



УДК 597.6/9:598.1+591.151

В. Н. Песков, А. Ю. Малюк, Н. А. Петренко

Национальный научно-природоведческий музей
НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, Украина, 01601
E-mail: vladimir.peskov53@gmail.com
a.maljuk@gmail.com
pedro261285@gmail.com

**ВЫРАЖЕННОСТЬ, НАПРАВЛЕННОСТЬ И
СТРУКТУРА ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ
У АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ НА ПРИМЕРЕ
RANA TEMPORARIA LINNAEUS, 1758 И
LACERTA VIRIDIS (LAURENTI, 1768)**

На примере лягушки травяной, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, и ящерицы зеленой, *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768), показано, что в позднем онтогенезе амфибий и рептилий с возрастом увеличивается выраженность половых различий по морфометрическим признакам, может изменяться их направленность и структура. У ювенильных (juvenis) особей половые различия не выражены (лягушка травяная) или выражены очень слабо (ящерица зеленая). В размерно-возрастных группах subadultus и adultus при одинаковых линейных размерах тела средние значения многих других признаков достоверно больше у самцов по сравнению с самками. Половые различия у амфибий и рептилий имеют адаптивный характер.

К л ю ч е в ы е с л о в а: лягушка травяная, ящерица зеленая, половые различия, выраженность, направленность, структура.

Введение

Половые различия в линейных размерах и пропорциях тела характерны для большинства видов амфибий и рептилий (Fitch, 1981; Kaliontzopoulou et al., 2005; Cox et al., 2007; Tomovic et al., 2007; Rehak, Fischer, 2010; Rehak, 2015). В отличие от полового диморфизма, когда самцы и самки различаются по качественным дискретным признакам, что позволяет рассматривать их как две самостоятельные морфы, половые различия по количественным признакам с непрерывной изменчивостью характеризуются такими показателями как выраженность, направленность и структура.

Выраженность или величину и достоверность различий между самцами и самками обычно оценивают по средним значениям признаков (например, с помощью t-критерия Стьюдента), по инте-

© В. Н. Песков, А. Ю. Малюк, Н. А. Петренко, 2017

гральным показателям (главные компоненты, факторы, канонические переменные и т.п.), по величине метрик различий (дистанция Евклида, метрика Махаланобиса) или по значению специально рассчитываемых показателей (Lovich, Gibbons, 1992; Cox et al., 2007; Ермохин, Табачишин, 2010).

Направленность половых различий определяется знаком при соответствующем показателе различий. Например, если самцы крупнее самок ($L_{\delta} > L_{\varphi}$), то при сравнении их по длине тела « $L_{\delta} - L_{\varphi}$ » значение показателя различий будет иметь знак «+», если наоборот ($L_{\delta} < L_{\varphi}$) — знак «-».

У большинства видов лягушек умеренной зоны Евразии длина тела у самок в среднем больше по сравнению с самцами (Shine, 1979; Monnet, Chery, 2002; Patrelle et al., 2012). Из 6 видов зеленых и бурых лягушек батрахофауны Украины только у остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) взрослые половозрелые самцы достоверно крупнее самок (Песков, Петренко, 2014). Среди рептилий нет четкой направленности в проявлении половых различий (Thompson, Withers, 2005; Малуц, Песков, 2011). У большинства видов настоящих ящериц самцы крупнее самок; у змей, напротив, обычно самки крупнее самцов. Черепахи проявляют широкий диапазон половых различий, хотя самки крупнее самцов у большинства видов (Cox et al., 2007). Кроме того, направленность половых различий может по-разному проявляться в географических популяциях одного и того же вида амфибий и рептилий. Например, в популяциях озерной лягушки с территории Приднепровья (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001) и Мордовии (Ручин и др., 2005) самцы оказались крупнее самок.

Структура половых различий определяется тем, что величина и достоверность различий между самцами и самками по разным признакам неодинакова, поэтому все сравниваемые признаки можно структурировать (группировать, ранжировать) по этим критериям.

Рассмотрим все три показателя половой изменчивости на примере лягушки травяной и ящерицы зеленой, половые различия у которых до сих пор изучены совершенно недостаточно, особенно на территории Украины.

Материал и методы

Материал. В работе использованы данные, полученные в результате обработки научных коллекций отдела зоологии Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев) и собственных сборов авторов. В общей сложности обработано 279 экз. *R. temporaria* Linnaeus, 1758 (самцов — 128, самок — 151) и 138 экз. *L. viridis* Laurenti, 1768 (самцов — 81, самок — 57) с территории Украины.

Промеры тела. Лягушек измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по общепринятой методике (Банников и др., 1977) с некоторыми изменениями (Песков и др., 2004; Песков и др., 2009): L. — длина тела; L. с. — длина и Lt. с. tum. — ширина головы на уровне барабанных перепонок; D. г.-п. — расстояние от ноздри до конца морды; Sp. in. — промежуток между ноздрями; D. г.-о. — длина рыла (расстояние от переднего края глаза до конца морды) D. п.-о. — расстояние от ноздри до переднего края глаза; L. о. — длина глазной щели; L. tum. — длина барабанной перепонки; Sp. oc. — расстояние между передними краями глаз; A. — длина предплечья; H. — длина плеча; M. — длина передней лапки (расстояние от запястья до конца третьего пальца); D. p. m. — длина первого пальца передней конечности; Lt. m. — ширина запястья; F. — длина бедра; T. — длина голени; L. с. s. — длина дополнительной голени; L. p. — длина задней стопы; Lt. p. — ширина задней стопы; D. p. p. — длина первого пальца задней конечности; C. int. — длина внутреннего пяточного бугра; At. с. int. — высота

внутреннего пяточного бугра; Cr. a. c. — диаметр локтевого сустава; Cr. a. g. — диаметр коленного сустава; Cr. f. t-t. — диаметр голеностопного сустава.

Ящериц измеряли с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм, обычной линейки — до 1 мм и окулярмикрометра стереомикроскопа МБС-9 при увеличении 1 x 8 (одно деление окулярмикрометра равно 0,1 мм) по схеме: L. — длина тела (от начала морды до клоакальной щели); L. cr. — длина туловища (от горловой складки до клоакальной щели); L. c. — длина (от начала морды до конца затылочного щитка), Lt. c. — ширина (максимальная) и A. c. — высота (максимальная) головы; D. r.-o. — расстояние от глаза до конца морды; D. n.-o. — расстояние от ноздри до переднего края глаза; D. tum.-o. — расстояние от заднего края глаза до барабанной перепонки; Sp. in. — расстояние между ноздрями; L. o. — длина глаза; L. tum. — длина барабанной перепонки; Lt. c. so. — ширина головы на уровне сочленения второго и третьего надглазничных щитков; D. q. m. — длина четвертого пальца передней конечности; D. q. p. — длина четвертого пальца задней конечности; P. a. — длина передней конечности; P. p. — длина задней конечности; L. ap. — длина анального щитка; Lt. ap. — ширина анального щитка; Cr. a. c. — диаметр локтевого сустава; Cr. a. g. — диаметр коленного сустава; Lt. cr. pelv. — ширина и A. cr. pelv. — высота туловища в тазовой области; Cr. cd. — толщина хвоста у основания; Lt. cr. stern. — ширина туловища на уровне второго верхнего ряда брюшных щитков (по крайним брюшным) (Малюк, Песков, 2011).

Репродуктивный статус самцов оценивали по длине тела, его окраске и величине семенников, по окраске брачных мозолей, самок — по длине тела, наличию и размерам фолликул и яиц (*L. viridis*), икры — у *R. temporaria*.

Статистика. Статистический анализ данных проводили с использованием методов одно- и многомерной статистики (Ким и др., 1989; Лакин, 1990; Халафян, 2007).

Дифференциацию лягушек и ящериц по совокупности (26 и 24 соответственно) абсолютных значений морфометрических признаков изучали с использованием иерархического кластерного анализа, в качестве метрики обобщенных различий между особями рассчитывали дистанцию Евклида (DE).

Для каждой размерно-возрастной группы рассчитывали основные статистические параметры вариационного ряда (min, max, M, m). Половые различия по средним значениям морфометрических признаков оценивали с помощью t-критерия Стьюдента. Различия между самцами и самками одного размерно-возрастного класса по всей совокупности признаков анализировали с использованием дискриминантного анализа. В качестве меры обобщенных различий рассчитывали квадратичную дистанцию Махаланобиса — SqMD (Squared Mahalanobis Distances). Статистическая обработка материала проведена с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. и Microsoft Office Excel 2007.

Результаты и их обсуждение

Rana temporaria, лягушка травяная

Согласно результатам иерархического кластерного анализа, обе выборки (самцов и самок изучали отдельно) лягушки травяной четко разделились на три субвыборки (группы) каждая (рис. 1)¹.

Пределы варьирования (min–max) и средние (M) значения 26 морфометрических признаков, рассчитанные для каждой из 6 групп (табл. 1 и 2), указывают на то, что самцы и самки дифференцировались на размерно-возрастные группы.

¹ Рисунок кластеров у самцов и самок практически одинаковые в обоих случаях, поэтому, ради экономии места, приводим только по одному кластеру.

Сравнив наши данные с данными других авторов по травяной лягушке (Гончаренко, 2002; Кабардина, 2002), можно сделать вывод о том, что длина тела самых мелких самцов ($L = 20,9\text{--}44,7$ мм) и самок ($L = 24,2\text{--}47,7$ мм) соответствует размерам сеголеток и молодых неполовозрелых животных, поэтому их биологический возраст обозначали как juvenis. Лягушек с длиной тела от 51,2 до 70,3 мм ($L_{\text{♂}} = 53,5\text{--}68,9$ мм; $L_{\text{♀}} = 51,2\text{--}70,3$ мм) относили в группу полувзрослых (subadultus), а с длиной тела от 65,5 до 87,8 мм ($L_{\text{♂}} = 67,6\text{--}87,8$ мм; $L_{\text{♀}} = 65,5\text{--}84,5$ мм) — в группу взрослых (adultus).

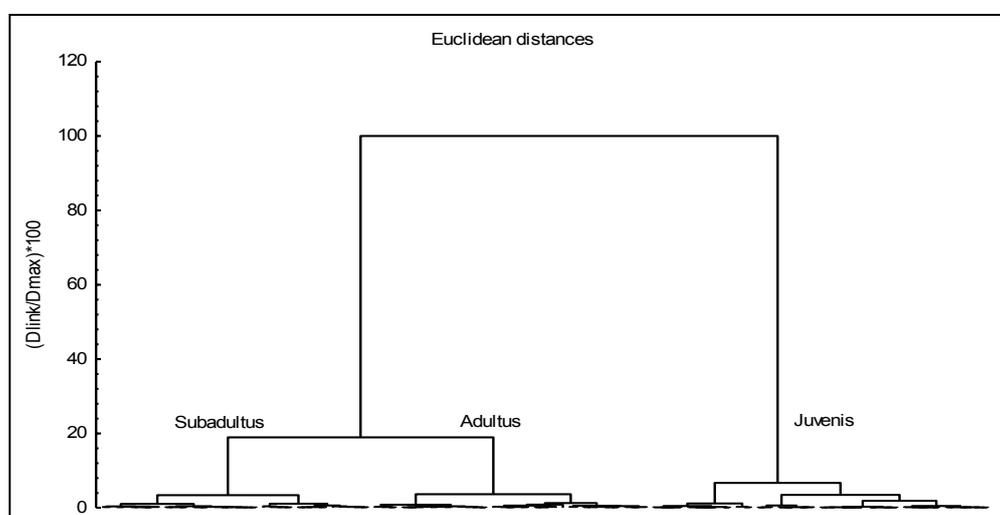


Рис. 1. Дифференциация самцов лягушки травяной по абсолютным значениям 26 морфометрических признаков.

Fig. 1. Differentiation of males of common frogs by absolute meanings of 26 morphometric characters.

Опыт определения биологического возраста амфибий и рептилий по совокупности морфометрических признаков (Малюк, 2010; Песков и др., 2013) свидетельствует о корректности такого решения вопроса в популяционной морфологии позвоночных животных, для которых характерен постоянный рост в течение всей жизни.

Половые различия. Во всех трех размерно-возрастных группах *R. temporaria* (juvenis, subadultus и adultus) самцы и самки имеют практически одинаковую длину тела (табл. 3), поэтому достоверные различия между ними по средним значениям всех других признаков можно рассматривать как половые различия в пропорциях тела.

В выборке самых мелких молодых (juvenis) особей самцы и самки не различаются по средним значениям 26 морфометрических признаков. Величина обобщенных различий между ними в этой размерно-возрастной группе также ничтожно мала ($SqMD = 0,86$) по сравнению с полувзрослыми ($SqMD = 20,73$) и взрослыми ($SqMD = 44,54$) особями. В группе полувзрослых особей средние значения 11 признаков (D. r.-o., A., H., M., Lt. m., F., T., L. c. s., L. p., D. p. p. и Cr. a. c.) достоверно больше у самцов по сравнению с самками. Половые различия в группе взрослых (adultus) особей отмечены по 13 признакам, 12 из которых достоверно больше у самцов (L. tyn., A., H., Lt. m., F., T., L. c. s., L. p., Lt. p., Cr. a. c., Cr. a. g. и Cr. f. t-t.) и только длина первого пальца кисти (D. p. m.) больше у самок (табл. 3).

Таблица 1. Средние значения (M) и пределы варьирования (min-max) 26 морфометрических признаков в трех размерно-возрастных группах самцов *R. temporaria*
Table 1. Mean values (M) and limits (min-max) of 26 morphometric characters in three size-age groups of males of *R. temporaria*

Признак, мм	Juvenis (n = 49)			Subadultus (n = 39)			Adultus (n = 40)		
	min	max	M	min	max	M	min	max	M
L.	20,9	44,7	34,61	53,5	68,9	61,72	67,6	87,8	74,80
L. c.	6,7	14,7	11,67	16	20,7	18,70	19,8	25	22,00
Lt. c. tym.	7,3	14,4	11,27	17,4	23,3	19,93	20,7	30	24,34
D. r.-n.	1,9	4	2,94	4,2	5,6	4,95	4,9	6,9	5,98
S. p. in.	2,1	3,9	3,16	4,1	5,7	4,87	4,4	6,6	5,66
D. r.-o.	3,5	6,8	5,27	7,4	10,1	8,64	8,7	12,4	10,15
D. n.-o.	1,5	3,2	2,42	3,1	4,8	3,93	3,7	5,5	4,62
L. o.	2,8	5,4	4,13	4,6	7,5	6,30	6,3	8,7	7,39
L. tym.	1	3,3	2,03	3,3	5,3	4,09	3,6	6,7	5,02
Sp. oc	4,1	7,4	5,89	8,2	10,6	9,52	9,9	12,6	11,09
A.	4,8	11,2	8,28	11,9	19,7	16,40	17,2	24,8	20,03
H.	4,3	10,4	7,14	10,9	19,4	14,38	14,8	21,6	18,38
M.	5,6	11,9	9,27	13,9	18,2	16,42	16,9	22	19,09
Lt. m.	1,3	3,3	2,34	3,6	6,8	4,98	4,9	8,2	6,26
D. p. m.	3,5	7,9	5,90	9,1	12	10,73	10,1	14,3	12,34
F.	9,8	22,4	16,48	24,8	34,7	30,75	33,4	44	37,19
T.	10,4	24,2	18,05	26,8	38,5	33,91	35,8	45,6	40,45
L.c.s.	5,9	13,6	10,18	15,8	21	19,01	20,1	27,6	22,88
L. p.	10,8	24,6	18,34	26,6	41,6	35,19	38,1	47,2	42,51
Lt. p.	1,9	4,5	3,20	5,1	7,1	6,21	6,8	9,0	7,81
D. p. p.	2,1	5,2	3,91	5,9	9,6	7,90	7,4	11	9,36
C. int.	0,8	2,5	1,51	2,1	3,7	2,91	2,8	4,3	3,53
At. c. int.	0,3	1,2	0,84	1	1,9	1,46	1,4	2,3	1,85
Cr. a. c.	1,2	3,3	2,23	3,6	5,4	4,62	4,6	7,7	5,84
Cr. a. g.	1,8	3,9	2,86	4,3	5,6	5,11	5,4	7,3	6,24
Cr. f. t-t.	1,6	3,9	2,82	4,6	5,8	5,24	5,6	7,5	6,44

Таблица 2. Средние значения (M) и пределы варьирования (min–max) 26 морфометрических признаков в трех размерно-возрастных группах самок *R. temporaria*
Table 2. Mean values (M) and limits (min-max) of 26 morphometric characters in three size-age groups of females of *R. temporaria*

Признак, мм	Juvenis (n = 65)			Subadultus (n = 44)			Adultus (n = 42)		
	min	max	M	min	max	M	min	max	M
L.	24,2	47,7	34,16	51,2	70,3	61,87	65,5	84,5	75,09
L. c.	8,7	15,5	11,50	15,4	20,7	18,27	19,4	25,2	21,85
Lt. c. tym.	7,8	15,8	11,19	16,6	22,8	19,87	20,7	28,2	23,92
D. r.-n.	1,9	4,5	2,96	4,1	6	4,93	5,2	6,8	5,87
S. p. in.	2,2	4	3,05	4,1	5,7	4,84	4,7	6,7	5,61
D. r.-o.	3,6	7,3	5,23	7,1	9,5	8,40	8,9	12,1	9,97
D. n.-o.	1,7	3,4	2,42	3,1	4,5	3,93	3,6	6,5	4,62
L. o.	3,1	6,2	4,11	4,7	7,7	6,32	4,6	8,5	7,34
L. tym.	0,9	3,3	2,02	2,9	5,5	3,96	3,5	6,1	4,73
Sp. oc	1,6	8	5,72	8,1	10,4	9,32	9,6	13,1	11,10
A.	5,4	12	8,05	11,2	16,7	14,58	14,6	21,2	18,14
H.	4,6	10,3	6,87	9,8	14,4	11,94	12,1	18,7	14,65
M.	5,8	12,8	9,14	12,7	17,5	15,87	16,4	22,3	19,20
Lt. m.	1,4	3,9	2,34	3,1	8,3	4,48	4	7,4	5,34
D. p. m.	1,4	8,6	5,75	9	12,1	10,72	11,1	15,1	13,01
F.	11,2	22,3	16,14	24,6	32,5	28,63	32,8	43,5	36,02
T.	11,9	25,3	17,76	26,8	36,4	31,99	35,2	47,8	39,33
L.c.s.	6,8	14,1	9,99	8,4	20,6	17,82	19,9	25,8	22,10
L. p.	8,9	25,7	17,66	26,1	36,4	33,07	33,9	48,5	40,55
Lt. p.	2	5,1	3,15	4,6	8,2	6,03	6,2	8,5	7,33
D. p. p.	2,5	6	3,82	5,6	8,7	7,34	7,3	11,2	8,99
C. int.	0,8	2,5	1,51	2,2	3,7	3,03	2,7	4,9	3,60
At. c. int.	0,4	1,2	0,84	1,2	2	1,49	1,3	2,3	1,82
Cr. a. c.	1,5	3,3	2,24	3,2	4,6	3,88	3,9	5,5	4,65
Cr. a. g.	1,9	4,4	2,86	4	5,7	5,05	5,3	6,7	5,98
Cr. f. t-t.	1,9	4,3	2,87	4,1	5,8	5,17	5,4	7,3	6,20

Таблица 3. Результаты сравнения самцов и самок травяной лягушки по средним значениям 26 признаков (t, p) и обобщенные половые различия (SqMD)
Table 3. Results of comparison of males and females of the common frog by mean values of 26 characters (t, p) and generalized sexual differences (SqMD)

Признак, мм	Juvenis df = 112		Subadultus df = 81		Adultus df = 80	
	t	p	t	p	t	p
L.	0,41	—	-0,17	—	-0,29	—
L. с.	0,52	—	1,62	—	0,45	—
Lt. с. tym.	0,22	—	0,23	—	0,91	—
D. r.-n.	-0,25	—	0,18	—	1,03	—
S. p. in.	1,30	—	0,51	—	0,48	—
D. r.-o.	0,26	—	2,10	*	1,05	—
D. n.-o.	-0,11	—	0,00	—	-0,04	—
L. o.	0,17	—	-0,14	—	0,33	—
L. tym.	0,12	—	1,15	—	2,26	*
Sp. oc	0,93	—	1,56	—	-0,12	—
A.	0,77	—	5,72	***	5,92	***
H.	1,07	—	7,51	***	10,66	***
M.	0,44	—	2,46	*	-0,38	—
Lt. m.	-0,03	—	2,89	**	5,19	***
D. p. m.	0,65	—	0,10	—	-3,26	**
F.	0,60	—	4,12	***	2,16	*
T.	0,44	—	3,85	***	1,99	*
L.c.s.	0,54	—	3,17	**	2,40	*
L. p.	1,01	—	3,50	***	3,23	**
Lt. p.	0,46	—	1,53	—	3,61	***
D. p. p.	0,58	—	3,36	***	1,91	—
C. int.	0,03	—	-1,50	—	-0,73	—
At. с. int.	0,19	—	-0,55	—	0,54	—
Cr. a. с.	-0,04	—	8,81	***	10,72	***
Cr. a. g.	-0,08	—	0,91	—	2,98	**
Cr. f. t-t.	-0,47	—	1,02	—	2,26	*
SqMD	0,86		20,73		44,54	

Примечание: * – при $p \leq 0,05$; ** – при $p \leq 0,01$; *** – при $p \leq 0,001$.

Направленность половых различий у *R. temporaria* проявляется в том, что средние значения 12 признаков достоверно больше у самцов и только длина первого пальца передней конечности (D. p. m.) — больше у взрослых самок (табл. 3). Сходные результаты по половым различиям у травяной лягушки получены и другими авторами (Ляпков и др., 2004).

Структурированность (упорядоченность) признаков травяной лягушки по выраженности половых различий (величине t-критерия Стьюдента) в морфологических профилях subadultus и adultus (рис. 2) достаточно близка ($r = 0,70$). Эти данные свидетельствуют о формировании половых различий у лягушек до достижения ими половой зрелости.

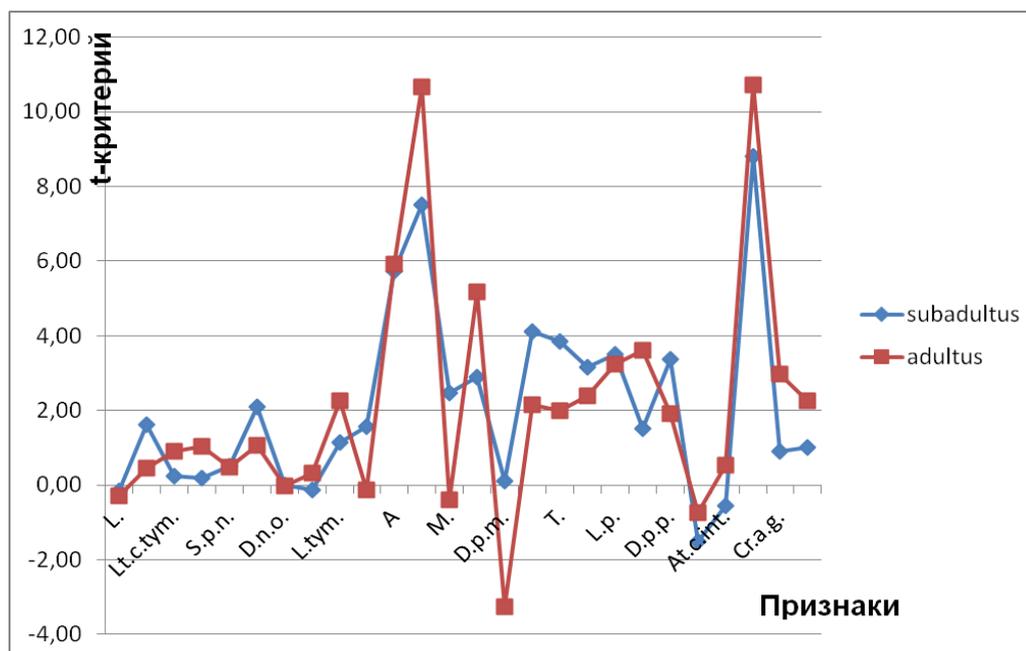


Рис. 2. Морфологические профили половых различий (t-критерий Стьюдента) у полу-взрослых (subadultus) и взрослых (adultus) особей травяной лягушки.
Fig. 2. Morphological profiles of sexual differences (t-test) in semi-adult (subadultus) and adult (adultus) individuals of the common frog.

Распределение самцов и самок *R. temporaria* в пространстве значений первой и второй канонических переменных подтверждает сказанное выше. Ювенильные самцы и самки образуют единое облако и не дифференцируются по полу, полу-взрослые самцы и самки дифференцированы не полностью и только в группе «adultus» наблюдается полное разделение лягушек по полу (рис. 3).

Таким образом, в позднем онтогенезе лягушки травяной дифференциация по полу и половые различия по средним значениям морфометрических признаков отмечаются, начиная с полу-взрослых особей, то есть формируются еще до полного полового созревания лягушек.

Более длинные передние и задние конечности у самцов влияют на их репродуктивный успех и, очевидно, являются следствием полового отбора (Кабардина, Ляпков, 2001; Кабардина, 2002).

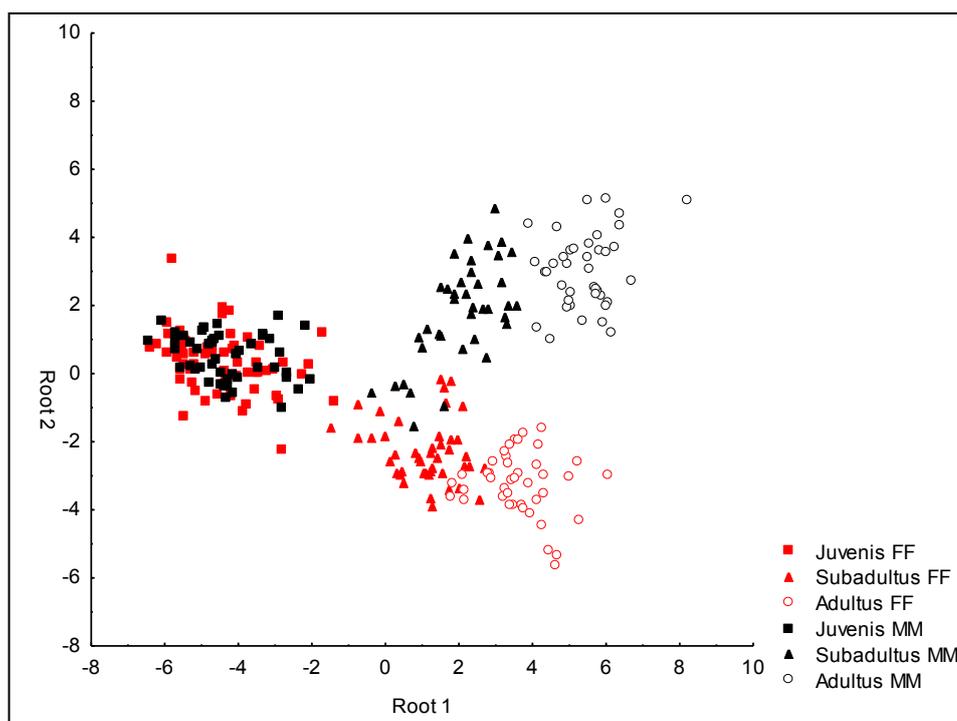


Рис. 3. Распределение самцов (М) и самок (F) *Rana temporaria* разных размерно-возрастных групп в пространстве значений первой и второй канонических переменных.

Fig. 3. Distribution of males (M) and females (F) of *Rana temporaria* of different size-age groups in the space of values of the first and second canonical variables.

Lacerta viridis, ящерица зеленая

Согласно результатам кластерного анализа выборки самцов и самок зеленой ящерицы по общим размерам и пропорциям тела отчетливо дифференцировались на пять субвыборок (групп) каждая (рис. 4). Морфологические характеристики этих размерно-возрастных групп приведены в таблицах 4 и 5.

Самые мелкие особи двух первых групп самцов ($L_{\sigma} = 30,0\text{--}54,5$ мм) и самок ($L_{\text{♀}} = 31,4\text{--}58,5$ мм) четко дифференцировались от более крупных ящериц ($L_{\sigma} = 67,3\text{--}122,4$ мм; $L_{\text{♀}} = 66,0\text{--}107,5$ мм) трех других групп (рис. 4). Учитывая сроки отлова ящериц и длину их тела, можно предположить, что мелкие самцы и самки – это подростки сеголетки (конец лета) и перезимовавшие 1 раз молодые особи (начало весны), которых мы объединяем в группу juvenis.

Среди крупных самцов и самок выделяется группа ящериц, которых по длине тела ($L_{\sigma} = 67,3\text{--}73,7$ мм; $L_{\text{♀}} = 66,0\text{--}84,1$ мм) и относительно небольшому уровню половых различий ($SqMD = 17,20$) можно рассматривать как размерно-возрастную группу «subadultus». Состав этой группы, по нашему мнению, определяется преобладанием в ней полувзрослых особей и, возможно, небольшой примесью мелких взрослых (adultus). Самцы и самки двух других групп как по общим размерам тела (табл. 4 и 5), так и по величине половых различий (табл. 6), несомненно, являются взрослыми половозрелыми особями, которых мы относим к возрастным группам «adultus» и «adultus-senex». Наши данные хорошо согласуются с результатами изучения зеленой ящерицы на Подолье (Любушенко, Табачишин, 2000).

Ювенильные самцы и самки различаются по средним значениям 6 морфометрических признаков (табл. 6), однако по четырем из них ($L.$, $Lt.$ с., $Lt.$ ср. pelv. и $A.$ ср. pelv.) различия доказаны лишь на первом уровне значимости ($p \leq 0,05$) и

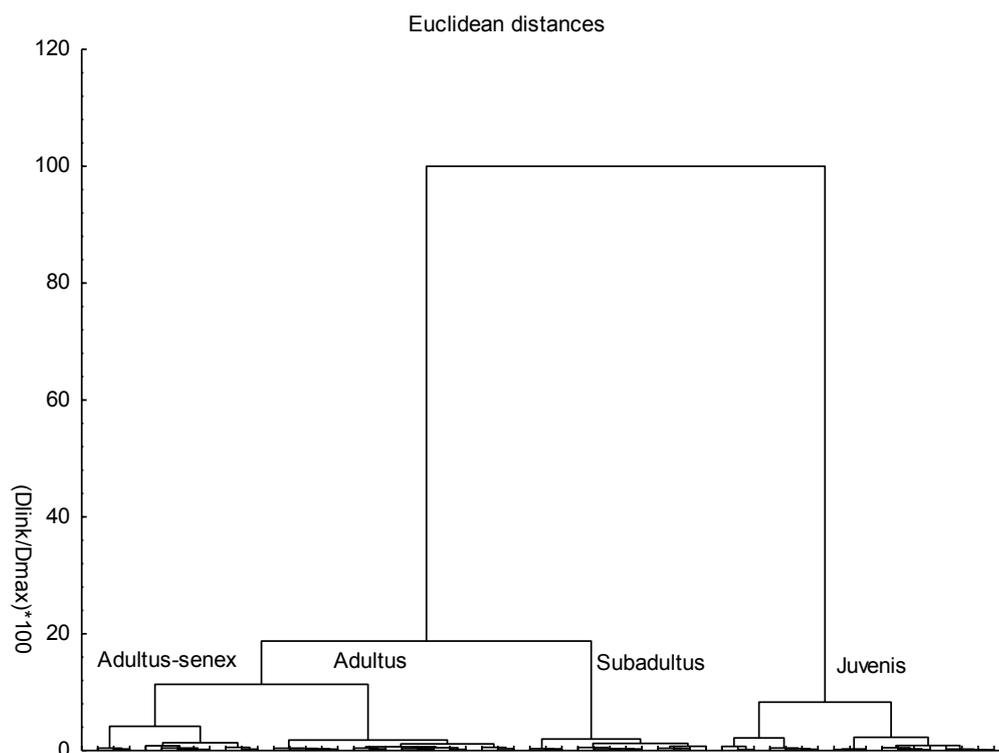


Рис. 4. Дифференциация самок зеленой ящерицы по абсолютным значениям 24 морфометрических признаков.

Fig. 4. Differentiation of females of the green lizard by absolute meanings of 24 morphometric characters.

только по двум (L. сг., L. an.) — на втором ($p \leq 0,01$). Эти данные позволяют сделать вывод о том, что половые различия у ювенильных особей зеленой ящерицы выражены незначительно.

Статистически достоверные половые различия в группе «subadultus» доказаны по средним значениям длины тела ($t = 2,64$ при $p \leq 0,05$) и туловища ($t = 3,81$ при $p \leq 0,01$). Различия по другим признакам отсутствуют, на наш взгляд, по двум причинам — из-за небольшого объема выборок полувзрослых самцов ($n = 8$) и самок ($n = 11$), а также в связи с перестройкой аллометрических соотношений между признаками в период полового созревания животных. Последнее предположение проверить невозможно из-за небольшого объема выборок в группе полувзрослых ящериц.

Изменения в направленности половых различий по некоторым признакам возникают у взрослых (adultus) особей. Так, несмотря на то, что у взрослых самок по сравнению с самцами длина тела ($t = 2,05$ при $p \leq 0,05$) и, особенно, туловища ($t = 4,76$ при $p \leq 0,001$) в среднем достоверно больше, величина 14 других морфометрических признаков значимо больше у самцов (табл. 6). Исходя из того, что самки лишь не намного крупнее самцов, различия по 14 другим признакам можно рассматривать как различия в пропорциях тела. Ранее нами было показано, что при одинаковой или близкой длине тела у взрослых самцов и самок *L. viridis* и *L. agilis* Linnaeus, 1758 средние значения многих других признаков достоверно больше у самцов (Малюк, Песков, 2011).

Таблица 4. Средние значения (М) и пределы варьирования (min–max) 24 морфометрических признаков в трех размерно-возрастных группах самцов *L. viridis*
Table 4. Mean values (M) and limits (min–max) of 24 morphometric characters in three size-age groups of males of *L. viridis*

Признак мм	Juvenis n = 35			Subadultus n = 8			Adultus n = 26			Adultus-senex n = 12		
	min	max	M	min	max	M	min	max	M	min	max	M
L.	30,0	54,5	38,35	67,3	73,7	70,61	78,0	98,6	86,55	101,0	122,4	106,96
L. cr.	18,0	36,7	24,93	43,2	48,3	45,93	50,3	64,2	56,66	65,9	80,4	70,51
L. c.	8,4	13,6	10,13	16,4	17,9	16,91	17,9	25,5	20,27	23,5	28,8	25,23
Lt. c.	5,0	7,8	5,97	9,7	10,7	10,13	10,3	16,6	12,45	14,9	19,5	16,25
A. c.	3,8	6,3	4,69	7,9	8,9	8,36	8,5	14,4	10,42	11,8	16,8	13,91
Cr. a. c.	0,9	1,9	1,27	2,3	2,9	2,66	2,8	4,0	3,20	3,2	4,3	3,78
Cr. a. g.	1,1	2,5	1,57	3,2	3,6	3,33	3,5	4,5	3,96	4,2	5,2	4,58
Lt. cr. pelv.	3,3	6,8	4,69	8,0	10,1	9,19	9,7	14,0	11,21	12,8	16,3	14,03
A. cr. pelv.	3,3	6,6	4,53	7,3	9,8	8,79	9,7	14,8	11,40	12,0	17,0	14,10
Cr. ed.	2,2	5,4	3,38	6,2	7,6	6,91	7,5	12,1	8,93	9,9	13,9	11,06
P. a.	10,0	18,0	12,66	21,0	25,0	23,50	25,0	32,0	27,46	28,5	38,0	32,25
P. p.	16,0	31,0	20,24	35,0	41,0	38,00	43,0	52,5	46,60	50,0	60,0	53,71
Lt. cr. stern.	4,3	8,7	5,45	10,2	11,8	10,81	10,7	16,8	13,32	15,1	19,6	16,34
D. r.-o.	2,8	5,0	3,55	5,8	6,5	6,18	6,5	9,7	7,48	8,0	11,2	9,20
D. n.-o.	1,8	3,3	2,38	4,0	4,5	4,21	4,3	6,5	5,09	5,5	7,4	6,20
D. tym.-o.	2,2	3,8	2,65	4,5	5,2	4,90	5,3	8,7	6,16	6,9	9,6	7,96
Sp. in.	1,4	2,1	1,62	2,3	2,7	2,54	2,5	3,7	3,00	3,2	3,9	3,53
L. o.	2,7	4,2	3,11	4,5	4,9	4,66	5,0	6,5	5,45	6,2	7,0	6,49
L. tym.	1,3	2,3	1,69	2,8	3,3	2,99	2,8	4,5	3,58	3,6	5,4	4,45
Lt. c. so.	4,1	5,4	4,64	6,1	6,8	6,54	6,5	9,2	7,64	8,5	10,2	9,10
D. q. m.	2,7	4,8	3,43	5,7	6,6	6,21	6,4	8,4	7,22	7,3	8,2	7,82
D. q. p.	5,6	10,0	7,19	12,3	13,5	12,96	13,8	17,3	15,29	15,0	17,7	16,78
Lt. an.	1,8	3,7	2,31	4,5	5,3	4,88	5,2	8,5	6,15	7,0	9,9	8,08
L. an.	0,7	1,8	1,11	2,3	3,2	2,63	2,6	4,5	3,21	2,8	4,3	3,62

При этом у самцов по сравнению с самками достоверно больше, прежде всего, признаки головы и конечностей, что очень важно во время преследования и удержания самки в период размножения, а также при конкуренции самцов за территорию и самок (Gvozdik, Boukal, 1998; Gvozdik, Van Damme 2003).

Разнонаправленность половых различий практически полностью исчезает в группе самых крупных особей «Adultus-senex», в которой самцы несколько крупнее самок не только по длине тела ($t = 2,62$ при $p \leq 0,05$), но и по средним значениям 20 других признаков (табл. 6). Важно отметить, что самые крупные самцы и самки зеленой ящерицы не различаются по длине туловища (L. cr.), хотя половые различия по этому признаку выражены уже у ювенильных особей ($t = 3,21$; $p \leq 0,01$) и сохраняются у полувзрослых ($t = 3,81$; $p \leq 0,01$) и взрослых ($t = 4,76$; $p \leq 0,001$) ящериц. По-видимому, в этом случае также проявляются изменения в соотношении ростовых процессов между телом и туловищем.

Согласно результатам дискриминантного анализа, размерно-возрастная и половая изменчивость 24 морфометрических признаков в позднем онтогенезе зеленой ящерицы на 97,68 % описывается первыми тремя каноническими переменными. При этом первая каноническая переменная (78,7 %) связана со всеми анализируемыми признаками средними и высокими факторными нагрузками, а направленность изменения ее средних значений (увеличение от juvenis к adultus и senex) сви-

Таблица 5. Средние значения (M) и пределы варьирования (min–max) 24 морфометрических признаков в трех размерно-возрастных группах самок *L. viridis*
Table 5. Mean values (M) and limits (min–max) of 24 morphometric characters in three size-age groups of females of *L. viridis*

Признак, мм	Juvenis n = 18			Subadultus n = 11			Adultus n = 16			Adultus-senex n = 12		
	min	max	M	min	max	M	min	max	M	min	max	M
L.	31,4	58,5	42,32	66,0	84,1	75,75	85,5	93,1	89,26	96,6	107,5	101,33
L. cr.	21,0	40,3	28,39	45,2	55,4	51,03	57,8	66,1	61,37	66,3	74,7	69,78
L. c.	8,4	13,0	10,41	14,4	18,3	16,66	17,7	19,9	18,88	19,5	21,9	20,83
Lt. c.	5,1	8,1	6,32	8,5	11,3	10,07	11,0	12,4	11,68	12,0	14,3	13,23
A. c.	4,0	6,0	4,97	7,2	9,2	8,25	8,7	10,8	9,74	10,0	12,3	11,05
Cr. a. c.	1,0	1,8	1,37	2,1	3,1	2,73	2,9	3,5	3,18	3,4	3,7	3,53
Cr. a. g.	1,1	2,3	1,66	2,6	3,9	3,41	3,6	4,0	3,78	4,0	4,8	4,22
Lt. cr.pelv.	3,4	6,5	5,12	7,6	10,5	9,53	10,5	12,7	11,64	11,9	14,3	13,05
A. cr. pelv.	3,7	6,5	4,99	8,0	11,0	9,45	10,4	13,0	11,58	11,8	13,9	13,26
Cr. cd.	2,2	5,5	3,76	6,0	8,2	7,36	7,9	9,7	8,71	8,8	10,8	9,87
P. a.	10,5	18,0	13,50	20,0	29,0	24,36	21,0	29,0	26,00	28,0	31,0	29,58
P. p.	16,0	29,0	21,69	35,0	47,0	40,64	40,0	47,0	43,94	41,0	52,0	48,00
Lt. cr. stern.	4,4	8,1	5,90	9,1	13,1	11,36	11,5	14,3	13,23	13,4	15,7	14,78
D. r.-o.	2,9	4,8	3,77	5,1	7,1	6,28	6,5	7,7	7,04	6,9	8,8	7,93
D. n.-o.	1,7	3,2	2,53	3,5	4,6	4,13	4,0	5,0	4,72	4,7	5,8	5,30
D. tym.-o.	2,2	3,5	2,76	3,8	5,2	4,60	5,0	6,2	5,52	5,5	6,7	6,15
Sp. in.	1,5	2,1	1,68	2,3	2,8	2,55	2,8	3,2	2,96	3,1	3,5	3,28
L. o.	2,6	3,7	3,12	4,2	5,3	4,75	4,8	5,7	5,18	5,3	6,3	5,75
L. tym.	1,4	2,4	1,79	2,5	3,5	3,01	3,1	3,7	3,37	3,4	4,2	3,79
Lt. c. so.	4,3	5,6	4,74	5,9	7,3	6,55	6,8	8,0	7,26	7,4	8,6	7,93
D. q. m.	2,7	5,1	3,65	5,2	7,3	6,39	6,0	7,1	6,65	7,0	8,0	7,49
D. q. p.	4,7	10,0	7,53	10,7	15,3	13,37	13,0	15,6	14,18	14,0	16,5	15,30
Lt. an.	2,0	3,3	2,40	4,4	5,7	5,01	4,8	6,7	6,04	6,1	7,9	7,02
L. an.	1,0	2,0	1,33	2,5	3,5	2,93	3,1	3,9	3,38	3,2	4,5	3,83

детельствуют о том, что эта переменная характеризует прежде всего возрастную изменчивость размеров и, в меньшей степени, пропорций тела ящериц (рис. 5).

Вторая каноническая переменная (14,63 %), по средним значениям которой дифференциация взрослых самцов и самок зеленой ящерицы достигает 100 %, несомненно, описывает половые различия в пропорциях тела *L. viridis*. Несмотря на то, что факторные нагрузки на вторую каноническую переменную статистически незначимы, по средним значениям 11 признаков (у adultus) и 13 (у adultus-senex) различия статистически достоверны (табл. 6).

Таблица 6. Результаты сравнения самцов и самок зеленой ящерицы по средним значениям 24 признаков (t, p) и обобщенные половые различия (SqMD)

Table 6. Results of comparison of males and females of the green lizard by mean values of 26 characters (t, p) and generalized sexual differences (SqMD)

Признак, мм	Juvenis df = 51		Subadultus- Adultus df = 17		Adultus df = 40		Adultus-Senex df = 22	
	t	p	t	p	t	p	t	p
L.	-2,55	*	-2,64	*	-2,05	*	2,62	*
L. cr.	-3,21	**	-3,81	**	-4,76	***	0,49	—
L. c.	-0,95	—	0,65	—	3,79	***	8,32	***
Lt. c.	-2,03	*	0,18	—	2,77	**	7,54	***
A. c.	-1,85	—	0,46	—	2,2 8	*	5,95	***
Cr. a. c.	-1,48	—	-0,53	—	0,31	—	2,72	*
Cr. a. g.	-1,02	—	-0,60	—	3,08	**	3,58	**
Lt. cr. pelv.	-2,02	*	-0,97	—	-1,57	—	2,65	*
A. cr. pelv.	-2,15	*	-1,61	—	-0,66	—	1,92	—
Cr. cd.	-1,92	—	-1,45	—	0,99	—	2,91	**
P. a.	-1,82	—	-0,99	—	2,43	*	3,29	**
P. p.	-1,74	—	-1,74	—	3,44	**	4,68	***
Lt. cr. stern.	-1,76	—	-1,33	—	0,27	—	3,72	**
D. r.-o.	-1,56	—	-0,51	—	2,63	*	4,29	***
D. n.-o.	-1,67	—	0,66	—	3,10	**	4,43	***
D. tym.-o.	-1,14	—	2,02	—	3,89	***	7,53	***
Sp. in.	-1,50	—	-0,23	—	0,69	—	3,46	**
L. o.	-0,18	—	-0,96	—	2,86	**	6,20	***
L. tym.	-1,71	—	-0,22	—	2,22	*	3,55	**
Lt. c. so.	-1,33	—	-0,05	—	2,70	**	6,43	***
D. q. m.	-1,69	—	-0,86	—	4,45	***	3,05	**
D. q. p.	-1,34	—	-0,95	—	4,65	***	4,98	***
Lt. an.	-0,80	—	-0,87	—	0,50	—	3,53	**
L. an.	-3,01	**	-1,98	—	-1,52	—	-1,14	—
SqMD	3,06		17,24		42,05		106,46	

Примечание: * – при $p \leq 0,05$; ** – при $p \leq 0,01$; *** – при $p \leq 0,001$.

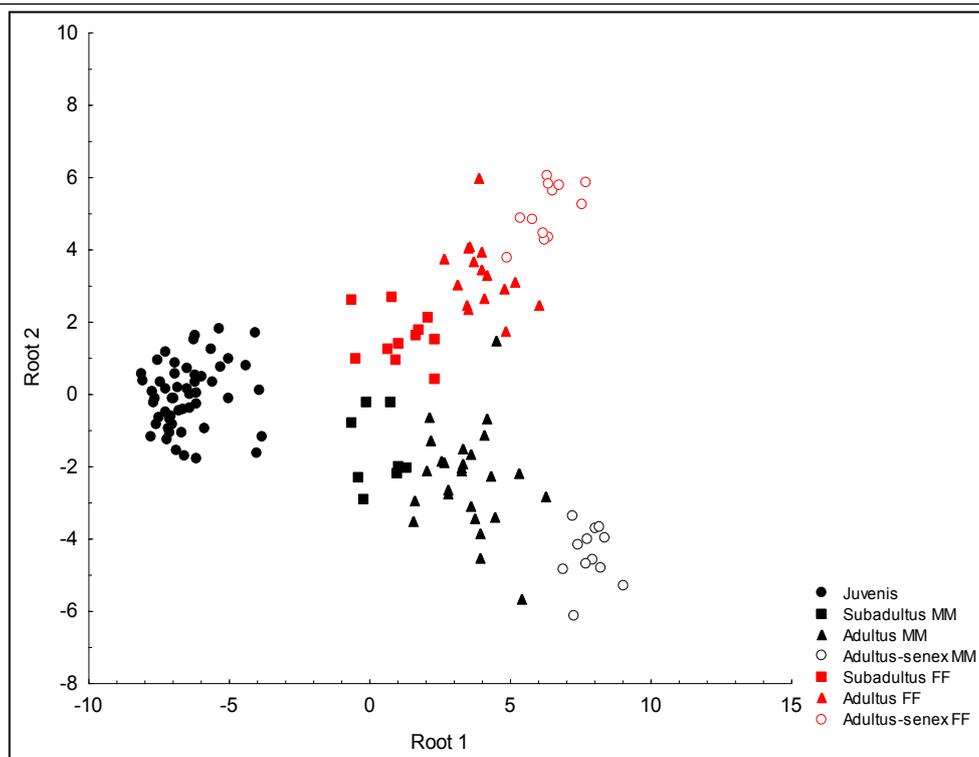


Рис. 5. Распределение самцов (M) и самок (F) *Lacerta viridis* разных размерно-возрастных групп в пространстве значений первой и второй канонических переменных.

Fig. 5. Distribution of males (M) and females (F) of *Lacerta viridis* of different size-age groups in the space of values of the first and second canonical variables.

Заключение

Результаты проделанного исследования позволяют утверждать, что в позднем онтогенезе амфибий и рептилий выраженность половых различий по морфометрическим признакам с возрастом увеличивается, возможно также изменение их направленности и структуры. У ювенильных особей (juvenis) половые различия, обычно, выражены крайне незначительно или отсутствуют совсем. У полувзрослых и взрослых особей при одинаковых линейных размерах тела у самцов и самок средние значения многих других признаков достоверно больше у самцов. Половые различия у амфибий и рептилий, как правило, имеют адаптивный характер и, по мнению многих исследователей, поддерживаются естественным (половым) отбором.

Игнорирование размерно-возрастной изменчивости половых различий у амфибий и рептилий может привести к искажению информации о морфологической дифференциации самцов и самок в этих группах животных. Важно также отметить, что при изучении возрастной изменчивости и оценке различий между возрастными группами лягушек и ящериц необходимо анализировать прежде всего абсолютные размеры тела как в целом, так и отдельных его частей, в то время как половые различия у полувзрослых и взрослых особей следует искать в первую очередь в пропорциях тела и только во вторую – в его линейных размерах.

Благодарности

Авторы искренне признательны уважаемым коллегам Г. А. Ладе, Т. Ю. Песковой и Н. А. Смирнову, редакционные замечания которых максимально учтены в окончательном варианте статьи.

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415.
- Гончаренко А. Е., 2002. Земноводні Побужжя. Монографія. Київ: Наук. світ 219.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г., 2010. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы. *Современная герпетология*, **10**, вып. 3/4: 101–108.
- Кабардина Ю. А., 2002. Формирование межвидовых различий по морфологическим признакам травяной *Rana temporaria* и остромордой *R. arvalis* лягушек. *Зоол. журн.*, **81**, № 2: 221–233.
- Кабардина Ю. А., Ляпков С. М., 2001. Формирование полового диморфизма в процессе метаморфозного роста и адаптивное значение диморфных морфометрических признаков у травяной лягушки. *Тр. Звенигород. биол. ст.*, **3**: 184–201.
- Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р. и др., 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ: Пер. с англ. Под ред. И. С. Енюкова. М.: Финансы и статистика: 216.
- Лакин Г. Ф., 1980. Биометрия: Учебное пособие для биологич. спец. вузов. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк.: 293.
- Любущенко С. Ю., Табачишин В. Г., 2000. Распространение и особенности экологии зеленой ящерицы (*Lacerta viridis*) на Подолье. *Современная герпетология*, **1**: 22–26.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С., 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики. *Зоол. журн.*, **83**, № 11: 1375–1386.
- Малюк А. Ю., 2010. Онтогенетическая изменчивость линейных размеров и пропорций тела и периодизация постэмбрионального развития прыткой ящерицы. *Вестн. зоол.*, **44**, № 4: 337–348.
- Малюк А. Ю., Песков В. Н., 2011. Половые различия в линейных размерах и пропорциях тела у прыткой (*Lacerta agilis*) и зелёной (*Lacerta viridis*) ящериц (Squamata, Lacertidae). *Зб. праць Зоол. музею*, **42**: 100–111.
- Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю., 2001. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднестровья. *Вестн. Зоол.*, **35**, № 5: 47–52.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. В., Писанец Е. М., 2004. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) и с территории Украины // *Вестн. зоологии*, **38** (6): 29–40.
- Песков В. Н., Малюк А. Ю., Петренко Н. А., 2013. Линейные размеры тела и биологический возраст амфибий и рептилий на примере *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771). *Вестн. Тамбов. ун-та. Серия: естественные и технические науки*, **18**, 6–1: 3055–3058.
- Песков В. Н., Петренко Н. А., 2014. Половые различия в морфометрии зеленых (*Pelophylax*) и бурых (*Rana*) лягушек (Ranidae, Amphibia). *Пр. Укр. герпет. тов-ва*, № 5: 90–104.
- Песков В. Н., Петренко Н. А., Реминный В. Ю., 2009. Межвидовые различия и половой диморфизм по пропорциям тела у европейских зеленых лягушек (Amphibia, Anura, Ranidae) фауны Украины. *Зоологічна наука у сучасному суспільстві: Матеріали Всеукраїнської наукової конференції*. К.: Фітосоціоцентр: 369–374.
- Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. и др., 2005. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии. *Бюл. Моск. об-ва испыт. природы*, **110**, Вып. 2: 3–10.
- Халафян А. А., 2007. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: Учебник. М.: Бином: 512.
- Cox R., Butler M., John-Alder H., 2007. Sex, Size and Gender Roles evolutionary studies of sexual size dimorphism. Chapter 4. The Evolution of Sexual Size Dimorphism in Reptiles: 38–49.
- Fitch H. S., 1981. Sexual size differences in reptiles. *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History*, **70**: 1–72.

- Gvozdik L., Boukal M., 1998. Sexual dimorphism and intersexual food niche overlap in the sand lizard, *Lacerta agilis*. *Folia Zoologica*, N 47: 189–95.
- Gvozdik L., Van Damme R., 2003. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*. *J. Zool.*, **259**, N 1: 7–13.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M. A., Llorente G. A., 2005. Differences in the pholidotic patterns of *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli* and implications for species determination. *Revista Española de Herpetología, Madrid.*, 19: 71–86.
- Lovich Jeffrey E., Gibbons J. Whitfield, 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging*, **56**: 269–281.
- Monnet J.-M., Cherry M. I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.*, **269**: 2301–2307.
- Patrelle C., Hjernquist M. B., Laurila A, Soderman F., Merila J., 2012. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic. *Polar Biol.*, **35**: 1505–1513.
- Rehak I., 2015. Protecting and managing a local population of the European Green lizard *Lacerta viridis* at the Prague Zoo, Czech Republic. *International Zoo Yearbook* 49 (1): 56–66.
- Rehak I., Fischer D., 2010. The ecology, ethology and variability of the European Green Lizard *Lacerta viridis*, from a local population along the river Vltava in Central Bohemia. *Gazella*, 37: 51–168.
- Shine R., 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibian. *Copeia*, № 2: 297–306.
- Thompson G. G., Withers Ph., 2005. Size-free shape differences between male and female Western Australian dragon Lizards (Agamidae). *Amphibia-Reptilia*, **26**, № 1: 55–63.
- Tomovic L., Ajtic R., Crnobrnja-Isailovic J., 2007. Ontogenetic shift of sexual dimorphism in Meadow viper (*Vipera ursini macrops*) from Bjelasica Mt. (Montenegro). *2nd Biology of the Vipers Conference: Programme and Abstracts. Porto, Portugal.*: 33.

V. N. Peskov, A. YU. Maliuk, N. A. Petrenko

THE EXPRESSIVITY, DIRECTION, AND STRUCTURE OF SEXUAL DIFFERENCES IN AMPHIBIANS AND REPTILES: A CASE STUDY ON *RANA TEMPORARIA* LINNAEUS, 1758 AND *LACERTA VIRIDIS* LAURENTI, 1768

As it was shown on the example of the common frog *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 and the green lizard *Lacerta viridis* Laurenti, 1768, the expressivity of sexual differences by morphological traits increases with age in the late ontogenesis of amphibians and reptiles, as well as the orientation and structure of these characters may change. Sexual differences are poorly expressed (green lizard) or not expressed at all (common frog) in juvenile animals. In the size-age groups of subadultus and adultus, the mean values of many morphological characters are significantly larger in males than in females at the same linear body size. The direction of sexual differences by separate characters can vary with the age of the animals. The sexual differences in amphibians and reptiles have an adaptive nature.

К е у w o r d s: common frog, green lizard, sexual differences, expressivity, direction, structure.

V. M. Песков, А. Ю. Малюк, Н. А. Петренко

ВИРАЖЕНІСТЬ, НАПРАВЛЕНІСТЬ І СТРУКТУРА СТАТЕВИХ ВІДМІННОСТЕЙ У АМФІБІЙ ТА РЕПТИЛІЙ НА ПРИКЛАДІ *RANA TEMPORARIA* LINNAEUS, 1758 І *LACERTA VIRIDIS* LAURENTI, 1768

На прикладі жаби трав'яної *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 та ящірки зеленої *Lacerta viridis* Laurenti, 1768 було показано, що з віком в пізньому онтогенезі амфібій та рептилій збільшується вираженість статевих відмінностей за морфометричними ознаками а також може змінюватись їх направленість та структура. У ювенільних особин (juvenis) статеві відмінності не виражені (жаба трав'яна) або виражені слабо (ящірка зелена). У розмірно-вікових групах subadultus і adultus при однакових лінійних розмірах тіла середні значення багатьох інших ознак вірогідно більші у самців в порівнянні із самицями. Направленість статевих відмінностей за окремими ознаками може змінюватись з віком тварин. Статеві відмінності у амфібій та рептилій мають адаптивний характер.

К л ю ч о в і с л о в а: жаба трав'яна, ящірка зелена, статеві відмінності, вираженість, направленість, структура.