,41	0,76	7,86	0,84	9,40	0,75	2,58	0,38	6,82	0,59	5,21	0,75	8,52	1,39	9,62	0,70
C. int.	1,32	0,28	2,15	0,33	3,03	0,40	3,67	0,51	1,10	0,14	2,68	0,38	2,10	0,38	3,42	0,61	3,96	0,45
At. c. int.	0,76	0,14	1,11	0,18	1,49	0,20	1,80	0,22	0,67	0,10	1,33	0,18	1,08	0,20	1,60	0,28	1,90	0,22
Cr. a. c.	1,87	0,28	3,08	0,34	4,47	0,54	5,64	0,37	1,68	0,20	3,71	0,41	2,84	0,41	4,45	0,68	5,29	0,36
Cr. a. g.	2,43	0,31	3,70	0,50	4,99	0,42	5,99	0,36	2,20	0,24	4,59	0,45	3,48	0,49	5,70	0,88	6,49	0,51
Cr. f. t-t	2,38	0,28	3,78	0,50	5,24	0,48	6,31	0,38	2,10	0,23	4,77	0,40	3,52	0,53	5,83	0,89	6,84	0,35

Таблиця 2. Результати порівняння середніх значень морфометричних ознак у самців та самиць різних розмірно-вікових груп (t-критерій Стьюдента)

Table 2. Results of comparison of mean values of morphometric characters of males and females of different size and age groups (Student's t-test)

Ознака, мм	Самці			Самиці			
	juv — sad	sad — ad-I	ad-I — ad-II	juv — sad-I	sad-I — sad-II	sad II — ad-I	ad-I — ad-II
L.	-20,25	-18,67	-15,85	-16,65	-11,90	-13,24	-12,18
L. c.	-18,69	-12,81	-12,96	-16,87	-11,69	-14,54	-10,16
Ltc. tym	-17,54	-12,41	-12,78	-14,22	-10,64	-13,32	-10,50
D. r. n.	-15,30	-13,65	-9,87	-14,85	-9,08	-9,43	-6,27
S. p. n.	-15,17	-9,21	-7,63	-14,64	-7,89	-7,62	-4,48
D. r. o.	-13,87	-13,99	-11,54	-13,19	-8,92	-10,03	-9,63
D. n. o.	-13,11	-12,59	-8,90	-9,01	-8,28	-7,73	-4,98
L. o.	-16,40	-12,44	-8,73	-13,58	-8,54	-10,44	-4,32
L. tym.	-16,73	-12,87	-8,50	-13,58	-10,08	-8,61	-4,83
Sp. o. c.	-16,23	-14,38	-12,89	-12,25	-10,44	-11,10	-4,25
A.	-18,99	-16,72	-14,92	-8,23	-8,79	-11,26	-9,83
H.	-14,98	-14,52	-12,99	-12,64	-8,78	-7,46	-7,64
M.	-19,32	-16,46	-13,78	-16,83	-10,08	-11,77	-10,65

Ознака, мм	Самці			Самиці			
	juv — sad	sad — ad-I	ad-I — ad-II	juv — sad-I	sad-I — sad-II	sad II — ad-I	ad-I — ad-II
Lt. m.	-14,29	-14,52	-10,02	-3,30*	-0,94**	-5,57	-4,04
D. p. m.	-18,60	-10,91	-10,86	-17,39	-9,81	-10,54	-7,91
F.	-18,39	-17,58	-13,88	-14,98	-11,43	-13,55	-10,12
T.	-19,48	-18,02	-15,96	-15,50	-11,89	-14,04	-9,38
L. t.	-18,60	-17,55	-14,69	-15,08	-11,14	-12,88	-10,22
L. p.	-18,64	-17,67	-16,20	-17,46	-11,94	-11,56	-6,56
Lt. p.	-16,19	-14,06	-12,84	-13,56	-9,52	-8,09	-7,09
D. p. p.	-17,24	-15,76	-11,83	-15,17	-9,50	-9,60	-5,25
C. int.	-12,37	-12,25	-8,35	-11,80	-6,07	-8,00	-4,96
At. c. int.	-9,81	-10,30	-8,74	-8,71	-5,39	-5,53	-5,38
Cr. a. c.	-17,46	-15,26	-15,54	-12,29	-8,41	-8,16	-8,78
Cr. a. g.	-13,76	-14,81	-15,56	-11,33	-9,44	-10,86	-6,70
Cr. f. t-t	-15,60	-15,61	-15,30	-11,88	-10,57	-10,05	-8,97

Примітка. * — при $p < 0,01$; ** — не вірогідно, всі інші — при $p < 0,001$.

Статеві відмінності

Статеві відмінності виявляли і оцінювали шляхом порівняння самців і самиць трав'яної жаби як за середніми значеннями окремих ознак (табл. 3), так і за величиною узагальнених відмінностей (SqDM) за 26 ознаками в кожній розмірно-віковій групі. Для подальшого аналізу статевих відмінностей два субкластера з напівдорослими (subadultus) самицями було об'єднано в одну розмірно-вікову групу «нестатевозрілі». Дорослих самців і самиць, які в кластерному аналізі диференціювались на дві розмірні (і, одночасно, вікові) групи — також було об'єднано в групу adultus.

Таблиця 3. Результати порівняння самців та самиць трав'яної жаби в трьох розмірно-вікових групах за середніми значеннями 26 морфометричних ознак (t-критерій Стьюдента)

Table 3. The results of the comparison of male and female common frogs in three size-age groups according to the mean values of 26 morphometric characters (Student's t-test)

Ознака	Juvenis ♂ — ♀	Subadultus ♂ — ♀	Adultus ♂ — ♀
	M (29,87 ± 0,52; n = 39), F (26,40 ± 0,43; n = 22)	M (46,22 ± 0,59; n = 45), F (51,07 ± 0,99; n = 63)	M (69,21 ± 0,63; n = 149), F (75,96 ± 1,05; n = 63)
L.	4,50	-3,79	-5,67
L. c.	3,58	-3,77	-5,88
Ltc. tym	4,69	-3,47	-5,91
D. r. n.	4,22	-3,30**	-5,11
S. p. n.	3,16**	-2,60*	-4,04
D. r. o.	4,92	-3,11**	-5,49
D. n. o.	3,21**	-2,17*	-4,47
L. o.	2,62*	-3,54	-5,05
L. tym.	2,39*	-2,04*	-0,85***
Sp. o. c.	1,84***	-3,20**	-3,45
A.	3,99	-1,32***	0,91***
H.	3,78	-1,32***	4,16
M.	3,72	-3,10**	-5,91
Lt. m.	2,31*	-2,12*	1,41***
D. p. m.	4,09	-3,79	-7,04
F.	4,32	-2,93**	-2,68**
T.	5,17	-2,81**	-2,46*
L. t.	4,78	-2,76**	-2,79**
L. p.	4,10	-2,99**	-1,10***
Lt. p.	3,66	-2,58*	-2,56*
D. p. p.	3,71	-3,36**	-1,33***
C. int.	3,30**	-3,02**	-2,81**
At. c. int.	2,49*	-2,47*	-1,33***
Cr. a. c.	2,85**	-2,08*	3,42
Cr. a. g.	2,98**	-2,77**	-4,75
Cr. f. t-t.	3,96	-2,81**	-3,63

Примітка. * — при $p < 0,05$; ** — при $p < 0,01$; *** — не вірогідно, всі інші — при $p < 0,001$.

В розмірно-віковій групі «juvenis» самці у порівнянні з самицями мають вірогідно більші середні значення 25 морфометричних ознак. Не доведена відмінність за шириною морди — *Sr.os.* ($t = 1.84, p > 0.05$). Узагальнена морфологічна відмінність між самцями й самицями даної групи незначна ($SqMD = 2,36$).

Напівдорослі самиці (*subadultus*) за більшістю ознак вірогідно крупніші у порівнянні з напівдорослими статевонезрілими самцями (*subadultus*). Не доведена відмінність за довжиною плеча — *A.* ($t = -1,32; p > 0,05$) та передпліччя — *H.* ($t = -1,32; p > 0,05$). Узагальнена відмінність між самцями й самицями порівнюваних груп також відносно незначна ($SqMD = 4,77$).

Дорослі статевозрілі самиці розмірно-вікової групи «adultus» мають вірогідно більші середні значення 18 морфометричних ознак, окрім довжини плеча — *H.* ($t = 4,16; p < 0,001$) та діаметра ліктьового суглобу — *Cr. a. c.* ($t = 3,42; p < 0,001$), які високо вірогідно більші у самців (див. табл. 3). Ці особливості пропорцій кінцівок забезпечують самцю надійне утримання самиці під час парування (*amplexus*). Статевих відмінностей не виявлено за шістьма знаками (*L. tym., A., Lt. m., L. p., D. p. p., At. c. int.*). Крім того, узагальнені статеві відмінності, як групи *adultus-I* ($SqMD = 22,08$) так і *adultus-II* ($SqMD = 46,34$), значно більші у порівнянні з такими у молодих та напівдорослих жаб (рис. 2–3).

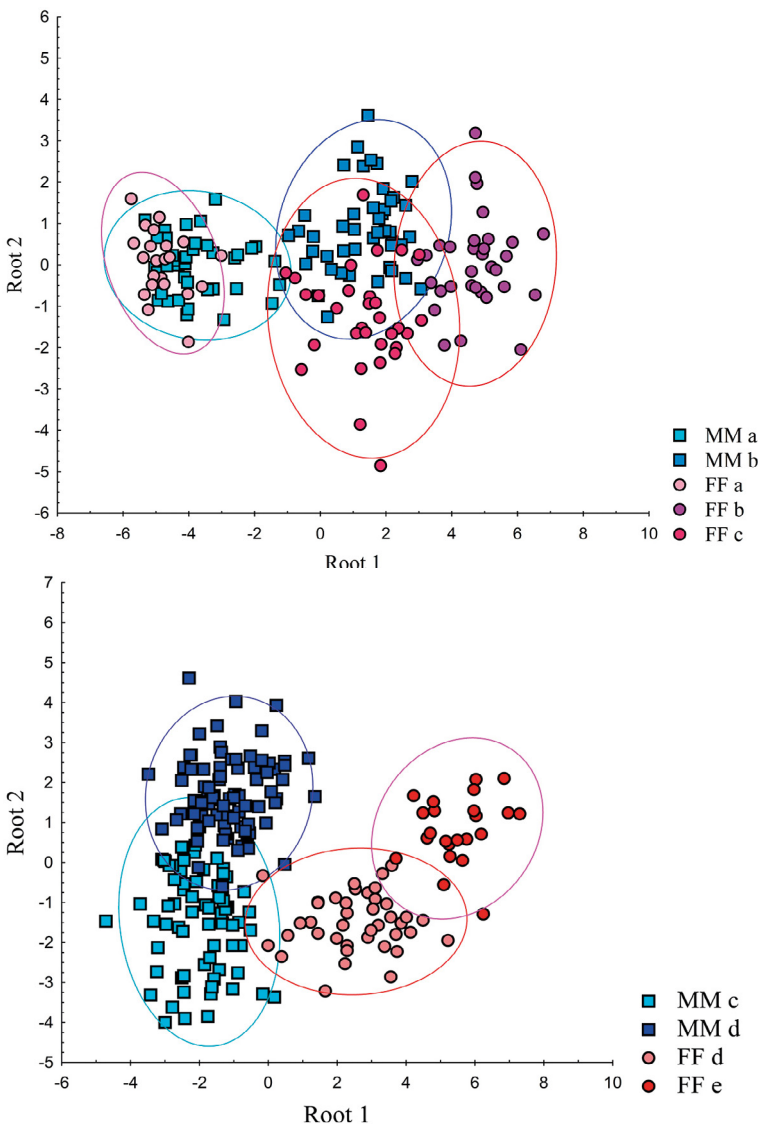


Рис. 2. Розподіл нестатевозрілих особин жаби трав'яної у просторі значень перших двох канонічних змінних (Root1 та Root2), розрахованих за 26 морфометричними ознаками (MM a — $L = 29,87$ мм; MM b — $L = 46,22$ мм; FF a — $L = 26,40$ мм; FF b — $L = 57,49$ мм; FF c — $L = 44,45$ мм), де MM — самці, FF — самиці.

Fig. 2. Distribution of sexually immature individuals of the common frog in the space of values of the first two canonical variables, calculated according to 26 morphometric characters (MM a — $L = 29.87$ mm; MM b — $L = 46.22$ mm; FF a — $L = 26.40$ mm; FF b — $L = 57.49$ mm; FF c — $L = 44.45$ mm), where MM — males, and FF — females.

Рис. 3. Розподіл статевозрілих особин жаби трав'яної у просторі значень перших двох канонічних змінних (MM c — $L = 62,54$ мм; MM d — $L = 74,82$ мм; FF d — $L = 70,68$ мм; FF e — $L = 85,13$ мм), де MM — самці, а FF — самиці.

Fig. 3. Distribution of sexually mature common frog individuals in the space of values of the first two canonical variables (MM c — $L = 62.54$ mm; MM d — $L = 74.82$ mm; FF d — $L = 70.68$ mm; FF e — $L = 85.13$ mm) where MM — males, and FF — females.

Внутрішньопопуляційна диференціація жаби трав'яної за сукупністю ознак

Результати дискримінантного аналізу представлено на діаграмі розсіювання самців (*juvenis*, *subadultus*) і самиць (*juvenis*, *subadultus* I, *subadultus* II) у просторі значень перших двох канонічних змінних. Розподіл нестатевозрілих самців (MM) і самиць (FF) трав'яної жаби у просторі значень першої та другої канонічних змінних показав, що вздовж першої канонічної осі спостерігається збільшення лінійних розмірів тіла — від ювенільних (*juvenis*) особин до напівдорослих (*subadultus*), а уздовж другої — часткова диференціація самців і самиць за пропорціями тіла в групі *subadultus* — починають формуватись статеві відмінності (див. рис. 2).

При цьому, по першій осі найбільше відрізняються між собою самиці групи *juvenis* та *subadultus* II (SqMD = 93,93) а також *juvenis* та *subadultus* I (SqMD = 41,13). Молоді та напівдорослі самці відрізняються у меншій мірі (SqMD = 28,11). Найбільший внесок у диференціацію розмірно-вікових груп уздовж першої канонічної вісі зареєстровано за наступними параметрами — довжина тіла (0,850) і голови (0,818), ширина голови (0,743), довжина передньої лапки (0,778) та пальця на ній (0,779), довжина гомілки (0,805), додаткової гомілки (0,757) та стопи (0,800).

Уздовж другої канонічної осі самці й самиці диференціювались за пропорціями передніх (A., H., Cr.a.c.) і задніх (F., T., Lt., L.p.) кінцівок (рис. 2). Узагальнені відмінності між самцями «*subadultus*» і самицями «*subadultus*-I» (SqMD = 4,77) та «*subadultus*-II» (SqMD = 14,43) значно менші в порівнянні з віковими відмінностями.

Діаграма розсіювання статевозрілих самців і самиць (*adultus* I та *adultus* II) у просторі значень перших двох канонічних змінних представлена на рис. 3. За значеннями першої канонічної змінної максимально відрізняються самці *adultus* I від самиць *adultus* II (SqMD = 62,95) а також самці *adultus* II від самиць *adultus* II (SqMD = 46,34). Сутність цих відмінностей полягає у тому, що самиці у порівнянні з самцями характеризуються більшими значеннями 22-х параметрів тіла, крім довжини плеча (H.), довжини передпліччя (A.), ширини зап'ястка (Lt.m.) та діаметра ліктьового суглоба (Cr.a.c.).

Уздовж другої канонічної змінної і самиці (SqMD = 16,34) і самці (SqMD = 11,56) диференціювались за розміром тіла. Найвагомий внесок у відмінності по другій канонічній осі відмічено за довжиною тіла (0,728), плеча (0,792), передпліччя (0,728), гомілки (0,752), стопи (0,707), а також за діаметром ліктьового суглоба (0,842) (див. рис. 3).

За результатами нашого дослідження статеві відмінності трав'яної жаби (за порівнянням середніх значень 26 морфометричних ознак, t-критерій Стьюдента) Карпатського регіону виявилися більш вираженими в кожній розмірно-віковій групі порівняно з трав'яною жабою з центрального регіону України (Київська, Житомирська та Вінницька області) [Peskov *et al.* 2017]. Також наші результати відрізняються від даних, які були отримані Ю. А. Кабардиною з московської популяції трав'яної жаби [Kabardina 2002]. За її даними у групі цьогорічок самці ($L = 12-14,5$; $L_{\text{сер.}} = 13,53$ мм) практично однакові з самицями ($L = 12,3-15$; $L_{\text{сер.}} = 13,38$ мм) за довжиною тіла. Довжина тіла статевонезрілих самців ($L = 23-49,9$; $L_{\text{сер.}} = 38,34$ мм) практично не відрізняється від такої у самиць ($23-49,8$; $L_{\text{сер.}} = 39,27$ мм). У віковій групі дозріваючих жаб відмінності за довжиною тіла між самцями ($L = 50-59,9$; $L_{\text{сер.}} = 55,52$ мм) і самицями ($L = 50-59,6$; $L_{\text{сер.}} = 54,67$ мм) також не вірогідні. Дорослі статевозрілі самиці ($L = 60-85$; $L_{\text{сер.}} = 69,68$ мм) дещо крупніші за самців своєї вікової групи ($L = 60-86,3$; $L_{\text{сер.}} = 68,26$ мм), але відмінності статистично не вірогідні. За нашими даними, цьогорічки (*juvenis*) — це особини, які не зимували взагалі (0+), при цьому самці за довжиною тіла ($24,6-37,5$ мм; $L_{\text{сер.}} = 29,87$ мм) високо вірогідно ($t = 4.50$; $p < 0.001$) крупніші за самиць ($23,2-32,7$ мм; $L_{\text{сер.}} = 26,40$ мм). Але вже в групі напівдорослих (*subadultus*) жаб спрямованість статевого диморфізму за довжиною тіла повністю змінюється — самиці стають вірогідно крупніші за самців, що ще більше посилюється у дорослих статевозрілих особин (табл. 3). В обох статей темпи росту з віком (по досягненню статевої зрілості) уповільнюються, проте у самців значно швидше, ніж у самиць. Цілком ймовірним є припущення, що статева зрілість багатьох видів тварин зумовлюється досягненням певного мінімального розміру тіла, а не віку [Gibbons & McCarthy 1984].

Вираженість та спрямованість статевих відмінностей у ювенільних та молодих трав'яних жаб підтверджує літературні дані про те, що самці безхвостих амфібій ростуть і фізіологічно дозрівають швидше за самиць, тому починають розмножуватись на 1-2 роки раніше. Самиці, які ростуть повільніше і дозрівають пізніше, долучаються до розмноження більш крупними за розмірами і старшими за віком [Miaud *et al.* 2006; Reminnyi 2007]. Більш крупні розміри тіла у дорослих статевозрілих самиць трав'яної жаби у порівнянні з самцями, на думку С. М. Ляпкова [Lyarkov 2005], пояснюються як дією природного добору на плодючість, так і більшим рівнем їхнього виживання. Менші розміри дорослих самців визначаються обмеженістю у їх рості внаслідок накопичення резервних жирів в період статевого дозрівання і дією негативних факторів під час розмноження.

Вік статевої зрілості також тісно пов'язаний із варіаціями тривалості сезону активності на різних широтах або висотах, тому що при коротшому сезоні потрібно більше років, щоб досягти дорослого стану. Закономірно, що ті особини, які розвиваються при довшому річному сезоні активності, будуть рости швидше й матимуть більший розмір тіла [Karl & Fischer 2009; Patrelle *et al.* 2012; Cogălniceanu *et al.* 2017]. При цьому, зі зменшенням сезону активності у *Rana temporaria* збільшується не тільки вік статевої зрілості, а й тривалість життя та гранична довжина тіла [Miaud *et al.* 1999].

Висновки

1. За результатами кластерного аналізу мінливості абсолютних значень 26 морфометричних ознак самці ($n = 238$) диференціювалися на чотири групи (субкластери), а самиці ($n = 148$) — на п'ять субкластерів, які ми віднесли до трьох розмірно-вікових груп — *juvenis* (молоді), *subadultus* (напівдорослі) та *adultus* (дорослі).
2. В пізньому онтогенезі трав'яної жаби узагальнені статеві відмінності зростають із збільшенням віку особин: *juvenis* — SqMD = 2,36, *subadultus* — SqMD = 4,77, *adultus* — SqMD = 22,08. При цьому не тільки збільшується вираженість статевих відмінностей, також суттєво змінюється їхня спрямованість.
3. За нашими даними, цьогорічки (*juvenis*) — це особини, які не зимували взагалі (0+), при цьому самці за довжиною тіла (24,6–37,5 мм; $L_{\text{сер.}} = 29,87$ мм) високо вірогідно ($t = 4,50$; $p < 0.001$) крупніші за самиць (23,2–32,7 мм; $L_{\text{сер.}} = 26,40$ мм). Але вже в групі напівдорослих (*subadultus*) жаб спрямованість статевого диморфізму за довжиною тіла повністю змінюється — самиці стають вірогідно крупніші за самців, що ще більше посилюється у дорослих статевозрілих особин.
4. З використанням методу скелетохронології в західноукраїнській популяції трав'яної жаби було виявлено наявність «швидкорослих» особин, які були статевозрілими у віці 2+. Дана онтогенетична стратегія зустрічається в природних популяціях й інших видів жаб та характеризується відносно високою швидкістю росту та раннім статевим дозріванням.
5. Статеві відмінності в межах кожної розмірно-вікової групи серед популяцій трав'яної жаби різних географічних регіонів виявляються більш вираженими у напрямку з північного сходу на південний захід України.

Подяки

Робота виконана у рамках наукової теми ННПМ НАН України «Фауністичні зміни та екоморфологічні адаптації в модельних групах хребетних і безхребетних тварини України та деяких інших територій Євразії» (№ ДР 0120U100452). Автори вдячні колегам, які сприяли розвитку цього дослідження, а також рецензентам рукопису за важливі коментарі та слушні зауваження.

References

- Augert, D., P. Joly. 1993. Plasticity of age at maturity between two neighboring populations of the common frog (*R. temporaria* L.). *Canadian Journal of Zoology*, **71** (1): 26–33. <https://doi.org/10.1139/z93-005>
- Castanet, J., I. Smirina. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol.*, **11**: 191–196.

- Cogălniceanu, D., R. I. Băncilă, R. Plăiașu, D. Roșioru, J. Merila. 2017. Small-scale spatial and temporal variation of life-history traits of common frogs (*Rana temporaria*) in sub-Arctic Finland. *Polar Biology*, **40**: 1581–1592. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2081-8>
- Gibbons, M. M., T. K. McCarthy. 1984. Growth, maturation and survival of frogs *R. temporaria* L. *Holarctic Ecology* **7**: 419–427. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01143.x>
- Halafyan, A. A. 2007. *STATISTICA 6. Statistical Data Analysis: Textbook*. Binom, Moskva, 1–512. [In Russian]
- Kabardina, Yu. A. 2002. Formation of interspecies differences in morphometric characteristics of common, *Rana temporaria*, and moor, *Rana arvalis*, frogs. *Zoologicheskii zhurnal*, **81** (2): 221–233. [In Russian]
- Karl, I., K. Fischer. 2009. Altitudinal and environmental variation in lifespan in Copper butterfly *Lycaena tityrus*. *Functional Ecology*, **23**: 1132–1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01607.x>
- Kleynenberg, S. E., E. M. Smirina. 1969. On the method of determining the age of amphibians. *Zoologicheskii zhurnal*, **48** (7): 1070–1094. [In Russian]
- Kurtiak, F. F., L. V. Krulko. 2008. Diagnosis of species of the genus *Rana* Linnaeus, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) from the territory of Transcarpathia. *Naukovyi Visnyk Uzhhorodskoho universytetu. Seria Biolohiia*, **22**: 224–232. [In Ukrainian]
- Kuzmin, S. L. 2012. *Amphibians of the Former USSR. 2-e ed.* Moskva, KMK, 1–370. [In Russian]
- Laugen, A. T., A. Laurila, K. I. Jönsson, F. Söderman, J. Merilä. 2005. Do common frogs (*R. temporaria*) follow Bergmann's rule? *Evolutionary Ecology Research*, **7**: 717–731.
- Leclair M.H., R. Jr. Leclair, J. Gallant. 2005. Application of skeletochronology to a population of *Pelobates cultripes* (Anura: Pelobatidae) from Portugal. *Journal of Herpetology*, **39**: 199–207. <https://doi.org/10.1670/174-04A>
- Lyapkov, S. M. 1997. Variability in growth rates of common frogs (*Rana temporaria*) and moor frogs (*Rana arvalis*) in the first years of terrestrial life. *Zoologicheskii zhurnal*, **76** (2): 199–205. [In Russian]
- Lyapkov, S. M. 2005. Sexual dimorphism in brown frogs: differences in body size and demographic characteristics. In: *Evolutionary Factors in the Formation of the Diversity of the Animal World*. KMK, Moskva, 297–310. [In Russian]
- McCreary, B., C. A. Pearl, M. J. Adams. 2008. *A Protocol for Aging Anurans Using Skeletochronology*. U.S. Geological Survey Open File Report, 1–38. <https://doi.org/10.3133/ofr20081209>
- Miaud, C., R. Guyétant, J. Elmberg. 1999. Variations in life-history traits in the common frog (*R. temporaria*, Amphibia: Anura): aliterature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology*, **249**: 61–73. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01060.x>
- Patrelle, C., M. B. Hjernquist, A. Laurila, F. Soderman, J. Merila. 2012. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic. *Polar Biology*, **35**: 1505–1513. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1190-7>
- Peskov, V. N., A. Y. Malyuk, N. A. Petrenko. 2017. Expression, direction and structure of sexual differences in amphibians and reptiles, on example of *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 and *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). *Zbirnyk Prats Zoolohichnoho Muzeiu*, **48**: 54–69. [In Russian]
- Peskov, V. N., N. A. Petrenko, V. Y. Reminnyi. 2019. Size-at-age variability and sexual dimorphism of morphometric characteristics in the late ontogenesis of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) from territory of Crimea. *Vestnik zoologii*, **53** (4): 325–334. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2019-0031>
- Peskov, V. N., Y. M. Kotserzhynskaia, V. V. Manylo, E. M. Pysanets. 2004. Morphological differentiation and diagnosis of brown frogs *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) from the territory of Ukraine. *Vestnik Zoologii*, **38** (6): 29–40. [In Russian]
- Pysanets, Y. M. 2007. *Amphibians of Ukraine (a Guide to Identifying Amphibians of Ukraine and Neighboring Countries)*. Vydavnytstvo Raievs'koho, Kyiv, 1–192. [In Ukrainian]
- Pysanets, Y. 2014. *Amphibians of Eastern Europe. Part II. Order Tailless*. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–192. [In Ukrainian]
- Pysanets, Y., O. Kukushkin. 2016. *Amphibians of Crimea*. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–320. [In Ukrainian]
- Reminnyi, V. Y. 2007. Age structure of the reproductive part of the population of marsh frogs *Pelophylax ridibundus* (Ranidae Amphibia). *Zbirnyk Prats Zoolohichnoho Muzeiu*, **39**: 63–68. [In Ukrainian]
- Szczerbak, N. N., M. I. Scherban. 1980. *Amphibians and Reptilians of Carpathian*. Naukova dumka, Kyiv, 1–268. [In Russian]
- Shabanov, D. A., A. V. Korshunov, M. A., Kravchenko, E. V. Meleshko, A. V. Shabanova, E. E. Usova. 2014. Intra-population ontogenetic strategies of precocity and stunting: definition using the example of tailless amphibians. *Visnyk Kharkivskoho Natsionalnoho Universytetu imeni V. N. Karazina*, (1126): 138–147. [In Russian]
- Sinsch, U. 2015. Review: Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal*, **25**: 5–13.
- Smirina, E. M. 1980. On the rate of growth and survival of common frogs (*Rana temporaria*) in the first years of life. *Zoologicheskii zhurnal*, **12** (59): 1831–1840. [In Russian]
- Smirina, E. M. 1989. The method of determining the age of amphibians and reptiles by bone layers. In: *Rukovodstvo po Izucheniyu Zemnovodnykh i Presmykayushchih'sya*. VII Vsesoyuznaya Gerpetologicheskaya Konferentsiya, 144–153. [In Russian]
- Wagner, A., R. Schabetsberger, M. Sztatecsny, R. Kaiser. 2011. Skeletochronology of phalanges underestimates the true age of long-lived Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*). *Herpetological Journal*, **21**: 145–148.