

Міністерство освіти і науки України
Дніпропетровський національний університет
імені Олеся Гончара

УСОВА ОЛЕНА ЄВГЕНІВНА

УДК: (57.022+57.032):591.84:591.158.1:597.851

ЕКОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ
ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНОГО РІЗНОМАНІТТЯ
ОНТОГЕНЕТИЧНИХ СТРАТЕГІЙ НА ПРИКЛАДІ
ГІБРИДОГЕННОГО КОМПЛЕКСУ ЗЕЛЕНИХ ЖАБ (*PELOPHYLAX*
ESCULENTUS COMPLEX)

03.00.16 – екологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Дніпропетровськ – 2016

Дисертація є рукописом

Робота виконана на кафедрі зоології та екології тварин біологічного факультету Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна Міністерства освіти і науки України

Науковий керівник доктор біологічних наук, доцент
Шабанов Дмитро Андрійович
Харківський національний
університет імені В. Н. Каразіна,
кафедра зоології та екології тварин, професор

Офіційні опоненти доктор біологічних наук, доцент
Жуков Олександр Вікторович
Дніпропетровський національний
університет імені Олеся Гончара,
кафедра зоології та екології, професор

кандидат біологічних наук
Решетило Остап Степанович
Львівський національний
університет імені Івана Франка,
кафедра зоології, доцент

Захист відбудеться «____» червня 2016 року о _____ на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04 для захисту дисертацій на здобуття наукового ступеню доктора біологічних наук в Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України за адресою: 49010, м. Дніпропетровськ, проспект Гагаріна, 72, корпус 17, факультет біології, екології і медицини, ауд. 711.

Із дисертацією можна ознайомитися в науковій бібліотеці Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара за адресою: м. Дніпропетровськ, вул. Казакова, 8.

Автореферат розіслано «____» травня 2016 р.

Учений секретар спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук, доцент

А. О. Дубина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. До арсеналу класичних методів екології належить порівняння адаптивних стратегій різних видів. Ще в XIX столітті Герберт Спенсер стверджував, що підтримка власного існування і продовження себе в нащадках значною мірою є альтернативами (Миркин, Наумова, 2005). Через століття Роберт Мак-Артур і Едвард Вілсон розвинули ці уявлення в концепцію r- і K-стратегій (MacArthur, Wilson, 1967). Проте уявлення про різноманіття стратегій особин усередині однієї популяції залишаються недостатньо розробленими. У багатьох роботах відзначається різноманіття особин у популяціях з точки зору пріоритетності для них підтримки власного існування або розмноження; це різноманіття може виявлятися у внутрішньопопуляційній мінливості розмірів, тривалості життя, строку дозрівання, плодючості та інших параметрів. Можна припустити, що таке різноманіття відбиває різні адаптивні стратегії особин усередині популяції. Для перевірки цього припущення необхідно вивчити різноманіття особин усередині популяцій за перерахованими ознаками та визначити, як пов'язана мінливість цих ознак. Якщо мінливість швидкості росту, тривалості життя, віку дозрівання і плодючості (за один сезон розмноження) виявиться пов'язаною, різні характерні поєднання цих параметрів можна буде розглядати як прояви різних адаптивних стратегій. У такому випадку варто з'ясувати, яке значення різноманіття адаптивних стратегій може мати для стійкості популяцій.

Основна ідея цієї роботи полягає у використанні методів скелетохронології для вивчення різноманіття адаптивних стратегій особин усередині геміклональних популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб, *Pelophylax esculentus* complex. Об'єкт дослідження становить самостійний науковий інтерес, адже внаслідок міжвидової гібридизації в цьому комплексі виникають геміклональні міжвидові гібриди. Такі гібриди зелених жаб відтворюються не в складі видових популяцій, а в складі ГПС, геміклональних популяційних систем (зазвичай із представниками одного або обох батьківських видів). Дослідження проводилися в Харківській області, у Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття *Pelophylax esculentus* complex, ГПС якого становлять винятковий інтерес для вивчення механізмів стійкості біосистем (Шабанов, Литвинчук, 2010; Шабанов, 2015).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконана відповідно до науково-дослідних тем Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна: «Неортодоксальні видоутворення (гібридизація, неменделівське спадкування, поліплоїдія і сітчаста еволюція): вивчення на прикладі амфібій» (0109U007439; 2009-2010); «Розробка технологій отримання клонального потомства хребетних тварин шляхом схрещування напівклональних міжвидових гібридів (на прикладі зелених жаб)» (0112U001026; 2012-2014); «Визначення статусу та розробка стратегії охорони глобально рідкісних видів тварин водних та навколоводних екосистем в Україні» (0115U000488; 2015-2017).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – встановити закономірності, що виявляються у внутрішньопопуляційному різноманітті росту і розвитку представників *Pelophylax esculentus* complex Сіверсько-Донецького центру різноманіття зелених жаб.

Для досягнення зазначеної мети в роботі поставлені такі завдання:

- оптимізувати методіку скелетохронологічного визначення віку і ретроспективного обчислення динаміки зростання для її застосування при дослідженні зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex);
- визначити вік представників *Pelophylax esculentus* complex з репрезентативної вибірки, зібраної в Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття зелених жаб;
- описати різноманіття представників *Pelophylax esculentus* complex за розмірами, що досягаються ними до певного віку;
- виділити розмірні групи серед одновікових особин; виявити особливості росту, тривалості життя, плодючості й терміну вступу у розмноження представників різних розмірних груп;
- встановити можливе значення внутрішньопопуляційного різноманіття особливостей росту і розвитку представників *Pelophylax esculentus* complex для стійкості їх популяційних систем.

Об'єкт дослідження – представники *Pelophylax esculentus* complex з Сіверсько-Донецького центру різноманіття зелених жаб.

Предмет дослідження – внутрішньопопуляційне різноманіття особливостей росту і розвитку представників *Pelophylax esculentus* complex.

Методи дослідження:

- збір репрезентативних вибірок *Pelophylax esculentus* complex з природних місцеперебувань; отримання зразків із музейних колекцій;
- експрес-визначення форм зелених жаб за комплексом зовнішніх ознак; експрес-визначення плодючості за розміром еритроцитів; генотипування особин із використанням точних методів (проточна ДНК-цитометрія, каріоаналіз);
- визначення плодючості самок шляхом підрахунку ікринок у кладках;
- скелетохронологічне визначення віку й ретроспективне обчислення динаміки зростання;
- статистична обробка результатів дослідження (апроксимація емпіричних розподілів побудовою ліній регресії методом найменших квадратів, порівняння моделей за допомогою статистичних критеріїв, непараметричне порівняння груп і розподілів, непараметричний кореляційний аналіз, дисперсійний аналіз);
- імітаційне моделювання.

Наукова новизна одержаних результатів: *вперше:*

- введено поняття внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій (ВОС);
- запропоновано застосування ростового показника (G) – безрозмірної величини, що дозволяє порівнювати динаміку зростання особин різного віку;
- описані ВОС великорозмірності та малорозмірності;
- описані ВОС представників гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex);
- висунуто припущення щодо значення різноманіття онтогенетичних стратегій у підтримці стійкості біосистем;

отримали подальший розвиток: методи скелетохронологічного визначення віку та встановлення динаміки зростання у пойкилотермних хребетних;

- концепція адаптивних стратегій у біології;

- уявлення про різноманіття особин у популяціях та його прояви;
- уявлення про закономірності конкуренції між симпатричними формами;
- методи імітаційного моделювання стійкості біосистем.

Практичне значення отриманих результатів. Результати роботи важливі для управління природними і штучними популяціями пойкилотермних хребетних. Вони відбиті в методичних посібниках загального курсу «Екологія» та спеціальних курсів «Моделювання в екології», «Біологічна статистика в зоології та екології», «Батрахологія і герпетологія», використовуються при проведенні навчально-польової практики на біологічному факультеті ХНУ імені В. Н. Каразіна.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним і оригінальним дослідженням. Частина публікацій, що відображають розглянуті в дисертації теми, підготовлені у складі робочої групи популяційної екології амфібій ХНУ імені В. Н. Каразіна, яку очолює науковий керівник роботи, д. б. н., професор кафедри зоології та екології тварин Д. А. Шабанов. При підготовці публікацій, виконаних у співавторстві з науковим керівником й іншими колегами, дисертант брала участь у постановці завдання, особисто відбирала матеріал для дослідження, проводила скелетохронологічні дослідження, брала участь в інтерпретації результатів, а також у написанні тексту роботи.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації оприлюднені на Міжнар. конф. молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2008); Міжнар. конф. «Zoocenosis-2009» (Дніпропетровськ, 2009); V, VII і VIII Міжнар. конф. Українського герпетологічного товариства (с. Гайдари, Харківська обл., 2009; с. Вилкове, Одеська обл., 2013; Київ, 2015); Міжнар. наук.-практ. конф. «Біорізноманіття і сталий розвиток» (Сімферополь, 2010); XI Міжнар. наук.-практ. екол. конф. (Белгород, Російська федерація, 2010); V з'їзді Герпетологічного тов-ва імені О. М. Нікольського (Мінськ, Республіка Білорусь, 2012); Міжнар. наук. конф., присв. 100-річчю створення Сіверсько-Донецької біостанції ім. проф. В. М. Арнольді (с. Гайдари, Харківська область, 2014); Міжнар. читаннях, присв. 120-річчю від дня народження проф. І. Б. Волчанецького (Харків, 2015).

Публікації. Основний зміст дисертації викладено в 14 наукових публікаціях, з яких 8 статей у фахових виданнях України та інших країн (зокрема 4 статті у виданні, включеному до міжнародної наукометричної бази Web of knowledge Thomson Reuters), а 6 наукових публікацій – у матеріалах і тезах конференцій.

Структура й обсяг дисертації. До складу дисертації входить перелік умовних позначень, вступ, 7 розділів, підсумки, висновки, список використаної літератури та додатки. Робота містить 18 таблиць і 53 рисунка, її матеріали викладено на 212 сторінках комп'ютерного набору, з яких основного тексту – 130 сторінок. Список використаної літератури містить 235 джерел, серед яких 104 – латиницею.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ ТА ВИЗНАЧЕННЯ СПЕЦИФІЧНИХ ПОНЯТЬ

ВОС, внутрішньо-популяційна онтогенетична стратегія	Один із дискретних або об'єднаних в континуум варіантів реалізації видоспецифічної стратегії, що зустрічаються у представників однієї популяції (або ГПС)
---	---

Геміклональне (напівклональне) спадкування	Спадкування у міжвидових гібридів, при якому один з батьківських геномів (клональний геном) передається (у типовому випадку) у гамети цілком, без рекомбінації
ГПС, геміклональна популяційна система	Сукупність представників різних форм геміклональних гібридів і особин батьківських видів, що спільно мешкають і відтворюються, у якій із покоління в покоління передаються як клональні, так і рекомбінантні геноми
Зелені жаби, <i>Pelophylax esculentus</i> complex	Група європейських зелених жаб: ставкова жаба, <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882), озерна жаба <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771), а також різні форми їх гібридів, їстівної жаби, <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758), які мають назву, аналогічну видовій
Ендостальна кістка	Внутрішній шар трубчастої кістки, що розростається всередину, у кістковомозкову (ендостальну) порожнину
Лінія склеювання (у періостальній кістці)	Шари в кістці (які видно на зрізі як лінії), що відповідають зовнішній межі кістки в моменти зупинки росту особини під час зимівлі або в інші періоди. Інтенсивно пов'язують барвники. Англійська назва – LAGs, lines of arrested growth
Періостальна (періхондральна) кістка	Зовнішній шар кісткової тканини у вторинних кістках хребетних, який росте за допомогою розростання назовні під періостом (окістям)
Розмірні групи одновікових особин	Групи особин, що відрізняються за розмірами в однаковому віці. Відрізняються за значенням ростового показника (G): у відносно менших $G < 0$, у відносно більших – $G > 0$
Резорбція ліній склеювання	Повне або часткове руйнування ліній склеювання в періостальній частині трубчастої кістки, пов'язане з розширенням кістковомозкової порожнини
Скелетохронологія	Метод визначення віку і динаміки зростання шляхом аналізу ліній склеювання в періостальній частині трубчастих кісток
Стратегія	Ієрархія пріоритетів. У онтогенетичних стратегіях ці пріоритети – підтримка особиною власного існування або розмноження
Форми зелених жаб	Форма, за Е. Майром (1971), – виділена на певних підставах група організмів без будь-яких вказівок на її статус. У цій роботі порівнюються 4 форми зелених жаб: <i>P. lessonae</i> , <i>P. ridibundus</i> , диплоїди і триплоїди <i>P. esculentus</i>
<i>Del</i>	Кількість повністю резорбованих ліній склеювання в періостальній кістці

E	Усереднений діаметр межі між ендостальною і періостальною кісткою в третій фаланзі найдовшого пальця задньої кінцівки в місці виходу кровоносної судини з ендостальної порожнини; вираховується як $E = (E_{min} + E_{max})/2$; вимірюється в мкм
G , ростовий показник	Безрозмірна величина, що обчислюється за формулою – $G = 2 \times (L - {}^lL) / ({}^bL - {}^lL) - 1$, де L – довжина тіла певної особи, lL – очікуване значення довжини особини даного віку, відповідне лінії регресії для відносно менших особин, а bL – очікуване значення довжини особини даного віку, відповідне лінії регресії для відносно більших особин
g_j	Відносний річний приріст; $g_j = (L_j - L_{j-1}) / L_{j-1}$
juv	Скорочене позначення статевонезрілих особин; включає в себе особин різного ступеня зрілості, від метаморфів (які тільки-но пройшли метаморфоз) до субадультусів (які досягли віку, що безпосередньо передуює статевій зрілості)
L	Довжина тіла особини в момент дослідження; вимірюються (у мм) від рила до середини анального отвору
LAG_I , LAG_{II} , ... LAG_j	Усереднений діаметр лінії склеювання, що утворилася під час першої, другої ... j -тої зимівлі; вимірюється в мкм; визначається шляхом зіставлення LAG_j з певним l_i ; якщо $j = i + R$, то $LAG_j = l_i$
l_i	Усереднений діаметр i -тої лінії склеювання (яка не обов'язково відповідає тій же за рахунком зимівлі) третьої фаланги найдовшого пальця задньої кінцівки в місці виходу кровоносної судини з ендостальної порожнини; вираховується як $l_i = (l_{i_min} + l_{i_max})/2$; вимірюється в мкм
L_j	Ретроспективно розрахована за формулою $L_j = L \times LAG_j / P$ довжина тіла особини під час j -тої зимівлі; вимірюється в мм
P	Усереднений зовнішній діаметр періостальної кістки третьої фаланги найдовшого пальця задньої кінцівки в місці виходу кровоносної судини з ендостальної порожнини; вираховується як $P = (P_{min} + P_{max})/2$; вимірюється в мкм
$P.e. 2n$	Диплоїди <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758)
$P.e. 3n$	Триплоїди <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758)
$P.l.$	<i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)
$P.r.$	<i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)
R	Загальна кількість резорбованих (повністю або частково) ліній склеювання в періостальній кістці; $R = Rez + Del$
Rez	Кількість частково резорбованих ліній склеювання в періостальній кістці, які є видимими на препараті

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ СУЧАСНИЙ СТАН ПРОБЛЕМИ

***Pelophylax esculentus* complex і зміна парадигм у його вивченні.** Зелені жаби – група з винятковою історією вивчення, яка тягнеться ще з часів Аристотеля. Різні дослідження цієї групи відповідали різним пізнавальним моделям (парадигмам). Серед них можна, наприклад, назвати донаукову, порівняльно-анатомічну і порівняльно-фізіологічну парадигми, а також ті парадигми, що детальніше розглянуті далі. Наслідком переважання певної парадигми є певний етап вивчення зелених жаб, але дослідження у різних парадигмах відбуваються водночас.

Таксономічна парадигма вивчення зелених жаб та їх дослідження на території Лівобережного Лісостепу. Для цього етапу є характерним переважання морфологічних та зоогеографічних методів, результатом дослідження є уточнення системи. Коротко описано відповідний етап дослідження зелених жаб. Причиною виходу за його межі стало відкриття Л. Бергера (1964 та інші роботи). У Харківській області у цій парадигмі працювали О. М. Нікольський, В. І. Ведмедеря тощо.

Молекулярно-генетична парадигма вивчення зелених жаб: відкриття і опис Сіверсько-Донецького центру різноманіття *Pelophylax esculentus* complex. Дослідження у цій парадигмі розпочаті Х. Тюнером (1974). Надійні методи ідентифікації окремих форм спочатку застосовувалися для дослідження геміклональної гібридизації, а надалі – для ідентифікації, вивчення поширення та спорідненості різних форм зелених жаб. Описані основні методи, що застосовуються у подібних дослідженнях, та приклади їх використання на матеріалі Харківської області. У регіоні дослідження в цій парадигмі працювали Г. А. Лада, С. М. Литвинчук, Л. Я. Боркін, С. Ю. Морозов-Леонов, Д. А. Шабанов, О. В. Коршунов та інші. Наслідком цих досліджень стало відкриття в Харківській області регіону поширення триплоїдних *P. esculentus* (Borkin et al, 2004; Коршунов, 2010) та опис Сіверсько-Донецького центру різноманіття *Pelophylax esculentus* complex (Шабанов та ін., 2009; Шабанов, Литвинчук, 2010; Шабанов, 2015).

Системна парадигма дослідження геміклональних популяційних систем *Pelophylax esculentus* complex і проблема їх стійкості. Наслідком попереднього етапу вивчення зелених жаб стало те, що дослідники звернули увагу на механізми підтримки сталого стану популяційних систем, у яких відтворюються *P. esculentus*. Роботи у цій парадигмі початі Л. Бергером. У роботах Л. Бергера, Й. Пльотнера, У. Рейера, Д. Хрістіансен та інших показані стратегії відтворення гібридів у певних типах популяційних систем. Подібні дослідження часто пов'язані із застосуванням імітаційного моделювання. У роботах, що лежать в обговорюваній парадигмі, показано, що геміклональні популяційні системи (ГПС) гібридогенних комплексів видів є окремою категорією біосистем (Шабанов та ін., 2009; Кравченко, 2013; Шабанов, 2015). Для дослідження стійкості ГПС Сіверсько-Донецького центру імітаційне моделювання застосовано М. О. Кравченко, Д. А. Шабановим, М. В. Володимировою, А. О. Леоновим та іншими. Комплексне дослідження ГПС потребує встановлення характеру гаметогенезу (С. М. Литвинчук, Д. В. Дідух, О. В. Бірюк та інші), популяційно-екологічних параметрів ГПС (О. В. Мелешко та інші), а також особливостей онтогенезу тварин, яким і присвячена наша робота.

Скелетохронологічне вивчення віку і швидкості росту пойкилотермних хребетних. Можливість встановлення віку пойкилотермних тварин за шарами, що утворюються в їх трубчастих кістках під час росту, відкрита Д. В. Брюзгіним (1939). Поняття «скелетохронологія» запропоноване Ж. Кастане зі співавторами (1977). Е. М. Сміріна та інші автори показали, що цей метод дає змогу не лише визначати вік тварин, а й ретроспективно обчислювати їхні розміри протягом значної частини життя. Це відкриває широкі можливості для популяційно-екологічних досліджень, зокрема у межах системної парадигми вивчення ГПС зелених жаб.

Коротка історія вивчення видових і внутрішньовидових стратегій у біології. Поняття стратегії (грецьк. *στратηγία* – мистецтво полководця) належить до загальнонаукових. Із XIX ст. починається вивчення стратегій різних видів. Відомою є концепція r- і K- стратегій (MacArthur, Wilson, 1967), що широко застосовується при порівнянні видів. Крім того, велику історію має дослідження різноманіття особин одного виду за тими ж ознаками, що відрізняють видові стратегії, проте класифікації внутрішньовидових стратегій до цього часу ще не розроблені. Актуальним є їх опис, дослідження (зокрема за допомогою скелетохронології) та встановлення їх значення для стійкості біосистем (зокрема ГПС зелених жаб).

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ЙОГО ДОСЛІДЖЕННЯ

Обсяг і походження дослідженого в роботі матеріалу. Обсяг дослідженого матеріалу показано у табл. 1. Жаб збирали у час нересту з 2004 по 2015 р. Застосовано як прижиттєве отримання матеріалу з випуском жаб у місця збору, так і дослідження фіксованих колекційних екземплярів. Переважна більшість зразків походить з Національного Природного Парку «Гомольшанські ліси» та його околиць (Іськов ставок – 137 особин; околиці Біостанції ХНУ імені В. Н. Каразіна – 136 особин; Нижній Добрицький ставок – 130 особин). 152 особини походять із інших місцеперебувань Сіверсько-Донецького центру різноманіття *Pelophylax esculentus* complex (Шабанов, 2015), а 57 особин (включаючи усіх *P. lessonae*, що відсутні у басейні Сіверського Донця) – з водозбірного басейну Дніпра у межах Харківської області. Для 59 самок (31 диплоїд *Pelophylax esculentus* и 28 *Pelophylax ridibundus*), крім скелетохронологічного дослідження, визначено їхню плодючість під час штучно стимульованого нересту.

Таблиця 1. Кількість і склад досліджених у роботі особин

Стать	Позначення	<i>Pelophylax lessonae</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>	<i>Pelophylax esculentus</i> , 2n	<i>Pelophylax esculentus</i> , 3n	Усього
Незрілі	juv	3	13	2	2	20
Самці	mal	14	31	212	20	277
Самки	fem	20	149	134	12	315
Усього		37	193	348	34	612

Визначення представників *Pelophylax esculentus* complex. У визначенні зелених жаб застосовувався комплекс зовнішніх ознак (Шабанов, 2015) та експрес-визначення триплоїдів шляхом вимірювання розмірів еритроцитів (Бондарева и др., 2012). Для частини матеріалу (включаючи усі складні для визначення випадки) застосовували протічну ДНК-цитометрію та каріоаналіз.

Визначення плодючості самок. Кладки ікри отримували під час штучного нересту з гормональною стимуляцією гонадотропіном лососевих риб або сурфагоном. Кількість ікринок підраховували на електронній фотографії кладок.

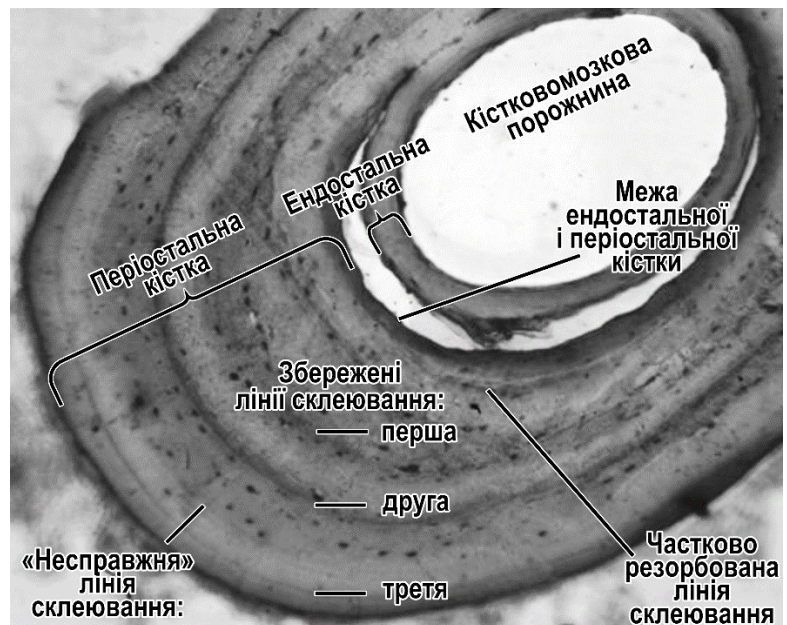
Отримання скелетохронологічних препаратів. Застосовували метод Е.М.Смиріної (1983, 1989) в оригінальній модифікації. На заморожуючому мікротомі отримували зрізи (товщиною 22 мкм) 4-ї фаланги (у місці входу кровоносної судини у кістковомозкову порожнину) найдовшого пальця задньої кінцівки. Зрізи фарбували гематоксиліном Ерліха і фотографували USB-камерою.

Інтерпретація скелетохронологічних препаратів. Результат визначення віку особини за скелетохронологічними даними залежить від визначення кількості ліній склеювання, що збереглися у кістці (рис. 1), та від припущення про кількість резорбованих під час розростання кістковомозкової порожнини ліній. При визначенні ймовірної кількості резорбованих ліній (Del) брали до уваги кількість залишків частково резорбованих ліній (Rez); розмір межі ендостальної та періостальної кістки (E); розміри збережених ліній склеювання ($l_1, l_2...$) і їх відповідність розмірам, що є характерними для особин певного віку в досліджуваній ГПС ($LAG_I, LAG_{II}, \dots$).

Рис. 1. Мікрофотографія зрізу фаланги пальця зеленої жаби.

Збереглися три лінії склеювання, ще одна є частково резорбованою. Якщо ще одна лінія резорбована повністю, вік особини – 5+ (5 зимівель).

«Несправжня» лінія склеювання утворилася під час затримки росту влітку



Методи імітаційного моделювання. Стійкість ГПС *Pelophylax esculentus* complex вивчали з використанням імітаційної моделі, розробленої відповідно до завдання, яке поставив Д. А. Шабанов за нашою участю (Шабанов, 2015). Модель розроблена А. О. Леоновим за участю М. В. Володимирової, Г. М. Жолткевича (ХНУ імені В. Н. Каразіна), J. Newman і Q. Mair (Glasgow Caledonian University). На підставі заданих початкових параметрів модель покроково проводить перебудову описуваної модельної ГПС (детальніше – див. Shabanov et. al, 2016).

СКЕЛЕТОХРОНОЛОГІЧНЕ ВИЗНАЧЕННЯ ВІКУ ТА ДИНАМІКИ ЗРОСТАННЯ ПРЕДСТАВНИКІВ *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX

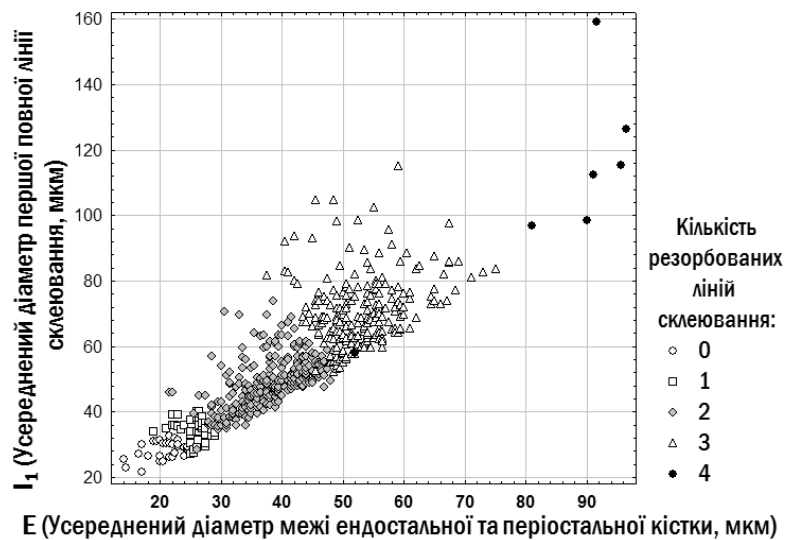
Вибір вимірів ліній склеювання, що використовуються в подальших дослідженнях. Встановлено, що зв'язок між довжиною тіла жаб та діаметром 3-ї

фаланги їх найдовшого пальця задньої кінцівки є лінійним. Найменша похибка реєструється при розрахунку довжини тіла за усередненим діаметром зрізу фаланги $P = (P_{min} + P_{max})/2$. Подальші розрахунки ведуться за усередненими діаметрами структур, розміри яких виміряні на мікропрепаратах зрізів кісток.

Визначення кількості резорбованих ліній склеювання в періостальній кістці. У ході скелетохронологічного дослідження визначається ряд величин, що відповідають розміру ліній склеювання: $l_1, l_2, \dots, l_i$. На його підставі встановлюється ряд розмірів ліній склеювання, що утворилися під час зимівель: $LAG_I, LAG_{II}, \dots, LAG_j$. Для цього варто встановити кількість резорбованих (повністю – *Del* та частково – *Rez*) ліній: якщо $j = i + Del + Rez$, то $LAG_j = l_i$. Обговорюються методичні питання, пов'язані з визначенням цих величин. Їх визначали окремо для сукупності *P. ridibundus* і *P. esculentus* (рис. 2) і для *P. lessonae*.

Ретроспективне обчислення динаміки зростання за скелетохронологічними даними. Обчислення довжини тіла жаби під час певної зимівлі у минулому (L_j) засноване на припущенні, що $P/L = LAG_j/L_j$, яке є наслідком встановленого лінійного зв'язку діаметру фаланги та довжини тіла. У такому разі $L_j = L \times LAG_j/P$. Відносний річний приріст розраховується у цьому разі як $g_j = (L_j - L_{j-1})/L_{j-1}$.

Рис. 2. Прийняті у роботі припущення щодо кількості резорбованих ліній склеювання в періостальній кістці у представників *P. ridibundus* і *P. esculentus*



ВІКОВІ РОЗПОДІЛИ І ЗАЛЕЖНІСТЬ РОЗМІРУ ВІД ВІКУ ДЛЯ РІЗНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX

Порівняння вікових розподілів груп зелених жаб, що відрізняються за їх формою та статтю. На підставі даних про кількість ліній склеювання у кістці та припущень про кількість резорбованих ліній побудовано вікові розподіли для досліджених груп жаб. Вікові розподіли *fem* і *mal* *P. l.* подібні та відрізняються від розподілів *P. r.* і *P. e.* обох статей (за виключенням вікового розподілу *fem P. e.* 3п). Показано, що особливості розподілу *fem P. e.* 3п є наслідком випадкових причин.

Значущість відмінностей вікових розподілів груп зелених жаб, що відрізняються за їх формою та статтю. Обґрунтовано, що вікові розподіли *P. r.* і *P. e.* можна розглядати спільно, а *P. l.* – окремо.

Вікові розподіли самок і самців об'єднаної групи *P. ridibundus* і *P. esculentus*. Вікові розподіли *fem* та *mal* *P. r.* і *P. e.* мають значні відмінності. Вони відбивають

не віковий склад ГПС у цілому, а склад нерестового стада, оскільки вибірки статевозрілих особин збиралися на місцях нересту.

Залежність довжини тіла *P. ridibundus* і *P. esculentus* від віку, форми жаб і їх статі. Проведено трифакторний дисперсійний аналіз, у якому в якості залежної величини розглядали довжину тіла, а як незалежні фактори – вік (4, 6 і 7 зимівель), форму (*P.r.*, *P.e.* 2n, *P.e.* 3n) та стать (fem і mal). Вплив віку на розміри є високо значущим, вплив форми – значущим (*P.r.* мають дещо менші розміри, ніж *P.e.*).

Фактори, що впливають на розмір *P. ridibundus* і диплоїдних *P. esculentus* у широкому діапазоні віку. Порівняння жаб у віці від 2 до 8 зимівель можливе лише для *P.r.* і *P.e.* 2n, які представлені особинами у всьому цьому діапазоні. На розміри жаб значно впливає їх вік і форма, але не їхня стать.

РІЗНОМАНІТТЯ ОДНОВІКОВИХ ПРЕДСТАВНИКІВ *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX ЗА ЇХ РОЗМІРАМИ

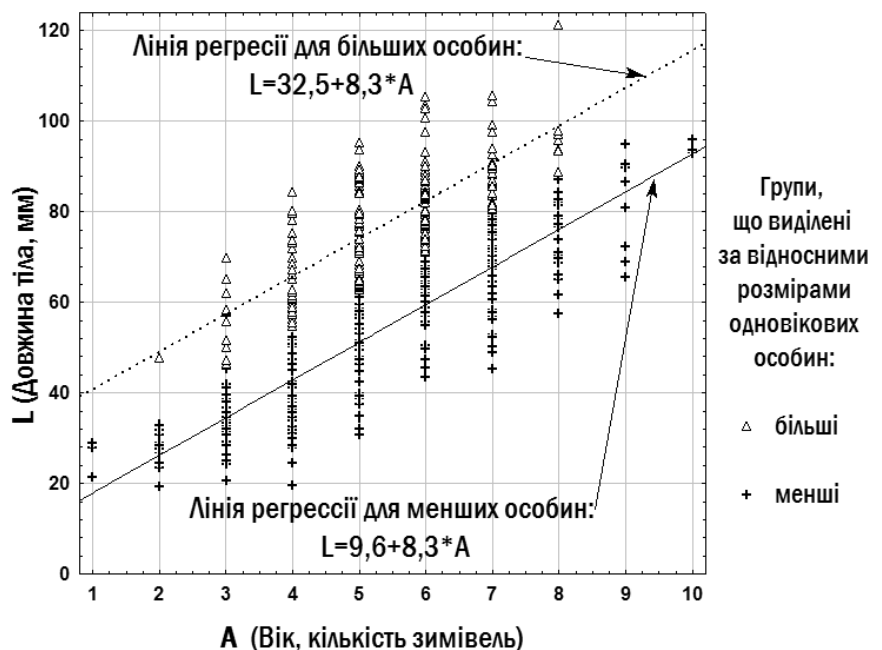
Вік-розмірні розподіли різних представників *Pelophylax esculentus* complex. Побудовано вік-розмірні розподіли (рис. 3). Для різних за формою та статтю груп зелених жаб ці розподіли є подібними за взаєморозташуванням особин.

Опис емпіричних вік-розмірних розподілів за допомогою лінійної і квадратичної моделей. Зареєстровані вік-розмірні розподіли є емпірично встановленим фактом. Вони можуть бути апроксимовані (описані) за допомогою різних математичних моделей залежності розміру від віку. Емпіричні розподіли описано за допомогою різних моделей.

Порівняння моделей для опису емпіричного вік-розмірного різноманіття зелених жаб. Проведено порівняння моделей за їх похибкою (частиною зареєстрованого різноманіття особин, яка не пояснюється моделлю).

Вибір оптимальної моделі для опису вік-розмірного різноманіття зелених жаб. Із застосуванням критерію кам'янистої осипи Кеттела показано, що оптимальною для опису зареєстрованого різноманіття особин є модель із двома лінійними залежностями: (див. рис. 3).

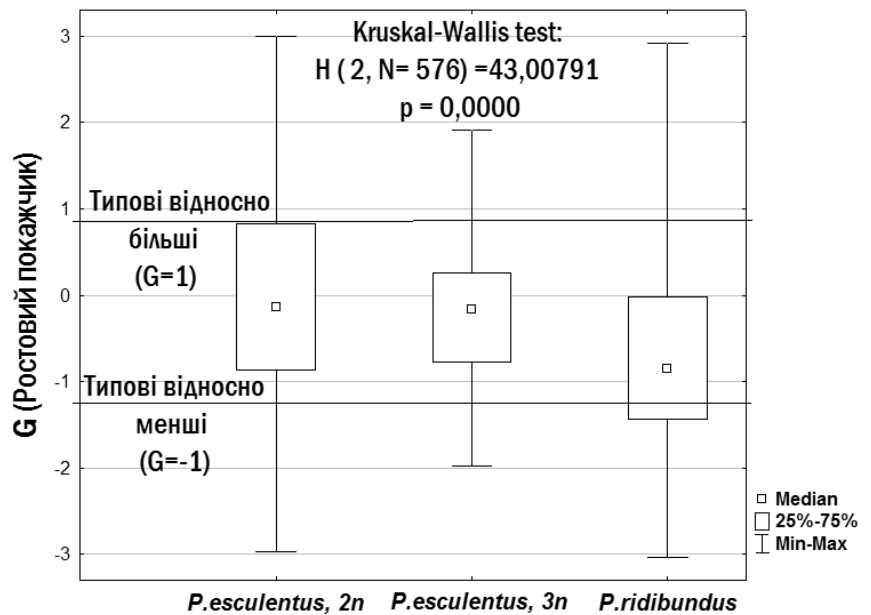
Рис. 3. Апроксимація емпіричного вік-розмірного різноманіття *P. ridibundus* і *P. esculentus* за допомогою двох лінійних залежностей: для відносно більших і відносно менших за розмірами (в однаковому віці) особин



Обчислення ростового показника (G) – міри, що визначає положення особини щодо ліній регресії для відносно менших і відносно більших особин. Щоб порівняти зростання особин однакового віку, достатньо порівняти довжину їх тіла. Для порівняння зростання особин різного віку ми пропонуємо безрозмірну величину – ростовий показник (G). Він названий ростовим, оскільки враховує як вік особини, так і її розміри, які є наслідком її зростання. Показник G приймає значення +1 для представників, розмір яких відповідає рівнянню регресії для більших особин, і -1 – рівнянню для менших особин: $G_{x(j)} = 2 \times (L_x - {}^lL_j) / ({}^bL_j - {}^lL_j) - 1$. У наведеній формулі $G_{x(j)}$ – ростовий показник особини x віку j, L_x – довжина тіла особини x, lL_j – очікуване значення довжини особини віку j відповідно до лінії регресії менших (lesser) особин, а bL_j – очікуване значення довжини особини віку j відповідно до лінії регресії більших (bigger) особин.

Визначення факторів, що впливають на ростовий показник жаб, за допомогою дисперсійного аналізу. Показано, що форма жаб значно впливає на значення ростового показника (рис. 4), а форма та місце збору (при порівнянні трьох найчисленніших вибірок) мають незначний вплив.

Рис. 4. Порівняння значень ростового показника (G) у форм зелених жаб, що розглядалися спільно



ПОПУЛЯЦІЙНОБІОЛОГІЧНІ ВІДМІННОСТІ РОЗМІРНИХ ГРУП ОДНОВІКОВИХ ЖАБ

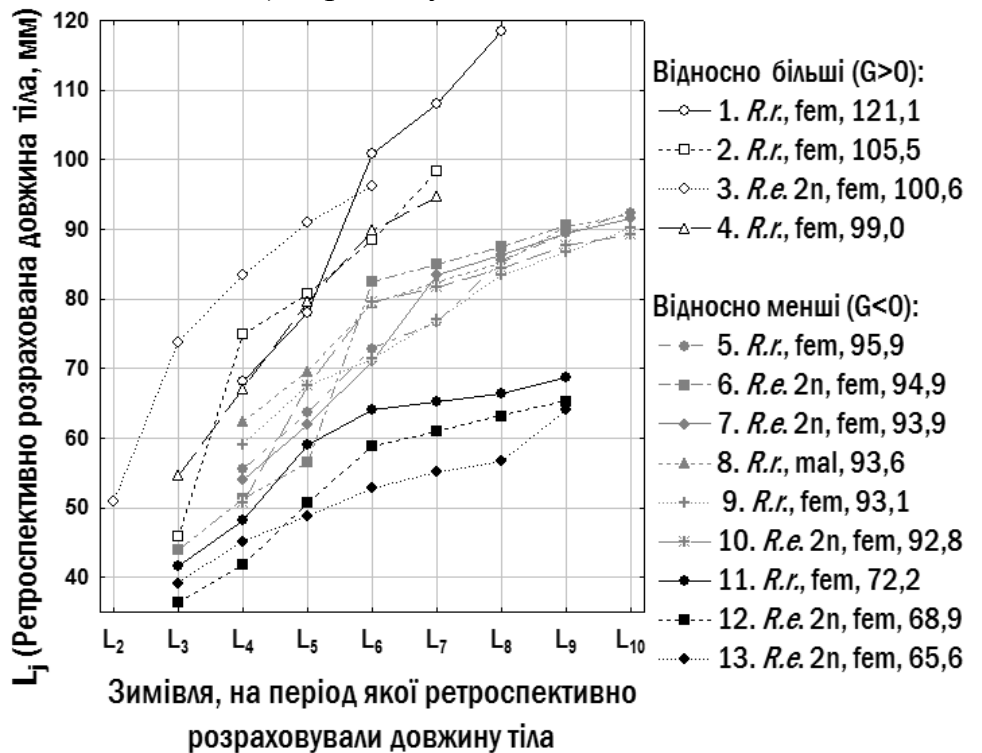
Індивідуальні криві зростання представників *Pelophylax esculentus complex*. Завдяки ретроспективному визначенню розмірів особин під час зимівель, яким відповідають лінії склеювання у кістці, можна встановити динаміку зростання окремих особин. На рис. 5 це показано для тих особин, для яких можливо встановити динаміку розмірів протягом найтривалішого проміжку часу.

Індивідуальні динаміки річних приростів представників *Pelophylax esculentus complex*. Іншим способом аналізу динаміки зростання є розрахунок відносних приростів у залежності від віку. Такий спосіб представлення результатів демонструє нерівномірність зростання досліджуваних особин.

Порівняння зелених жаб різних розмірних груп за їх приростами на 3-му і 4-му році життя і за тривалістю життя. Жаби, що на 3-му та 4-му році життя

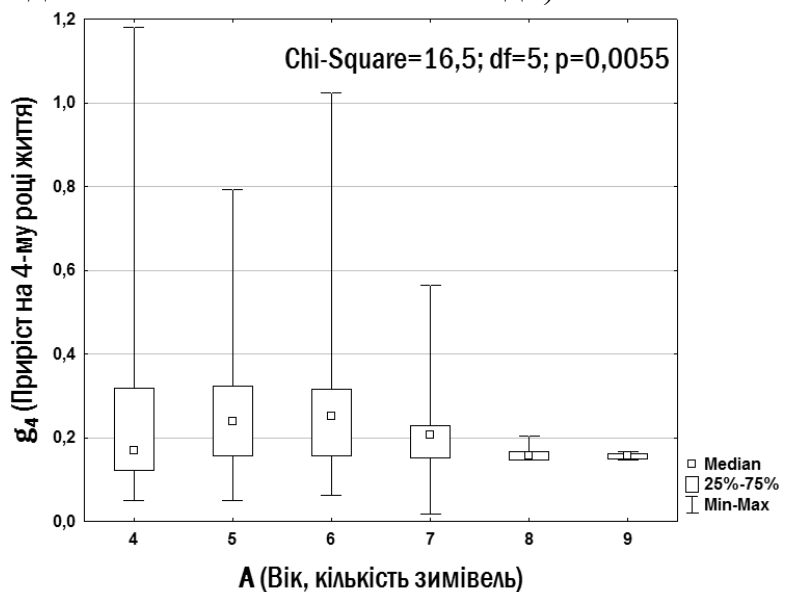
зростали швидко, сягали на час дослідження значно меншого віку, ніж ті, що зростали повільно (рис. 6). Серед особин старше 6 років вік відносно менших значно ($p = 0,045$ при порівнянні за Маном-Уїтні) перевищує вік відносно більших.

Рис. 5. Приклади динаміки зміни довжини тіла окремими представниками *Pelophylax esculentus* complex. Для кожної особини вказана її форма, стать і довжина тіла (у мм)



Фактори, що впливають на розмір річних приростів представників *Pelophylax esculentus* complex. Показано, що за допомогою дисперсійного аналізу можна визначати внесок окремих факторів у значення річних приростів. Окрім того, аналізуючи прирости порівняних особин, можна зареєструвати відмінності між різними календарними роками (вірогідно пов'язані зі впливом погоди).

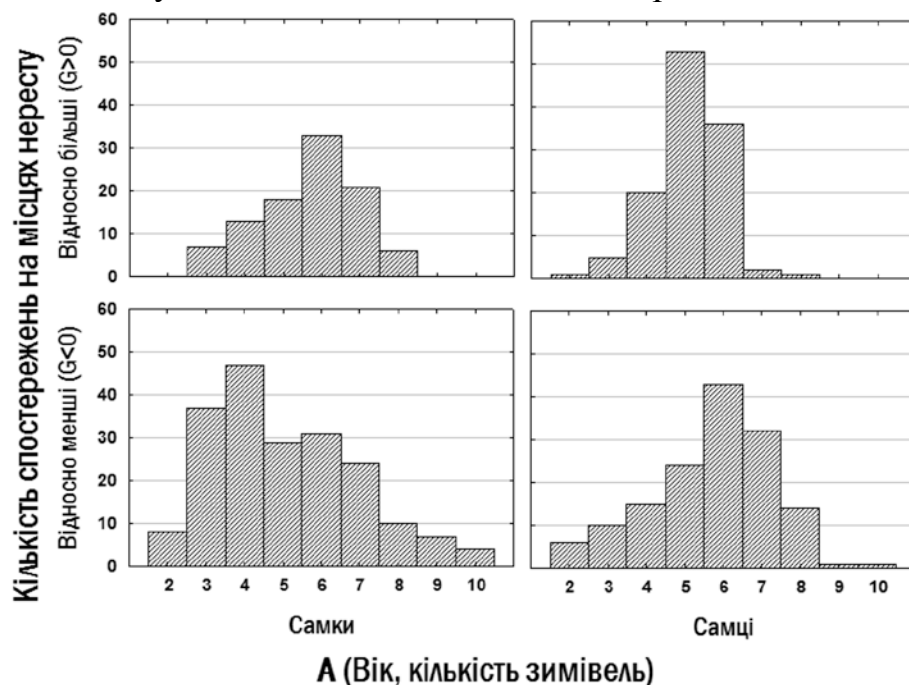
Рис. 6. Прирости 4-го року життя, характерні для *P. ridibundus* і *P. esculentus*, що дожили до різного віку



Порівняння зелених жаб різних розмірних груп за віком, у якому вони починають брати участь у розмноженні. Для встановлення строку початку участі в нересті застосовано дві групи даних. Перша – дані про динаміку приростів. Початку розмноження відповідає зниження приростів довжини тіла. Друга група

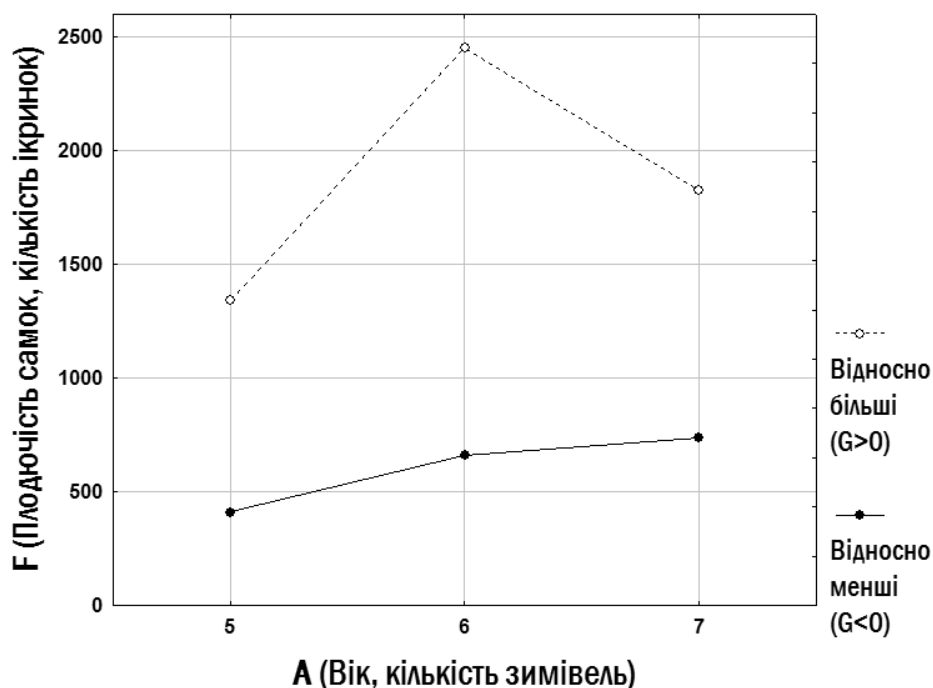
даних – зустрічальність особин різного віку на нересті (рис. 7). Висновки з цих груп даних добре узгоджуються один з одним. Відносно більші самки ($G>0$) звичайно починають нереститися з 6 років, самці – з 5. Менші ($G<0$) самки масово з'являються на нересті з 4 років, самці – з 6. Варто зазначити, що фізіологічна зрілість (в усякому разі, у самців) може досягатися раніше, ніж починається повноцінна участь у нересті; за даними О. В. Бірюк (Biriuk et al, 2015) у досліджених нами незрілих самців сперматозоїди у сім'яниках з'являються в 3-4 роки.

Рис. 7. Віковий розподіл *P. ridibundus* і *P. esculentus* у досліджуваних вибірці за статтю та приналежністю до розмірної групи



Порівняння зелених жаб різних розмірних груп за плодючістю самок. Ростовий показник (G) значно пов'язаний із плодючістю самок ($r_s = 0,34$; $p = 0,009$). І середні значення, і медіани кількості ікринок, що відкладаються, у відносно більших ($G>0$) самок у 2-3 рази вище, ніж у менших ($G<0$) самок того ж віку (рис. 8).

Рис. 8. Медіани кількості ікринок, що відкладаються самками *P. ridibundus* і *P. esculentus* двох розмірних груп



ВНУТРІШНЬОПУЛЯЦІЙНІ ОНТОГЕНЕТИЧНІ СТРАТЕГІЇ ЗЕЛЕНИХ ЖАБ ТА ЇХ ЗНАЧЕННЯ В ПІДТРИМЦІ СТІЙКОСТІ ГЕМІКЛОНАЛЬНИХ ПОПУЛЯЦІЙНИХ СИСТЕМ *PELOPHYLAX ESCULENTUS COMPLEX*

Концепція внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій (ВОС). Ми встановили, що жаби двох виділених нами груп відрізняються за синдромом (пов'язаним комплексом) ознак, що відбиває специфіку їх адаптації до середовища. Ці синдроми розглядаються нами як прояви певних адаптивних стратегій.

Ми пропонуємо такий підхід (Шабанов и др., 2014). Стратегія (у біології) – ієрархія пріоритетів, що виявляються в комплексі адаптацій організму (екологічна стратегія), його розвитку (онтогенетична стратегія) або поведінці (стратегія поведінки, етологічна стратегія). Стратегія може бути жорсткою (що реалізується в будь-яких умовах) або гнучкою (залежною від середовища і стану організму). Внутрішньопопуляційна стратегія – один із дискретних або об'єднаних в континуум варіантів реалізації видоспецифічної стратегії, що зустрічаються у представників однієї популяції або ГПС.

Внутрішньопопуляційні онтогенетичні стратегії, що пов'язані з розмірними групами одновікових представників *Pelophylax esculentus complex*. Ми розглядаємо представників двох виділених нами груп особин як таких, що реалізують внутрішньопопуляційні онтогенетичні стратегії (ВОС) великорозмірності та малорозмірності, характеристику яких надано в табл. 2.

Таблиця 2. Порівняння внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій (ВОС) великорозмірності та малорозмірності

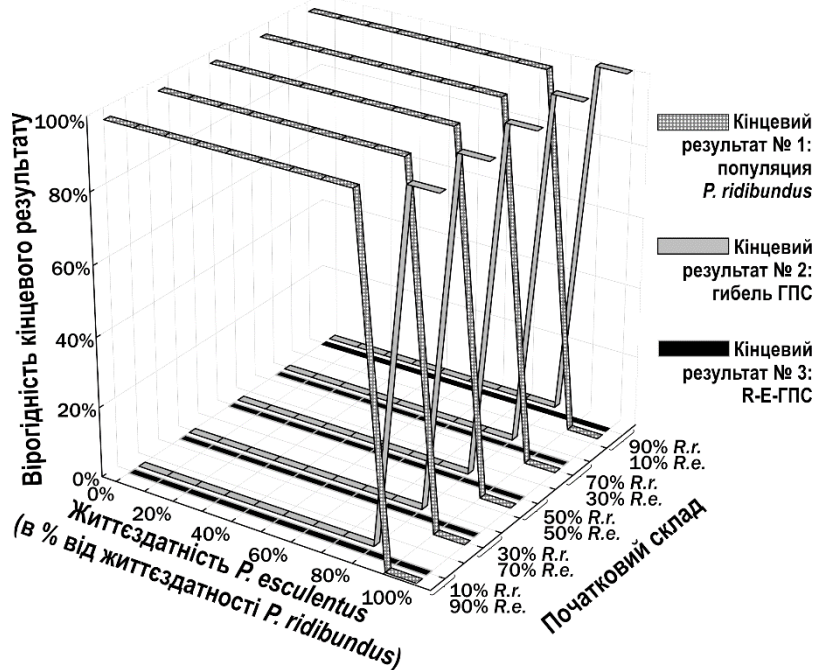
Характеристики	Великорозмірність (oversized); $G > 0$		Малорозмірність (undersized); $G < 0$	
	Самки	Самці	Самки	Самці
Розміри	Відносно більші: $^bL = 32,5 + 8,3 \times A$		Відносно менші: $^lL = 9,7 + 8,3 \times A$	
Швидкість росту в 3–4 роки	Відносно висока: $^bg^{med}_3 = 0,450$; $^bg^{med}_4 = 0,288$		Відносно низька: $^lg^{med}_3 = 0,170$; $^lg^{med}_4 = 0,176$	
Початок участі у нересті	Відносно пізній: з 6 років	Відносно ранній: з 5 років	Відносно ранній: з 4 років	Відносно пізній: з 6 років
Тривалість життя	Відносно низька: до 8 років		Відносно висока: до 10 років	
Плодючість самок	Відносно висока: $F = 179 + 316 \times A$	–	Відносно низька: $F = -1325 + 335 \times A$	–
Кількість сезонів розмноження	Особливо мала: до 3 років	Відносно мала: до 4 років	Особливо велика: до 7 років	Відносно велика: до 5 років

Головна різниця між ВОС, що показані в табл. 2, полягає в тому, що вони оптимізовані на максимізацію плодючості при різній вірогідній кількості сезонів розмноження протягом життя.

Значення різноманіття внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій для стійкості ГПС *Pelophylax esculentus complex*. У Сіверсько-Донецькому центрі

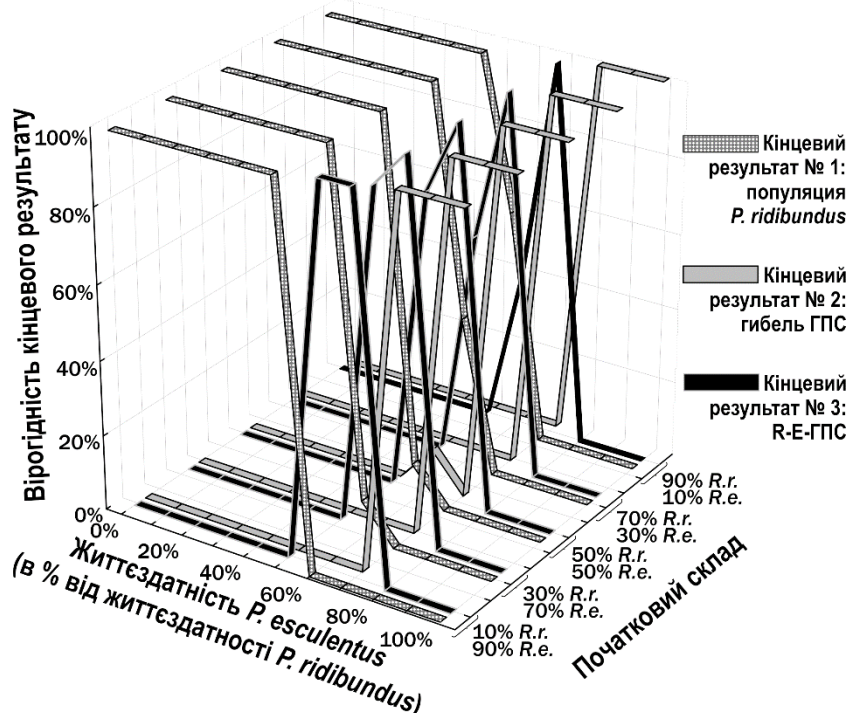
різноманіття зелених жаб (насамперед у водозбірних басейнах р. Мжа та р. Уди) є поширеними R-E-ГПС, що складаються з *P. ridibundus* і диплоїдних *P. esculentus*. За допомогою імітаційної моделі ми досліджували стійкість таких систем. Трансформації таких ГПС можуть призвести до одного з трьох результатів: стійкого існування R-E-ГПС; зникнення *P. esculentus* і перетворення ГПС у популяцію *P. ridibundus*; зникнення *P. ridibundus* і загибель ГПС. У тому разі, якщо *P. ridibundus* і *P. esculentus* мали однакові ВОС і відрізнялися лише за життєздатністю (вірогідністю загибелі), стійке існування R-E-ГПС, згідно з результатами моделювання, виявляється неможливим (рис. 9).

Рис. 9. Результати імітаційного моделювання трансформацій R-E-ГПС при припущенні, що *P. ridibundus* і *P. esculentus* відрізняються тільки за ймовірністю їх загибелі (життєздатністю). Усі імітації закінчуються або зникненням *P. esculentus* і перетворенням ГПС у популяцію *P. ridibundus*, або зникненням *P. ridibundus* і загибеллю ГПС



Якщо *P. ridibundus* і *P. esculentus* реалізували різні ВОС, виникає зона певного співвідношення їхніх життєздатностей, у якій існування R-E-ГПС є стійким (рис. 10).

Рис. 10. Результати імітаційного моделювання трансформацій R-E-ГПС при припущенні, що *P. ridibundus* і *P. esculentus* відрізняються за їхніми ВОС. У тому разі, якщо життєздатність *P. esculentus* складає 70-80% від такої *P. ridibundus*, при застосованих у моделі умовах існування R-E-ГПС виявляється стійким



Ми висуваємо гіпотезу, згідно з якою поширення R-E-ГПС пов'язане з тим, що різниця ВОС форм зелених жаб у їх складі запобігає конкурентному виключенню цих форм і сприяє стійкому існуванню таких систем.

ПІДСУМКИ. ПЕРСПЕКТИВНІ НАПРЯМКИ ПОДАЛЬШИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

Отримані в роботі результати роблять актуальними кілька напрямів подальших досліджень, що пов'язані з визначенням спадкової та середовищної компонент, які зумовлюють ВОС, можливістю перемикання стратегій, поширенням подібних явищ, значенням різниці ВОС для співіснування конкуруючих видів тощо.

ВИСНОВКИ

1. Порівняння скелетохронологічних даних, отриманих при вивченні різновікових амфібій з одного або близьких місць існування, дозволяє висунути обґрунтовані припущення про кількість періостальних ліній склеювання, як збережених в кістці кожної особини, так і зруйнованих у ході розширення ендостальної частини кістки. Це припущення дозволяє визначити вік кожної особини. За відносними розмірами періостальних ліній склеювання і спостережуваними розмірами особини можна встановити динаміку її зростання, відбиту в збереженій частині періостальної кістки. Ці дані можуть бути використані для кількісної оцінки найважливіших популяційно-біологічних характеристик. У результаті скелетохронологічного дослідження представників *Pelophylax esculentus* complex з Сіверсько-Донецького центру різноманіття зелених жаб вдалося визначити їх максимальну тривалість життя (до 10 років), динаміку зростання, вікові розподіли особин у складі нерестового стада й інші характеристики.

2. Міжвидові гібриди зелених жаб, для позначення яких використовується ім'я, аналогічне видовому, *Pelophylax esculentus*, мають тривалість життя і темпи зростання близькі до таких одного з батьківських видів, *Pelophylax ridibundus*. Як диплоїдні, так і триплоїдні представники *Pelophylax esculentus* мають значно більші розміри, ніж одновікові їм представники *Pelophylax ridibundus*. Другий батьківський вид, *Pelophylax lessonae*, характеризується істотно меншими темпами зростання і меншою тривалістю життя.

3. Вік-розмірне різноманіття представників *Pelophylax esculentus* complex з однієї або близьких ГПС може бути описано за допомогою моделі, яка передбачає дві лінії регресії: для відносно менших і для відносно більших особин, що мають однаковий вік. Такий опис дає можливість виділити групи особин, що відрізняються за популяційно-біологічними особливостями, які відбивають особливості їх адаптації до середовища.

4. Відносно менші і відносно більші (в одному і тому ж віці) представники *Pelophylax esculentus* complex, що мешкають спільно, значно відрізняються за багатьма ознаками: швидкістю росту у віці 3 і 4 роки, тривалістю життя, плодючістю самок, часом початку участі в нересті представників обох статей.

5. Наявність у відносно менших і відносно більших зелених жаб одного віку характерних синдромів (комплексів пов'язаних ознак), що характеризують стратегії їх адаптації, дозволяє розглядати ці синдроми як прояви внутрішньопопуляційних

онтогенетичних стратегій (ВОС) великорозмірності та малорозмірності. Великорозмірність характеризується високою швидкістю росту, пізнім початком участі у нересті самок і раннім – самців, низькою тривалістю життя, високою плодючістю самок і меншою кількістю сезонів розмноження, у яких бере участь особина. Малорозмірність характеризується низькою швидкістю росту, раннім початком участі у нересті самок і пізнім – самців, високою тривалістю життя, низькою плодючістю самок і підвищеною кількістю сезонів розмноження, у яких бере участь особина.

6. Відмінності онтогенетичних стратегій конкуруючих одна з одною форм зелених жаб можуть сприяти їх сталому співіснуванню в одній геміклональній популяційній системі. Висунуто гіпотезу, згідно з якою це явище робить внесок у стабільність R-E-ГПС, широко поширених в Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття *Pelophylax esculentus* complex.

ПОДЯКИ

Автор виконувала роботу у співпраці з багатьма колегами: О. В. Кошуновим, М. О. Кравченко, Г. О. Мазепою, О. В. Бірюк (Михайловою), Е. В. Мелешко, А. А. Бондарєвою, Т. С. Фоменко, М. В. Строїловим, С. М. Литвинчуком, Л. Я. Боркіним, Г. А. Ладою, Ю. М. Розановим, М. В. Володимировою, Г. М. Жолткевичем, А. О. Леоновим та іншими. Автор висловлює глибоку вдячність науковому керівникові роботи Д. А. Шабанову, який зацікавив її вивченням зелених жаб в 2007 році і з того часу підтримує та спрямовує дослідження. Усім названим і неназваним колегам автор висловлює свою щирю і глибоку подяку.

ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в журналах, включених у міжнародні наукометричні бази

1. Усова Е. Е., Кравченко М. А., Шабанов Д. А. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии у зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) / Е. Е. Усова, М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2015. – Вип. 25. – С. 223–238. (Дисертант отримала скелетохронологічні дані та визначала плодючість жаб; брала участь у статистичній обробці даних, експериментах з моделлю та інтерпретації результатів, написала текст роботи).

2. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии скороспелости и тугорослости: определение на примере бесхвостых амфибий / Шабанов Д. А., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мелешко Е. В., Шабанова А. В., Усова Е. Е. // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип. 22, № 1126. – С. 115–124. (Дисертант отримала емпіричні дані, на підставі яких було висунуто концепцію, запропоновану в роботі; спільно з співавторами інтерпретувала результати і брала участь у написанні роботи).

3. Усова Е. Е. Возраст и скорость роста зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Нижнего Добрицкого пруда (Змиевской район Харьковской области / Е. Е. Усова // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2014 – Вип. 20, № 1100. – С. 204–212.

4. Усова Е. Е. Определение естественной смертности половозрелых зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с использованием скелетохронологии / Е. Е. Усова // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – Вип. 12 (№ 920). – С. 104–110.

Статті в профільних журналах згідно зі списком МОН України

5. Усова О. Є. Скелетохронологічне вивчення росту зелених жаб зі ставків Національного природного парку «Гомільшанські ліси» та його околиць / О. Є. Усова // Біологія та валеологія. – 2014. – Вип. 16. – С. 51–61.

6. Михайлова О. В., Усова О. Є., Шабанов Д. А. Як оцінити популяційний вантаж, що пов'язаний з геміклональною гібридизацією в популяційних системах *Pelophylax esculentus* complex? / О. В. Михайлова, О. Є. Усова, Д. А. Шабанов // Біологія та валеологія. – Вип. 13. – Харків: ХДПУ, 2011. – С. 44–50. (Дисертант отримала скелетохронологічні дані, спільно з співавторами інтерпретувала результати і брала участь у написанні роботи).

7. Усова О. Є. Визначення демографічних параметрів зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex, Amphibia, Ranidae) для математичного моделювання їх популяційних систем / О. Є. Усова, М. О. Кравченко // Біологія та валеологія. – 2010. – Вип. 12. – С. 67–74. (Дисертант отримала скелетохронологічні дані, спільно з співавтором інтерпретувала результати і брала участь у написанні роботи).

Статті в профільних журналах інших країн

8. Sustainable coexistence of the parental species and hemiclinal interspecific hybrids is provided by the variety of ontogenetic strategies / Shabanov D., Usova O., Kravchenko M., Biriuk O., Leonov A., Korshunov O., Mair Q., Meleshko O., Newman J., Vladymyrova M., Zholtkevych G. // Herpetological Facts Journal. – 2015. – 2. – P. 35–43. (Дисертант отримала скелетохронологічні дані та результати визначення плодючості; брала участь у експериментах з моделлю, спільно з співавторами інтерпретувала результати й брала участь у написанні тексту роботи).

Тези

9. Composition and characteristic of subadult water frogs sample (*Pelophylax esculentus* complex) / O. Biriuk, O. Usova, O. Meleshko, D. Shabanov // Book of abstracts of the 3rd International workshop–conference: Research and conservation of European herpetofauna and its environment: *Bombina bombina*, *Emys orbicularis*, and *Coronella austriaca*. – Daugavpils University, 24-25.09.2015. – Daugavpils, Latvia. – P. 8.

10. Sustainable coexistence of the parental species and hemiclinal interspecific hybrids is provided by the variety of ontogenetic strategies: simulation HPS *Pelophylax esculentus* complex preliminary results / Shabanov D., Usova O., Kravchenko M., Leonov A., Korshunov O., Mair Q., Meleshko O., Newman J., Vladymyrova M., Zholtkevych G. // Book of abstr. of the 3rd Intern. workshop–conf.: Research & conservation of European herpetofauna and its environment: *Bombina bombina*, *Emys orbicularis*, and *Coronella austriaca*. – Daugavpils University. – Daugavpils, Latvia. – P. 37.

11. Усова Е. Е. Возрастная структура представителей гибридогенного комплекса зеленых лягушек в Харьковской области / Е. Е. Усова // Видовые популяции и

сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Мат. XI Межд. науч.-практ. экол. конф. – Белгород, 2010. – С. 131.

12. Усова Е. Е. Скелетохронологическое изучение продолжительности жизни и динамики роста представителей *Pelophylax esculentus* complex: регистрация отличий между быстрорастущими и долгоживущими лягушками / Е. Е. Усова // Биоразнообразие и устойчивое развитие. Тезисы Междунар. научно-практ. конф. – Симферополь: КНЦ, 2010. – С. 121–124.

13. Усова Е. Е. Об оптимизации методики ретроспективной оценки динамики размеров тела представителей *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) при помощи скелетохронологии / Е. Е. Усова, Д. А. Шабанов // Zoocenosis-2009. – Дніпропетровськ, ДНУ, 2009. – С. 278–280.

14. Усова Е. Е. Скелетохронологическое определение возраста представителей зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из Харьковской области / Е. Е. Усова // «Биология: от молекулы до биосферы». Мат. III Междунар. конференции молодых ученых (г. Харьков, Украина). – Х.: СПД ФО Михайлов Г. Г., 2008. – С. 396-397.

АНОТАЦІЯ

Усова О. Є. Екологічне значення внутрішньопопуляційного різноманіття онтогенетичних стратегій на прикладі гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара. – Дніпропетровськ, 2016.

За допомогою скелетохронології визначено вік і динаміку зростання 612 особин зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) з Харківської області; для 59 самок з їх числа встановлена плодючість. *P. esculentus* близькі за тривалістю життя і темпами зростання до *P. ridibundus*. І диплоїдні, і триплоїдні *P. esculentus* мають значно більші розміри, ніж *P. ridibundus* того ж віку. *P. lessonae* характеризується більш повільним зростанням і меншою тривалістю життя.

Вік-розмірне різноманіття зелених жаб описано за допомогою двох ліній регресії: для відносно більших і для відносно менших (в одному і тому ж віці) особин. Представники цих двох розмірних груп значно відрізняються за багатьма ознаками: швидкістю росту у віці 3 і 4 роки, тривалістю життя, плодючістю самок, часом початку участі в нересті. Ці особливості формують синдром, що характеризує особливості адаптивної стратегії двох порівнюваних груп жаб. Зареєстровані синдроми розглядаються як прояви внутрішньопопуляційних онтогенетичних стратегій (ВОС) великорозмірності та малорозмірності. ВОС великорозмірності/малорозмірності характеризується високою/низькою швидкістю росту, пізнім/раннім початком участі у нересті самок і раннім/пізнім – самців, низькою/високою тривалістю життя, високою/низькою плодючістю самок і меншою/більшою кількістю сезонів розмноження, у яких бере участь особина.

Відмінності ВОС форм зелених жаб, що конкурують одна з одною, можуть сприяти їх сталому співіснуванню в одній геміклональній популяційній системі. Висунуто гіпотезу, згідно з якою це явище забезпечує стійкість R-E-ГПС Сіверсько-Донецького центру різноманіття *Pelophylax esculentus* complex.

Ключові слова: *Pelophylax esculentus* complex, *P. ridibundus*, *P. lessonae*, геміклональні популяційні системи, тривалість життя, плодючість, стратегії.

АННОТАЦИЯ

Усова Е. Е. Экологическое значение внутрипопуляционного разнообразия онтогенетических стратегий на примере гибридогенного комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) – На правах рукописи.

Диссертация на соискание научной степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.16 – экология. – Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара. – Днепропетровск, 2016.

При помощи скелетохронологии определен возраст и динамика роста 612 особей зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) из Харьковской области; для 59 самок из их числа установлена плодовитость. *P. esculentus* близки по продолжительности жизни и темпам роста к *P. ridibundus*. И диплоидные, и триплоидные *P. esculentus* значимо крупнее, чем *P. ridibundus* того же возраста. *P. lessonae* характеризуется более медленным ростом и меньшей продолжительностью жизни.

Возраст-размерное разнообразие зеленых лягушек описано с помощью двух линий регрессии: для относительно бóльших и для относительно меньших (в одном и том же возрасте) особей. Представители этих двух размерных групп значимо отличаются по многим признакам: скорости роста в возрасте 3 и 4 года, продолжительности жизни, плодовитости самок, времени начала участия в нересте. Эти особенности формируют синдром, характеризующий особенности адаптивной стратегии двух сравниваемых групп лягушек. Зарегистрированные синдромы рассматриваются как проявления внутрипопуляционных онтогенетических стратегий (ВОС) крупноразмерности и малоразмерности. ВОС крупноразмерности/малоразмерности характеризуется высокой/низкой скоростью роста, поздним/ранним началом участия в нересте самок и ранним/поздним – самцов, низкой/высокой продолжительностью жизни, высокой/низкой плодовитостью самок и меньшим/большим количеством сезонов размножения, в которых принимает участие особь.

Различия ВОС конкурирующих друг с другом форм зеленых лягушек могут способствовать их устойчивому сосуществованию в одной геміклональной популяционной системе. Выдвинута гипотеза, согласно которой это явление обеспечивает устойчивость R-E-ГПС, широко распространенных в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex.

Ключевые слова: *Pelophylax esculentus* complex, *P. ridibundus*, *P. lessonae*, *P. esculentus*, геміклональные популяционные системы, продолжительность жизни, плодовитость, стратегии.

ANNOTATION

Usova O.E. The ecological significance of intrapopulation diversity of ontogenetic strategies on the example of hybridogenic complex of water frogs (*Pelophylax esculentus* complex) – The Rights of the manuscript.

The dissertation for obtaining the scientific degree of Candidate of Biological Sciences by the specialty Ecology – 03.00.16. – Oles Honchar Dnipropetrovsk national university. – Dnipropetrovsk, 2016.

612 representatives of water frogs (*Pelophylax esculentus* complex) from Seversko-Donetskiy center of their diversity (Kharkivska oblast) and from neighboring territories, which belong to the Dnipro catch basin, have been studied using skeletochronology. The sample included *P. ridibundus*, *P. lessonae* as well as diploid and triploid *P. esculentus*. Beside skeletochronological study, fecundity of 59 females was estimated.

Maximal lifespan (10 years), growth rates and other characteristics were determined for water frogs from Seversko-Donetskiy center of their diversity. *Pelophylax esculentus* have lifespan and growth rates similar to those in *Pelophylax ridibundus*. At the same time, both diploid and triploid *Pelophylax esculentus* representatives have significantly larger sizes than *Pelophylax ridibundus* representatives of the same age. The second parental species, *Pelophylax lessonae*, has significantly smaller sizes and lower lifespan.

Age-size diversity of the *Pelophylax esculentus* complex representatives in one or close population systems can be described using the model, which provides two regression lines: for relatively smaller and bigger individuals of the same age. Cohabiting relatively smaller and relatively bigger (of the same age) representatives of the *Pelophylax esculentus* complex differ significantly in many traits: growth rates in 3- and 4-year age, lifespan, females fecundity, age of the first participation in spawning. Relatively smaller and relatively bigger water frogs of the same age have specific syndromes (complexes of related traits), which characterize strategies of their adaptation. This fact allows consideration of these syndromes as manifestation of intrapopulation ontogenetic strategies (IOS) of oversize and undersize. IOS of oversize is characterized by relatively high growth rate, low life expectancy, high fecundity of females and relatively small number of breeding seasons in which the individual takes part. Participation in spawning begins late in females and early in males. IOS of undersize is characterized by relatively low growth rate, high lifespan, low fecundity of females and relatively large number of breeding seasons in which the individual takes part. Participation in spawning begins early in females and late in males. The probable reason of differences in registered IOS is optimization of individual's fecundity at various probable number of breeding seasons during it's lifetime. Differences in ontogenetic strategies between competing forms of water frogs can promote their sustainable coexistence in one hemiclonal population system. It is hypothesized that this condition contributes to the stability of the R-E-HPS, which are widely distributed in the Seversko-Donetskiy center of the *Pelophylax esculentus* complex diversity.

Key words: *Pelophylax esculentus* complex, *P. ridibundus*, *P. lessonae*, *P. esculentus*, hemiclonal population systems, lifespan, fecundity, strategies.

Підписано до друку 28.04.2016 р. Формат 60×90 ¹/₁₆.

Папір офсетний. Друк цифровий.

Умовн. друк. арк. 1,25. Наклад 100 примірників.

Надруковано у друкарні ФОП Гриценко Н.О.

Свідоцтво №185693 від 11 березня 2013 р.

М. Харків, пр. Науки, 9. Заказ № 119