

УДК 591.4+591.3:597.6/9+598.1

## ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ ТЕЛА И БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ НА ПРИМЕРЕ *LACERTA AGILIS* (LINNAEUS, 1758) И *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)

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

*Ключевые слова:* амфибии; рептилии; линейные размеры и пропорции тела; биологический возраст.

Проведен многомерный анализ изменчивости морфометрических признаков и разнообразия особей в популяции прыткой ящерицы и озерной лягушки. Показано, что возрастная изменчивость линейных размеров и пропорций тела в постэмбриональном периоде развития амфибий и рептилий имеет дискретную природу. Исходя из этого, разработан алгоритм определения биологического возраста амфибий и рептилий по совокупности морфометрических признаков. Вероятность правильного определения биологического возраста особей у прыткой ящерицы и озерной лягушки составляет 96–100 %.

### ВВЕДЕНИЕ

Возраст относится к числу важнейших индивидуальных характеристик животных. Он определяется продолжительностью существования особи от момента ее рождения до смерти или до определенного момента времени. Это т. н. хронологический, или календарный возраст. Наряду с хронологическим принято различать биологический возраст, или биологический статус особи. Поскольку хронологический (календарный) возраст особи не обязательно отражает ее биологический статус (биологический возраст), постольку в жизненном цикле долгоживущих видов рекомендуется выделять стадии развития, а не возрастные классы [3].

На сегодняшний день наибольших успехов в разработке теории, методологии и методики определения биологического возраста достигли антропологи и медики [1, 2, 5, 9, 11, 13–14]. Исходя из того, что рост тела у амфибий и рептилий продолжается всю жизнь, для этой группы животных в наибольшей степени подходит онтогенетическая концепция биологического возраста, разработанная Л.М. Белозеровой [1–2]. Согласно этой концепции, биологический возраст – это соответствие индивидуального морфофункционального уровня некоторой среднестатистической норме данной популяции, которая отображает неравномерность развития, зрелости и старения разных физиологических систем и темпы возрастных изменений адаптационных возможностей организма.

В зоологических исследованиях проблеме биологического возраста уделяется неоправданно мало внимания [7, 10, 12, 15 и др.]. Между тем решение этой проблемы является ключом для изучения влияния времени и условий жизни на изменения организма на всех этапах индивидуального развития от рождения до смерти, объединяемых термином *онтогенез*. Особенно актуальны такие исследования при изучении жизнеспособности популяций животных в условиях антропогенно трансформированных ландшафтов. Кроме того, анализ биологического возраста животных имеет большое теоретическое и практическое значение, поскольку во

многих случаях важна группировка животных не только по календарному (хронологическому) возрасту, но и по степени их развития.

Исходя из всего вышесказанного, основная цель настоящего исследования – предложить алгоритм определения биологического возраста особей и возрастной структуры популяций амфибий и рептилий.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал представлен выборкой прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) с о. Труханов (Киев, Украина) (46 самцов и 40 самок разного возраста собраны в мае 2008 г.) и выборкой озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) с территории Крыма (Украина) (120 самцов и 97 самок из фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины). Лягушек измеряли по 26, ящериц – по 24 морфометрическим признакам с использованием штангенциркуля по схемам, опубликованным нами ранее [6, 8].

Изменчивость морфометрических признаков у озерной лягушки и прыткой ящерицы изучали с использованием факторного анализа (метод главных компонент) с целью выяснения признаковой структуры и биологической природы этой изменчивости.

Кроме абсолютных значений признаков, величина которых выражена в мм, в работе используются также их безразмерные (относительные) значения, рассчитываемые как отношение индивидуального значения признака у данной особи к его среднему значению в исследуемой выборке. Общие линейные размеры тела (LL) каждой особи оценивались по среднему арифметическому относительных значений всех признаков у данной особи.

Индивидуальные различия особей в выборке по линейным размерам тела анализировали, сравнивая все особи друг с другом по относительным значениям признаков, с использованием дистанции Евклида (DE). Полученные таким образом матрицы  $DE_{LL}$  обрабатывали факторным анализом. На этом этапе исследования животные попарно сравнивались друг с другом не по

совокупности морфологических признаков, а по значениям DE, т. е. по величине и характеру их сходства с другими особями выборки.

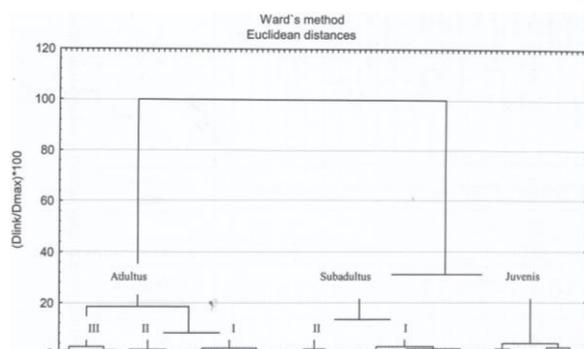
Каждую особь фенотипировали на предмет отнесения к той или иной возрастной группе по величине и знаку коэффициентов факторной корреляции (КФК) с первыми главными компонентами (ГК<sub>1</sub>–ГК<sub>3</sub>), принимая во внимание, прежде всего, статистически достоверные значения коэффициентов ( $P < 0,05$ ). Идея фенотипирования – определение фенотипа особи по совокупности морфологических признаков – позаимствована нами у И.А. Васильевой [4].

Различия между особями выделенных возрастных групп изучали по абсолютным значениям признаков с использованием дискриминантного анализа. При этом анализировали процент правильной идентификации особей в каждой из этих групп. Все расчеты выполнены с помощью статистического пакета Statistica для Windows V. 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Размерно-возрастная изменчивость морфометрических признаков у лягушек и ящериц.** Изменчивость 26 морфометрических признаков в разновозрастной выборке самцов и самок озерной лягушки достаточно полно описывается первой главной компонентой (95,2 % остаточной дисперсии у самцов и 96,1 % – у самок). Величина факторных нагрузок признаков на ГК<sub>1</sub> в обоих случаях варьирует от 0,94 до 0,99. Аналогичные данные получены в результате изучения изменчивости 24 признаков у самцов (ГК<sub>1</sub> – 96,5 %) и самок (ГК<sub>1</sub> – 94,9 %) прыткой ящерицы, факторные нагрузки признаков на ГК<sub>1</sub> также достаточно велики (0,93–0,99).

Все эти данные свидетельствуют о высоком уровне согласованности в изменчивости линейных размеров тела и различных его частей в позднем онтогенезе амфибий и рептилий. В то же время наблюдаемые различия между признаками по величине факторных нагрузок на ГК<sub>1</sub> отражают неравномерные темпы изменения их величины в онтогенезе как результат неравномерного (аллометрического) роста. Отсюда можно заключить, что с возрастом у амфибий и рептилий изменяются не только линейные размеры, но и пропорции тела. Таким образом, основные различия между лягушками и ящерицами разного возраста – это, прежде всего, различия в линейных размерах и в меньшей степени в пропорциях тела.



**Рис. 1.** Дифференциация самок озерной лягушки по линейным размерам и пропорциям тела (римскими цифрами обозначены номера субвыборок)

**Внутрипопуляционная дифференциация амфибий и рептилий.** На рис. 1 представлен результат кластеризации матрицы DE<sub>LL</sub>, согласно которому индивидуальные различия по линейным размерам и пропорциям тела в выборке самок озерной лягушки структурированы и четко отражают морфологическую дифференциацию особей по возрастному критерию.

Аналогичные данные, подтверждающие структурированность морфологической изменчивости в позднем онтогенезе лягушек и ящериц, определяемую возрастными различиями между особями по линейным размерам и пропорциям тела, получены в результате изучения самцов *P. ridibundus*, а также самцов и самок *L. agilis*. Небольшой объем статьи не позволяет визуализировать эти данные, поэтому рассмотрим их подробнее по результатам факторного анализа.

**Факторный анализ структуры сходственных отношений.** Согласно результатам факторного анализа, изменчивость DE в выборке прыткой ящерицы описывается первыми двумя ГК на 97,7 % у самцов и на 98,4 % – у самок. На ГК<sub>1</sub> у самцов приходится 67,0 % остаточной дисперсии и 61,6 % – у самок. При этом взрослые (adultus) самцы и самки маркируются высокими положительными значениями КФК с ГК<sub>1</sub>, ювенильные (juvenis) – отрицательными. Полузрелые (subadultus) самцы и самки имеют высокие положительные значения факторных корреляций с ГК<sub>2</sub> (табл. 1, 2).

Среди самцов и самок прыткой ящерицы кроме указанных трех возрастных групп можно выделить еще по две группы, особи которых имеют почти одинаковые значения КФК с ГК<sub>1</sub> и ГК<sub>2</sub>. Тех особей, которые имеют статистически достоверные КФК с ГК<sub>1</sub> и не достоверные, но близкие по величине с ГК<sub>2</sub>, логично отнести к возрастной группе «adultus–subadultus». К группе «subadultus–adultus» следует отнести самцов и самок с достоверными значениями КФК с ГК<sub>2</sub> и недостоверными, но достаточно высокими значениями КФК с ГК<sub>1</sub>.

Выделение размерно-возрастных групп в выборке озерной лягушки с территории Крыма проводили исходя из очень четких результатов кластерного анализа (рис. 1). Как у самцов, так и у самок было выделено по 6 групп. Структурированность сходственных отношений между животными указанных групп описывается двумя первыми ГК на 98,8 % у самцов и на 97,9 % у самок. При этом высокими положительными значениями КФК с ГК<sub>1</sub> маркируются самцы и самки возрастной группы «juvenis», отрицательными – самцы и самки группы «adultus». Полузрелые самцы имеют высоко достоверные положительные факторные корреляции с ГК<sub>1</sub>, полузрелые самки – тоже, но отрицательные (табл. 3).

В свою очередь, полузрелые самцы и самки озерной лягушки достаточно отчетливо подразделяются на две, взрослые – на три самостоятельные группы, особи которых различаются по длине тела и особенно по его линейным размерам (табл. 3). Поскольку величина КФК с ГК<sub>1</sub> (subadultus) и с ГК<sub>2</sub> (adultus) не позволяет отнести особи этих групп к соответствующим «переходным» стадиям развития, как у прыткой ящерицы, постольку мы обозначали эти группы римскими цифрами (рис. 1 и табл. 3).

**Морфологическая дифференциация животных разного возраста.** У озерной лягушки обобщенные

морфологические различия (SqMD) между самцами возрастных групп «Juvenis» и «Subadultus-I» составляют 86,9, у самок – 30,3. Различия между особями четырех других групп у самцов варьируют от 11,3 до 17,52, у самок – от 17,83 до 57,56.

У прыткой ящерицы обобщенные различия между ювенильными и полувзрослыми самцами (SqMD = 314,7) несколько больше, чем между самками этих же возрастных групп (SqMD = 217,4). Различия между особями других возрастных групп варьируют у самцов от 32,2 до 41,9; у самок – в пределах 58,8–71,2.

Несложно видеть, что у обоих видов обобщенные морфологические различия между ювенильными и полувзрослыми самцами заметно больше, чем между самками такого же возраста, в то время как морфологические различия между особями других возрастных групп у самок больше по сравнению с самцами.

Вероятность правильного определения биологического возраста у самцов и самок прыткой ящерицы составляет 100 %. Биологический возраст у самок озерной лягушки определяется со 100 % вероятностью, у самцов – с вероятностью 96–100 %.

Таблица 1

Статистические характеристики внутрипопуляционных групп самцов прыткой ящерицы разного возраста

Возрастные группы	n	Коэффициенты факторных корреляций		Длина тела, мм	Линейные размеры тела
		ГК <sub>1</sub>	ГК <sub>2</sub>	L	LL
Adultus	20	<b>0,80–0,90</b>	0,34–0,57	76,8–92,5	1,15–1,34
Adultus–subadultus	6	<b>0,71–0,77</b>	0,61–0,67	71,6–79,8	1,09–1,13
Subadultus–adultus	3	0,61–0,66	<b>0,73–0,77</b>	67,9–73,0	1,07–1,08
Subadultus	5	–0,03–0,47	<b>0,87–0,99</b>	59,9–68,9	0,93–1,03
Juvenis	12	<b>–0,92–0,97</b>	–0,34–0,07	34,6–50,2	0,51–0,75

*Примечание:* Здесь и далее в таблицах полужирным шрифтом выделены статистически достоверные коэффициенты факторных корреляций.

Таблица 2

Статистические характеристики внутрипопуляционных групп самок прыткой ящерицы разного возраста

Возрастные группы	n	Коэффициенты факторных корреляций		Длина тела, мм	Линейные размеры тела
		ГК <sub>1</sub>	ГК <sub>2</sub>	L	LL
Adultus	10	<b>0,80–0,90</b>	0,42–0,58	74,4–88,8	1,19–1,29
Adultus–subadultus	4	<b>0,70–0,75</b>	0,62–0,69	75,3–81,4	1,15–1,18
Subadultus–adultus	5	0,60–0,69	<b>0,71–0,79</b>	70,2–76,7	1,10–1,14
Subadultus	8	–0,20–0,54	<b>0,83–0,97</b>	60,0–72,4	0,97–1,09
Juvenis	13	<b>–0,92–0,97</b>	–0,19–0,38	36,2–50,0	0,61–0,76

Таблица 3

Статистические характеристики внутрипопуляционных групп самцов и самок озерной лягушки разного возраста

Возрастные группы	пол	n	ГК <sub>1</sub>	ГК <sub>2</sub>	Длина тела (L), мм	Линейные размеры тела (LL)
Juvenis	f	17	<b>0,90</b>	–0,39	20,7–43,7	0,34–0,69
Subadultus-I	f	23	0,44	<b>–0,87</b>	45,4–58,8	0,73–0,89
Subadultus-II	f	14	–0,40	<b>–0,90</b>	60,3–66,7	0,95–1,05
Adultus-I	f	19	<b>–0,93</b>	–0,31	68,1–79,7	1,11–1,25
Adultus-II	f	21	<b>–0,98</b>	0,12	78,0–96,9	1,25–1,38
Adultus-III	f	11	<b>–0,91</b>	0,37	92,0–140,6	1,40–1,62
Juvenis	m	22	<b>0,91</b>	–0,36	21,1–47,0	0,31–0,71
Subadultus-I	m	11	0,08	<b>–0,98</b>	56,7–63,5	0,83–0,94
Subadultus-II	m	26	–0,54	<b>–0,83</b>	62,2–75,0	0,96–1,09
Adultus-I	m	25	<b>–0,86</b>	–0,48	69,1–80,5	1,07–1,18
Adultus-II	m	22	<b>–0,97</b>	–0,19	73,2–86,3	1,16–1,25
Adultus-III	m	11	<b>–0,98</b>	0,10	86,3–96,2	1,24–1,42

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В постэмбриональном (ящерицы) и постметаморфическом (лягушки) периоде развития линейные размеры тела и различных его частей увеличиваются весьма согласованно, но с различной скоростью (аллометрический рост). В результате этого животные разного возраста хорошо дифференцируются по линейным размерам и пропорциям тела, что позволяет с 96–100 % вероятностью определять биологический возраст каждой особи и анализировать возрастную структуру природных популяций. На первом этапе развития линейные размеры и пропорции тела у самцов изменяются быстрее, чем у самок; на всех последующих морфологические различия между самками разного возраста больше, чем между самцами. Последнее, по нашему мнению, объясняется половыми различиями в скорости роста и полового созревания амфибий и рептилий.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Белозерова Л.М. Методология изучения возрастных изменений // Клиническая геронтология. 2002. Т. 8. № 12. С. 3-7.
2. Белозерова Л.М. Онтогенетический метод определения биологического возраста человека // Российский биомедицинский журнал Medline.ru. 2003. Т. 4. С. 108-112.
3. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
4. Васильева И.А. Гомологическая изменчивость неметрических признаков как основа многомерного фенотипирования (на примере горных млекопитающих) // Млекопитающие горных территорий: материалы междунар. конф. М., 2007. С. 67-72.
5. Войтенко В.П., Токарь А.В., Полюхов А.М. Методика определения биологического возраста человека // Геронтология и гериатрия. Ежегодник. Биологический возраст. Наследственность и старение. Киев, 1984. С. 133-137.
6. Малюк А.Ю. Онтогенетическая изменчивость линейных размеров и пропорций тела и периодизация постэмбрионального развития прыткой ящерицы // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 4. С. 337-348.
7. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 93-104.
8. Песков В.Н., Коцержинская И.М., Петренко Н.А. Межпризнаковая изменчивость и формирование половых и межвидовых различий в позднем онтогенезе зеленых лягушек *Rana esculenta* complex // Вопросы герпетологии: материалы 5 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Минск, 2012. С. 229-233.
9. Позднякова Н.М., Процаев К.И., Ильицкий А.Н., Павлова Т.В., Баиук В.В. Современные взгляды на возможности оценки биологического возраста в клинической практике // Успехи современного естествознания. 2011. № 2. С. 17-22.
10. Фролов Ю.П. Постэмбриональный рост органов у некоторых позвоночных и возможная причина старения // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1981. № 5. С. 745-751.
11. Эмануэль Н.М., Мамаев В.Б., Наджарян Т.А., Еровиченко Л.А. Принципы определения биологического возраста и жизнеспособности человека // Геронтология и гериатрия. Ежегодник. Биологический возраст. Наследственность и старение. Киев, 1984. С. 38-42.
12. Briodes T.C., Turner L.W., Gates R.S., Smith E.M. Relativity of growth in laboratory and farm animals: I. Representation of physiological age and the growth rate time constant // Transact. Amer. Soc. Agricul. Ngin. 2000. V. 43. № 6. P. 1803-1810.
13. Bulpitt C.J. Assessing biological age: practicality? (Review) // Gerontology. 1995. V. 41. P. 315-316.
14. McClean G.E. Biomarkers of age and aging (Review) // Exp. Gerontol. 1997. V. 32. № 1-2. P. 87-94.
15. Strauss R.E. Brain-tissue accumulation of fluorescent age pigments in four poecilid fishes (Cyprinodontiformes) and the estimation of «biological age» // Growth, Development & Aging. 1999. V. 63. P. 151-170.

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Peskov V.N., Maljuk A.Y., Petrenko N.A. LINEAR DIMENSIONS OF BODY AND BIOLOGICAL AGE OF AMPHIBIANS AND REPTILES ON EXAMPLE OF *LACERTA AGILIS* (LINNAEUS, 1758) AND *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)

A multidimensional analysis of morphological variability and diversity of characters in a population of sand lizard and marsh frog is conducted. It is shown that the age variability of the linear dimensions and proportions of the body in the post-embryonic development of amphibians and reptiles has a discrete nature. On this basis, the algorithm of determining the biological age of amphibians and reptiles on the complex of morphometric characters was developed. Probability of a correct definition of the biological age of individuals in the sand lizard and marsh frog is 96–100 %.

*Key words:* amphibians; reptiles; linear dimensions and body proportions; biological age.