

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ УКРАИНЫ
ХАРЬКОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. Н. КАРАЗИНА

На правах рукописи

УСОВА ЕЛЕНА ЕВГЕНЬЕВНА

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

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ
НА ПРИМЕРЕ ГИБРИДОГЕННОГО КОМПЛЕКСА
ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX)

03.00.16 — ЭКОЛОГИЯ

ДИССЕРТАЦИЯ НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
КАНДИДАТА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ
ДОКТОР БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК,
ДОЦЕНТ ШАБАНОВ Д. А.

ХАРЬКОВ, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

СОДЕРЖАНИЕ	2
ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И ВАЖНЕЙШИХ ПОНЯТИЙ	6
ВВЕДЕНИЕ.....	10
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ	16
1.1. <i>Pelophylax esculentus</i> complex и смена парадигм в его изучении	16
1.2. Таксономическая парадигма изучения зеленых лягушек и их исследование на территории Левобережной Лесостепи.....	18
1.3. Молекулярно-генетическая парадигма изучения зеленых лягушек: открытие и описание Северско-Донецкого центра разнообразия <i>Pelophylax esculentus</i> complex	22
1.4. Системная парадигма исследования гемиклональных популяционных систем <i>Pelophylax esculentus</i> complex и проблема их устойчивости.....	26
1.5. Скелетохронологическое изучение возраста и скорости роста пойкилотермных позвоночных	30
1.6. Краткая история изучения видовых и внутривидовых стратегий в биологии	32
1.7. Краткие результаты главы 1	37
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ЕГО ИССЛЕДОВАНИЯ.....	39
2.1. Объем и происхождение исследованного в ходе работы материала.....	39
2.2. Определение представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex.....	40
2.3. Определение плодовитости самок.....	42

2.4. Получение скелетохронологических препаратов	42
2.5. Интерпретация скелетохронологических препаратов	44
2.6. Методы имитационного моделирования	49
ГЛАВА 3. СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА И РЕТРОСПЕКТИВНОЕ ВЫЧИСЛЕНИЕ ДИНАМИКИ РОСТА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>PELOPHYLAX ESCULENTUS</i> COMPLEX	52
3.1. Выбор мер линий склеивания, используемых в дальнейших исследованиях.....	52
3.2. Определение количества резорбированных линий склеивания в периостальной кости.....	55
3.3. Ретроспективное вычисление динамики роста по скелетохронологическим данным	62
3.4. Краткие результаты главы 3	64
ГЛАВА 4. ВОЗРАСТНЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРА ОТ ВОЗРАСТА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>PELOPHYLAX ESCULENTUS</i> COMPLEX.....	66
4.1. Сравнение возрастных распределений групп зеленых лягушек, отличающихся по их форме и полу	66
4.2. Значимость отличий возрастных распределений групп зеленых лягушек, отличающихся по их форме и полу	71
4.3. Возрастные распределения самок и самцов объединенной группы <i>P. ridibundus</i> и <i>P. esculentus</i>	75
4.4. Зависимость длины тела <i>P. ridibundus</i> и <i>P. esculentus</i> от возраста, формы лягушек и их пола	77
4.5. Факторы, влияющие на размер <i>P. ridibundus</i> и диплоидных <i>P. esculentus</i> в широком диапазоне возрастов	81
4.6. Краткие результаты главы 4	83

ГЛАВА 5. РАЗНООБРАЗИЕ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>PELOPHYLAX ESCULENTUS</i> COMPLEX ПО ИХ РАЗМЕРАМ	85
5.1. Возраст-размерные распределения различных представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex	85
5.2. Описание эмпирических возраст-размерных распределений при помощи линейной и квадратичной моделей	87
5.3. Сравнение моделей для описания эмпирического возраст-размерного разнообразия зеленых лягушек	91
5.4. Выбор оптимальной модели для описания возраст-размерного разнообразия зеленых лягушек.....	97
5.5. Вычисление ростового показателя (G): меры, определяющей положение особи относительно линий регрессии для относительно меньших и относительно бóльших особей	102
5.6. Определение факторов, влияющих на ростовой показатель лягушек, с помощью дисперсионного анализа	104
5.7. Краткие результаты главы 5	110
ГЛАВА 6. ПОПУЛЯЦИОННОБИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ РАЗМЕРНЫХ ГРУПП ОДНОВОЗРАСТНЫХ ЛЯГУШЕК.....	112
6.1. Индивидуальные кривые роста представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex.....	112
6.2. Индивидуальные динамики годовых приростов представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex.....	115
6.3. Сравнение зеленых лягушек разных размерных групп по их приростам на 3-м и 4-м году жизни и по продолжительности жизни.....	121
6.4. Факторы, влияющие на величину годовых приростов представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex.....	125
6.5. Сравнение зеленых лягушек разных размерных групп по возрасту, в котором они начинают участвовать в размножении	127

6.6. Сравнение зеленых лягушек разных размерных групп по плодовитости самок	131
6.7. Краткие результаты главы 6	135
ГЛАВА 7. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПОДДЕРЖАНИИ УСТОЙЧИВОСТИ ГЕМИКЛОНАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ <i>PELOPHYLAX ESCULENTUS</i> COMPLEX.....	136
7.1. Концепция внутрипопуляционных онтогенетических стратегий (ВОС)	136
7.2. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии, связанные с размерными группами одновозрастных представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex	139
7.3. Значение разнообразия внутрипопуляционных онтогенетических стратегий для устойчивости ГПС <i>Pelophylax esculentus</i> complex.....	141
7.4. Краткие результаты главы 7	145
ЗАКЛЮЧЕНИЕ. ПЕРСПЕКТИВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	147
ВЫВОДЫ	149
БЛАГОДАРНОСТИ	152
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	153
ПРИЛОЖЕНИЕ А. Результаты скелетохронологического описания лягушек.....	184
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Места сбора выборок зеленых лягушек	212

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И ВАЖНЕЙШИХ ПОНЯТИЙ

ВОС, внутривидовая онтогенетическая стратегия	Один из дискретных или объединенных в континуум вариантов реализации видоспецифичной стратегии, встречающихся у представителей одной популяции
Гемиклональное (полуклональное) наследование	Наследование у межвидовых гибридов, при котором один из родительских геномов (клональный генотип) передается (в типичном случае) в гаметы целиком, без рекомбинации
ГПС, гемиклональная популяционная система	Совокупность совместно обитающих и размножающихся представителей различных форм гемиклональных межвидовых гибридов и особей родительских видов, в которой из поколения в поколение передаются как клональные, так и рекомбинантные геномы
Зеленые лягушки, <i>Pelophylax esculentus</i> complex	Группа европейских зеленых лягушек: прудовая лягушка, <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882), озерная лягушка <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771), а также различные формы их гибридов, съедобной лягушки, <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758), имеющих название, аналогичное видовому
Линия склеивания (в периостальной кости)	Слои в кости (видимые на срезе кости как линии), соответствующие внешней границе кости в моменты остановки роста особи во время зимовки или в иные периоды. Интенсивно связывают многие красители. Английское название — LAGs, lines of arrested growth
Периостальная (перихондральная) кость	Наружный слой костной ткани во вторичных костях позвоночных, который растет посредством разрастания наружу под периостом (надкостницей). Ее следует отличать от эндостальной кости, которая разрастается внутрь костномозговой полости

Размерные группы одновозрастных особей	Две группы особей, отличающиеся по относительным размерам в одинаковом возрасте. Отличаются по значению ростового показателя (G): у относительно меньших $G < 0$, у относительно больших — $G > 0$
Резорбция линий склеивания в периостальной кости	Полное или частичное разрушение линий склеивания в периостальной части трубчатой кости, связанное с тем, что по мере роста периостальной кости в толщину в ней расширяется костномозговая полость
Скелетохронология	Метод определения возраста и определения динамики роста на протяжении предшествовавшей части онтогенеза, основанный на анализе линий склеивания в периостальной части трубчатых костей
Стратегия	Иерархия приоритетов. В онтогенетических стратегиях эти приоритеты касаются поддержания собственного существования особи или ее размножения
Формы представителей <i>Pelophylax esculentus</i> complex	Форма, в смысле, предложенном Э. Майром (1971) — выделенная на определенных основаниях группа организмов, без каких-либо указаний на ее статус. В данной работе сравниваются 4 формы зеленых лягушек: <i>Pelophylax lessonae</i> , <i>Pelophylax ridibundus</i> , диплоиды и триплоиды <i>Pelophylax esculentus</i>
Эндостальная кость	Внутренний слой трубчатой кости, разрастающийся внутрь, в направлении костномозговой (эндостальной) полости
<i>Del</i>	Количество полностью резорбированных линий склеивания в периостальной кости
<i>E</i>	Усредненный диаметр границы между эндостальной и периостальной костью в третьей фаланге длиннейшего пальца задней конечности в месте выхода кровеносного сосуда из эндостальной полости; высчитывается как $E = (E_{min} + E_{max})/2$; измеряется в мкм
fem, ♀♀	Сокращенное обозначение самок

G , ростовой показатель	Безразмерная величина, вычисляемая по формуле $G=2 \times (L - {}^1L) / ({}^bL - {}^1L) - 1$, где L — длина тела определенной особи, 1L — ожидаемое значение длины особи данного возраста, соответствующее линии регрессии для относительно меньших особей, а bL — ожидаемое значение длины особи данного возраста, соответствующее линии регрессии для относительно больших особей
g_j	Относительный годовой прирост; $g_j = (L_j - L_{j-1}) / L_{j-1}$
juv	Сокращенное обозначение неполовозрелых особей; включает в себя особей различной степени зрелости, от метаморфов (только что прошедших метаморфоз) до субадультусов (достигших возраста, непосредственно предшествующего половой зрелости)
L	Длина тела особи в момент исследования; измеряется (в мм) от рыла до середины анального отверстия
$LAG_I, LAG_{II}, \dots, LAG_j$	Усредненный диаметр линии склеивания, образовавшейся во время первой, второй ... j -той зимовки; измеряется в мкм; определяется путем сопоставления LAG_j с определенным l_i ; если $j = i + R$, то $LAG_j = l_i$
l_i	Усредненный диаметр i -той линии склеивания (не обязательно соответствующей той же по счету зимовке) третьей фаланги длиннейшего пальца задней конечности в месте выхода кровеносного сосуда из эндостальной полости; вычисляется как $l_i = (l_{i_min} + l_{i_max}) / 2$; измеряется в мкм
L_j	Ретроспективно рассчитанная по формуле $L_i = L \times l_i / P$ длина тела особи во время j -той зимовки; измеряется в мм
mal, ♂♂	Сокращенное обозначение самцов
P	Усредненный наружный диаметр периостальной кости третьей фаланги длиннейшего пальца задней конечности в месте выхода кровеносного сосуда из эндостальной полости; вычисляется как $P = (P_{min} + P_{max}) / 2$; измеряется в мкм

<i>P.e. 2n</i>	Сокращенное обозначение диплоидов <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>P.e. 3n</i>	Сокращенное обозначение триплоидов <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>P.l.</i>	Сокращенное обозначение <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)
<i>P.r.</i>	Сокращенное обозначение <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)
<i>R</i>	Общее количество резорбированных (полностью или частично) линий склеивания в периостальной кости; $R = Rez + Del$
<i>Rez</i>	Количество частично резорбированных линий склеивания в периостальной кости, видимых на препарате

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В арсенал классических методов экологии входит сравнение адаптивных стратегий разных видов. Еще в XIX веке Герберт Спенсер утверждал, что поддержание собственного существования и продолжение себя в потомках в значительной мере являются альтернативами [68]. Через век Роберт Мак-Артур и Эдвард Уилсон развили эти представления в концепцию r- и K-стратегий [190]. Однако представления о разнообразии стратегий особей внутри одной популяции остаются недостаточно разработанными. Во многих работах отмечается разнообразие особей в популяциях с точки зрения приоритетности для них поддержания собственного существования или размножения; это разнообразие может проявляться во внутрипопуляционной изменчивости размеров, продолжительности жизни, срока созревания, плодовитости и иных параметров. Можно предположить, что такое разнообразие отражает различные адаптивные стратегии особей внутри популяции. Для проверки этого предположения следует изучить разнообразие особей внутри популяций по перечисленным признакам и определить, как связана изменчивость этих признаков. В том случае, если изменчивость скорости роста, продолжительности жизни, срока созревания и плодовитости (в расчете на один сезон размножения) окажется связанной, разные характерные сочетания этих параметров можно будет рассматривать как проявления разных адаптивных стратегий. В таком случае, следует выяснить, какое значение разнообразие адаптивных стратегий может иметь для устойчивости популяций.

Основная идея данной работы состоит в использовании методов скелетохронологии для изучения разнообразия адаптивных стратегий особей внутри популяционных систем зеленых лягушек, *Pelophylax esculentus* complex. Объект для нашего исследования представляет самостоятельный научный интерес, поскольку вследствие межвидовой гибридизации в этом комплексе возникают гемиклональные межвидовые гибриды. Такие гибриды зеленых лягушек воспроизводятся не в составе видовых популяций, а, обычно с представителями одного или обоих родительских видов, в составе ГПС, гемиклональных популяционных систем. Исследования проводились на территории Харьковской области, в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex, ГПС которого представляют исключительный интерес для изучения механизмов устойчивости биосистем [120; 123].

Связь работы с научными программами, планами, темами. Работа выполнена в соответствии с научно-исследовательскими темами кафедры зоологии и экологии животных биологического факультета Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина и Научно-исследовательского института биологии Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина

— «Неортодоксальное видообразование (гибридизация, неменделевское наследование, полиплоидия и сетчатая эволюция): изучение на примере амфибий» (№ госрегистрации 0109U007439; 2009-2010 гг.);

— «Разработка технологий получения клонального потомства позвоночных животных путем скрещивания полуклональных межвидовых гибридов (на примере зеленых лягушек)» (№ госрегистрации 0112U001026; 2012-2014 гг.).

— «Определение статуса и разработка стратегии охраны глобально редких видов животных водных и околоводных экосистем в Украине» (№ госрегистрации 0115U000488; 2015-2017 гг.).

Цель и задачи исследования. *Цель работы* — установить закономерности, проявляющиеся во внутривидовом разнообразии динамики роста и развития представителей *Pelophylax esculentus complex* Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек.

Для достижения указанной цели в работе поставлены следующие *задачи*:

— оптимизировать методику скелетохронологического определения возраста и ретроспективного вычисления динамики роста для ее применения при исследовании зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus complex*);

— определить возраст представителей *Pelophylax esculentus complex* из репрезентативной выборки, собранной в Северско-Донецком центре разнообразия зеленых лягушек;

— описать разнообразие представителей *Pelophylax esculentus complex* с точки зрения размера, достигаемого ими к определенному возрасту;

— выделить размерные группы среди одновозрастных особей; выявить особенности роста, продолжительности жизни, плодовитости и срока вступления в размножение одновозрастных представителей разных размерных групп;

— установить возможное значение внутривидового разнообразия особенностей роста и развития представителей *Pelophylax esculentus complex* для устойчивости их популяционных систем.

Объект исследования — представители *Pelophylax esculentus complex* из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек.

Предмет исследования — внутривидовое разнообразие особенностей роста и развития представителей *Pelophylax esculentus complex*.

Методы исследования:

— сбор репрезентативных выборок *Pelophylax esculentus complex* в естественных местообитаниях; получение образцов из музейных коллекций;

— экспресс-определение форм зеленых лягушек по комплексу внешних признаков; экспресс-определение ploидности по размеру эритроцитов;

генотипирование особей с использованием точных методов (проточная ДНК-цитометрия, кариоанализ);

- скелетохронологическое определение возраста и ретроспективная оценка темпов роста;

- определение плодовитости самок путем подсчета икринок в кладках;

- статистическая обработка результатов исследования (аппроксимация эмпирических распределений с помощью линий регрессии, построенных по методу наименьших квадратов, непараметрическое сравнение групп и распределений, непараметрический корреляционный анализ, дисперсионный анализ);

- имитационное моделирование.

Научная новизна полученных результатов. Результаты, отражающие научную новизну, заключаются в следующем:

впервые:

- введено понятие внутрипопуляционных онтогенетических стратегий (ВОС);

- предложено использование ростового показателя (G) – безразмерной величины, которая позволяет сравнивать динамику роста особей разного возраста;

- описаны внутрипопуляционные онтогенетические стратегии малоразмерности и крупноразмерности;

- описаны внутрипопуляционные онтогенетические стратегии представителей гибридного комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex);

- выдвинуто предположение о значении разнообразия онтогенетических стратегий в поддержании устойчивости биосистем;

получили дальнейшее развитие:

- методы скелетохронологического определения возраста и изучения скорости роста пойкилотермных позвоночных;

- концепция адаптивных стратегий в биологии;
- представления о разнообразии особей в популяциях и его проявлениях;
- представления о закономерностях конкуренции симпатричных форм;
- методы имитационного моделирования устойчивости биосистем.

Практическое значение полученных результатов. Полученные при выполнении работы результаты важны для управления состоянием естественных и искусственных популяций пойкилотермных позвоночных.

Результаты, полученные в ходе выполнения работы, отражены в методических пособиях общего курса «Экология», а также специальных курсов «Моделирование в экологии», «Биологическая статистика в зоологии и экологии», «Батрахология и герпетология», а также используются при проведении учебно-полевой практики по зоологии позвоночных на биологическом факультете ХНУ имени В. Н. Каразина.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным и оригинальным исследованием.

Ряд публикаций, отражающих рассмотренные в диссертации темы, подготовлены в составе рабочей группы популяционной экологии амфибий ХНУ имени В. Н. Каразина, которую возглавляет научный руководитель данной работы, д.б.н., профессор кафедры зоологии и экологии животных Д. А. Шабанов. При подготовке публикаций, выполненных в соавторстве с научным руководителем и другими коллегами диссертант участвовала в постановке задачи, лично отбирала материал для исследования, проводила скелетохронологические исследования, интерпретировала их результаты и совместно с соавторами участвовала в написании текста статей.

Апробация результатов диссертации. Материалы диссертации обнародованы на Международной конференции молодых ученых «Биология: от молекулы до биосферы» (Харьков, 2008); Международной конференции «Zoocenosis-2009» (Днепропетровск, 2009); V Международной конференции Украинского Герпетологического общества (с. Гайдары, Харьковская область,

2009); Международной научно-практической конференции, посвященной биоразнообразию и устойчивому развитию (Симферополь, 2010); XI Международной научно-практической экологической конференции (Белгород, Российская федерация, 2010); VI Международной конференции Украинского Герпетологического общества (Киев, 2011); V съезде Герпетологического общества имени А.М. Никольского (Минск, Республика Беларусь, 2012); VII Международной конференции Украинского Герпетологического общества (Вилково, Одесская область, 2013); Международной научной конференции, посвященной 100-летию создания Северско-Донецкой биологической станции имени профессора В. М. Арнольди (с. Гайдары, Харьковская область, 2014); Международных чтениях посвященных 120-летию со дня рождения профессора И.Б.Волчанецкого (Харьков, 2015); VIII Международной конференции Украинского Герпетологического общества (Киев, 2015).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 научных работ, в том числе 7 статей в профильных научных журналах и сборниках научных трудов, из них — 3 в изданиях, включенных в международные библиографические базы, а также 6 научных публикаций в тезисах конференций.

ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

1.1. *Pelophylax esculentus* complex и смена парадигм в его изучении

Изучение разнообразия зеленых лягушек, *Pelophylax esculentus* complex, имеет серьезную историю, не меньшую по продолжительности, чем история естественных наук: по мнению П.В. Терентьева (1962), «*batrachos*», которых упоминал Аристотель, были озерными лягушками. Историю их изучения можно было бы разделить на последовательные этапы; границам между этими этапами должны были бы соответствовать важные открытия, как, например, открытие Лешеком Бергером гибридного происхождения съедобных лягушек [140]. Однако такое разделение окажется достаточно искусственным; дело в том, что в одно и то же время происходили исследования лягушек, соответствующие как уходящему этапу их изучения, так и более новым подходам. Поэтому, характеризуя историю изучения разнообразия зеленых лягушек целесообразно объединить в группы такие исследования, которые соответствовали определенным парадигмам. В данном случае мы используем понятие парадигмы в том смысле, который ему придавал Томас Кун [50]: характерный для определенного представления об объекте изучения способ выбирать проблемы для изучения, организовывать исследования и формулировать его результаты. «Под парадигмами я подразумеваю признанные всеми научные достижения, которые в течение определенного времени дают научному сообществу модель постановки проблем и их решений» [50, с. 11].

Зеленые лягушки — животные, которые всегда были хорошо известны людям, и профанам, и специалистам. Со временем не просто накапливались

факты, полученные при изучении лягушек; не менее важным процессом была смена представлений о том, какие факты следует собирать, как их интерпретировать и что будет являться результатом исследований. Используя этот подход, мы можем выделить следующие парадигмы изучения разнообразия зеленых лягушек:

— донаучный этап: некритичный сбор разнообразных сведений — от научных до анекдотических;

— сравнительно-анатомическая и сравнительно-физиологическая парадигма: изучение зеленых лягушек как модели животного (в этой роли лягушки стали классическим объектом биологии);

— таксономическая парадигма: изучение морфологических особенностей и распространения различных форм, в трактовке этого термина, соответствующего взглядам Эрнста Майра [57]; результатом описания разнообразия является систематика этой группы;

— молекулярно-генетическая парадигма: определение генотипов разных форм с помощью тех или иных молекулярных методов; результатом является определение состава совместно обитающих форм и процессы, связанные с их гаметогенезом и размножением;

— системная парадигма: изучение состава и механизма воспроизводства популяционных систем и выяснение условий их устойчивости.

Донаучный этап изучения зеленых лягушек рассматривать мы не будем, ограничившись тем, что их упоминали многие авторы — Конрад Геснер, Антони ван Левенгук, Джон Рей и другие выдающиеся биологи [100]. Научный этап изучения можно отсчитывать с работы Карла Линнея. Естественно, помимо изучения разнообразия, различные ученые рассматривали и иные связанные с ними аспекты. К примеру, Ян Сваммердам (умерший в 1680 г) в книге «Библия природы», вышедшей в 1737–1738 гг., рассматривал анатомию лягушек и их индивидуальное развитие, включая стадию головастика [56]. Основатель электрофизиологии

Луиджи Гальвани, открывший в 1786 году «животное электричество» [31] сделал свое открытие, используя задние конечности зеленой лягушки, но, естественно, его интересовало не разнообразие лягушек, а связь электрических явлений и процессов, происходящих в живых организмах. Эта работа была одной из первых, выполненных в сравнительно-физиологической парадигме. К XIX веку лягушки стали типичным объектом сравнительной физиологии. Именно поэтому студент-нигилист Базаров в романе И.С. Тургенева «Отцы и дети» резал (неизвестно, для какой цели) лягушек.

1.2. Таксономическая парадигма изучения зеленых лягушек и их исследование на территории Левобережной Лесостепи

Как известно, принципы, используемые в современной систематике животных, были заложены Карлом Линнеем. Следует отметить, что Линней не смог уловить особенности амфибий и рептилий, и многие из описанных им родов включали очень разных животных. К примеру, он отнес всех бесхвостых амфибий к роду *Rana* — Лягушка. Тем не менее, первый представитель зеленых лягушек, Съедобная лягушка, *Rana esculenta*, был описан уже Линнеем.

До сих пор продолжаются споры о таксономической принадлежности линнеевского экземпляра; некоторые авторы считают, что он является прудовой лягушкой, представителем одного из родительских видов [227]. Мы придерживаемся точки зрения, подкрепленной авторитетом нескольких специалистов, работавших с этим экземпляром: он относится именно к гибридам [120].

Следующими шагами было описание озерной лягушки *Rana ridibunda* Петром Симоном Палласом [198] и прудовой лягушки *Rana lessonae* Лоренцо Камерано [153].

Карл Линней [189] включал в род *Rana* всех бесхвостых амфибий; Йозеф Лауренти [188] оставил в его составе только настоящих лягушек. Леопольд Фицинжер предложил выделить зеленых лягушек в отдельный род *Pelophylax*, название которого говорило об их любви к лужам [172]. Это предложение не было принято до тех пор, пока американский коллектив авторов под руководством Даррела Фроста не придал группе зеленых лягушек статус рода на основании генетических данных [226]. В настоящее время международная база данных о разнообразии амфибий, поддерживаемая коллективом под руководством Даррела Фроста [133] выделяет 21 вид рода *Pelophylax*, не считая гибридогенных форм наподобие *Pelophylax esculentus*.

Изучение зеленых лягушек на территории Харьковской области имеет достаточно давнюю историю. Поскольку еще в начале XIX века в Харькове был создан университет, с этим городом оказалась связана история работы многих натуралистов и зоологов.

Первые сведения о зеленых лягушках на территории Харьковской области привел А. В. Чернай [114] в работе, посвященной фауне Харьковской губернии. Естественно, что таксономические представления о статусе описанных им лягушек не соответствовали современным; он использовал название *Rana viridis*, ставшее сейчас невалидным (это — синоним названий всех нынешних представителей *Pelophylax esculentus* complex, которых в то время не умели различать). Однако со временем для обозначения зеленых лягушек на интересующей нас территории стали использоваться более современные названия. Так, Н. Н. Сомов [93] указывает для Харьковской области *Rana esculenta*.

В 1903 году профессором Харьковского университета становится известный зоолог, ранее работавший в Петербурге, — А. М. Никольский. Именно здесь написаны его классические монографии, определившие представления о составе фауны Российской империи, Советского Союза и сопредельных территорий, как, например, изданная в Петербурге работа, посвященная земноводным [75]. Надо подчеркнуть, что, работая в Харькове, Никольский исследовал не столько местный материал, сколько музейные сборы со всей территории Российской империи.

Работы А. М. Никольского можно считать типичными для «таксономического» периода развития герпетологии. Для этого периода характерен приоритет морфологических и зоогеографических методов описания разнообразия, преимущественная опора на музейные коллекции (т.е. работу с неживыми образцами). Основным результатом работы герпетологов «таксономического» периода было определение образцов и их описание в рамках зоологической систематики.

А. М. Никольский установил неоднородность зеленых лягушек, но, естественно, не мог предположить, что она является результатом межвидовой гибридизации. Век назад значение гибридизации недооценивалось; возможно, если бы речь шла о двух хорошо различимых видах, а также о возникающих в местах их совместного обитания особях с промежуточным характером диагностических признаков, герпетологи таксономического периода могли бы предположить, что речь идет о «помесях». Поскольку те зеленые лягушки, относительно которых мы знаем, что они являются межвидовыми гибридами, распространены на значительных территориях и способны существовать без одного или даже без обоих родительских видов, ожидать от исследователей, опиравшихся только на данные по внешней морфологии и распространению, распознавания их гибридной природы, было бы невозможным. Именно поэтому закономерным являет то, что Никольский выделил два подвида: *Rana esculenta esculenta* и

Rana esculenta ridibunda. Этим он определил трактовку интересующих нас форм на ближайшие полвека. Другие исследователи таксономического периода могли трактовать таксономический статус зеленых лягушек по-разному. Например, П.В. Терентьев описывал зеленых лягушек, относя их к двум разным видам [98, 99, 100].

Целый ряд работ, выполненных с использованием зеленых лягушек в Харьковской области или учитывавших эти исследования, опирался на заложенный Никольским таксономический подход отнесения межвидовых гибридов и родительских видов (по современным представлениям) к разным таксонам [62, 96, 125, 126, 127, 128 и другие работы]. К сожалению, это затрудняет современное использование результатов подобных работ [86].

Следует отметить, что разделение зеленых лягушек на два или три подвида или вида сталкивалось со значительными сложностями, ввиду различия их форм, совместно обитающих на разных территориях. Именно эта проблема подтолкнула открывателя гибридогенеза зеленых лягушек, Лешека Бергера, провести свои эксперименты по искусственной гибридизации их различных форм [140, 142, 143, 144, 148 и др. работы].

Открытие Бергера стало толчком для нового этапа изучения разнообразия зеленых лягушек. Например, в 1985 г. С.В. Таращук предложил т.н. «мультипликативный» индекс для различения разных форм зеленых лягушек [95]. Еще до выхода этой работы из печати В.И. Ведмедерей были опубликованы результаты исследования лягушек Харьковской области с использованием этого индекса [12]. Однако и эти результаты, основанные на морфологическом подходе, не привели к возможности установить состав зеленых лягушек, населяющих Харьковскую область [44]. Как выяснилось впоследствии, для надежной идентификации представителей разных форм зеленых лягушек нужны точные молекулярно-биологические методы, позволяющие определять характерные маркеры отдельных геномов.

По мнению многих полевых герпетологов, зеленые лягушки рода *Pelophylax* являются одними из самых сложных европейских амфибий в определении их точной видовой принадлежности [135, 228]. В то время как *P. lessonae* и *P. ridibundus* отчетливо отличается морфологически, гибриды имеют более или менее промежуточный вид между своими родителями. Традиционно чтобы отличить друг от друга представителей двух родительских видов и диплоидных гибридов используется комплекс признаков: общий фон окраски спины, форма внутреннего пяточного бугра и другие признаки. Кроме того, могут использоваться различные биометрические показатели, например, длина ног, тела длина, длина голени, длина первого пальца, высота и длина плюсневого бугра, расстояние между глазом и барабанной перепонки и т.д. [8, 141, 176, 193].

1.3. Молекулярно-генетическая парадигма изучения зеленых лягушек: открытие и описание Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex

Для молекулярно-генетического этапа изучения гибридогенного комплекса зеленых лягушек характерно использование надежных методов идентификации геномов родительских видов. Для этого могут использоваться различные методы. Закономерно, что большинство из перечисленных ниже методов вначале использовались для доказательства механизма гибридного происхождения и полуклонального воспроизводства *P. esculentus*, а потом эти методы были применены для изучения географического распространения различных форм.

— Аллозимный анализ, т.е. электрофоретическая идентификация белковых маркеров, характерных для двух родительских видов. Этот метод

был первым, который был использован для выяснения механизма воспроизводства *P. esculentus* [229]. В дальнейшем этот метод был успешно использован для изучения лягушек из Харьковской области [73, 129, 227]

— Проточная ДНК-цитометрия, основанная на том факте, что вес генома *P. lessonae* составляет около 7 пг, а вес генома *P. ridibundus* — 8 пг [130, 175, 233]. Достоинством метода является то, что он пригоден для исследования достаточно больших серий образцов. Северско-Донецкий центр разнообразия зеленых лягушек был описан, в первую очередь, благодаря применению этого метода [192, 61, 78, 192].

— Идентификация геномных последовательностей, характерных для двух родительских видов. Обычно включает электрофоретическое разделение фрагментов ДНК, размноженных с помощью ПЦР и вырезанных благодаря их гибридизации с соответствующими праймерами. Широко применяется в Западной Европе, в последнее время стала использоваться и для изучения материала из Харьковской области [174].

— Цитогенетические методы, связанные с дифференциальным окрашиванием геномов родительских видов на кариологических препаратах. Первым для дифференциального окрашивания хромосом зеленых лягушек был применен С-бендинг [179]. Следующим этапом развития этих технологий стало двойное окрашивание флуоресцентными красителями Actinomycin D/33258 Hoechst. Этот метод обеспечивает флуоресцентное окрашивание центромер хромосом *P. ridibundus*, и не окрашивает хромосомы *P. lessonae* [180, 230]. Метод BrdU-Hoechst-Giemsa-бендинга позволил описать отличия между половыми хромосомами зеленых лягушек [210]. Еще более мощной оказалась флуоресцентная *in situ* гибридизация или FISH [197], которая, кроме прочего, применялась и на материале из Харьковской области [162]. Самым наглядным методом изучения генотипов соматических тканей является GISH, или геномная *in situ* гибридизация, при которой для дифференциального окрашивания используются геномы двух родительских

видов [170]. О применении последнего из названных методов к материалу из Харьковской области нам не известно.

— Анализом маркеров хромосом типа ламповых щеток в ооцитах. Этот метод представляет уникальные возможности для изучения характера оогенеза у гибридных лягушек благодаря исследованию гигантских хромосом растущих ооцитов [152]. Этот метод был успешно применен к изучению материала из интересующего нас региона [18, 161, 162, 164].

Естественно, перечисленные методы сочетаются с классическими, включающими морфометрическое изучение лягушек. Важную роль при изучении разнообразия зеленых лягушек на интересующей нас территории сыграли также различные методы определения ploидности, включая цитометрию эритроцитов [113], кариоанализ в давленных препаратах мацерированных клеток [32, 69, 70], кариоанализ раскапанных метафазных пластинок из разрушенных клеток [58] и кариоанализ раскапанной суспензии целых клеток [11].

После краткой характеристики методов, обусловивших переход к молекулярно-генетическому этапу изучения зеленых лягушек, мы можем кратко охарактеризовать его основные достижения, полученные на интересующей нас территории.

Начало молекулярных исследований зеленых лягушек на территории, которую впоследствии назвали Северско-Донецким центром разнообразия *Pelophylax esculentus* complex [119; 120] было положено Г. А. Ладой, батрахологом из Тамбова, тесно сотрудничавшим со специалистами из ЗИН и ЦИН РАН (г. Санкт-Петербург) Л. Я. Боркиным, С. Н. Литвинчуком и Ю. М. Розановым. В 1995 и 1996 гг. Лада посетил Харьковскую область и, кроме прочего, описал «чистые» диплоидные популяции *P. esculentus* в Иськовом пруду и Коряковом яру, расположенных в окрестностях Биологической станции ХНУ имени В. Н. Каразина в Змиевском районе

Харьковской области [54]. Это оказалось возможным благодаря изучению материала из Харьковской области методом проточной ДНК-цитометрии.

С 2002 года было начато сотрудничество группы батрахологов из ХНУ имени В. Н. Каразина под руководством Д. А. Шабанова с представителями ЗИН и ЦИН РАН. Осенью 2002 года в выборках из Харьковской области, изученных с помощью ДНК-цитометрии была обнаружена существенная доля триплоидных *P. esculentus*. Исследования 2003 и 2004 годов показали, что в Змиевском, Балаклейском и Изюмском районах Харьковской области массово встречаются триплоиды *P. esculentus* обеих геномных композиций (LLR и LRR) и обоих полов; был зарегистрирован даже единичный тетраплоид *P. esculentus* [61, 192]. Исследования следующих лет позволили лучше определить регион распространения *P. esculentus* различной ploidy [24, 78].

В это же время начинаются исследования гаметогенеза на интересующей нас территории. Гаметогенез самцов был изучен методом проточной ДНК-цитометрии [61], а гаметогенез самок — с помощью аллозимного анализа [129]. Эти исследования показали, что среди диплоидных *P. esculentus* встречаются особи, передающие геномы обоих родительских видов (по отдельности и даже одновременно). Для объяснения феномена гибридной амфиспермии была выдвинута гипотеза конкуренции между клональными геномами [116]. Впоследствии было показано, что гипотеза многоуровневого отбора [122, 123] может объяснить многие парадоксальные свойства *Pelophylax esculentus* complex. Как было показано в последнее время, гибридная амфиспермия является нормой для лягушек Северско-Донецкого центра их разнообразия [173].

После определения генетически различных форм зеленых лягушек открывается возможность их сравнительных экологических, физиологических и биохимических исследований. Ряд подобных работ был выполнен и на материале Северско-Донецкого центра разнообразия

Pelophylax esculentus complex. Так, на этом этапе исследований был проведен анализ экологических предпочтений различных форм *Pelophylax esculentus* complex [40, 41, 42, 43]. Результаты этих работ были подытожены в диссертации А. В. Коршунова [44]. Некоторые физиологические и биохимические сравнительные исследования ди- и триплоидов *P. esculentus* касались особенностей их газообмена [5, 6, 80]. Проводились также цитологические сравнительные исследования гибридов разной ploидности [2, 81, 113]

1.4. Системная парадигма исследования гемиклональных популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex и проблема их устойчивости

После того, как оказывается установлен генотипический состав лягушек, обитающих в определенном местообитании, встает вопрос о том, как поддерживается их существование. Естественно, что устойчивой может быть только такая популяционная система лягушек, в которой из гамет, производимых предыдущим поколением, развивается следующее поколение того же генотипического состава. Выяснение механизма воспроизводства, обеспечивающих устойчивость определенных популяционных систем лягушек и соответствует системной парадигме в их изучении.

Первые работы, соответствующие системной парадигме, принадлежат самому Л. Бергеру [148 и другие работы). Если вначале Бергер рассматривал системы, в которых воспроизводятся зеленые лягушки, как популяции [141], позже стало ясно, что это специфические системы, для обозначения которых нужна оригинальная типология [231]. В цитированной работе речь идет о «популяционных системах». Впрочем, следует отметить, что и на более

позднем этапе Бергер использовал понятие «популяция» для обозначения систем, в которых воспроизводятся *P. esculentus* [145, 147].

В наиболее распространенной классификации популяционных систем [53, 231] литерой L обозначают наличие в популяционной системе *P. lessonae*, R — *P. ridibundus*, а E — *P. esculentus*. Присутствие триплоидных гибридов принято обозначать буквой t (или p, поскольку они являются полиплоидами), наличие только самок — буквой f, и исключительно самцов — буквой m.

Наиболее распространенным типом популяционных систем зеленых лягушек в Центральной и Западной Европе является L-E-тип [202]. Процентное соотношение гибридов в таких системах к родительскому виду в разных популяциях находится между 5% и 95% [146]. Встречаются также гибридные популяции (E-системы), которые перестали репродуктивно зависеть от родительских видов вследствие полиплоидизации [168, 203, 205, 231, 168]. Такие системы в основном располагаются в северной части ареала [167, 169].

Авторы, изучавшие зеленых лягушек в Харьковской области, пришли к выводу, что понятие «популяционная система» слишком расплывчато и может использоваться в значительном количестве принципиально различных случаев. Для обозначения систем, в которых воспроизводятся *P. esculentus*, был предложен термин «гемиклональная популяционная система» — ГПС [49, 50, 119, 120, 123].

В последнее время предложен компактный и информативный вариант обозначений популяционных систем, в которых используется аббревиатура ГПС (HPS). Например, в черте города Харькова обитают R-E-ГПС; в окрестностях Биостанции ХНУ имени В.Н. Каразина в окрестностях с. Гайдары — R-E-Ep-ГПС (наличие диплоидных и триплоидных гибридов следует показывать по отдельности), а в пруду в с. Жовтнево Волчанского района — R-E-Epf-ГПС [123, 173].

В работе Д.А. Шабанова [123] в пределах Левобережной Лесостепи Украины были выделены такие типы ГПС *Pelophylax esculentus* complex: R-E-ГПС, L-E-ГПС, L-E-R-ГПС, R-E-Ep-ГПС, R-Ep-ГПС, R-E-Epf-ГПС, R-Epf-ГПС. Кроме того, в этом регионе широко распространены R-популяции, то есть обычные популяции *P. ridibundus*. Таким образом, этот вариант классификации ГПС включает само название этой категории биосистем и предусматривает отдельное обозначение диплоидных и триплоидных гибридов.

При изучении природных ГПС в ряде случаев было зафиксировано изменение их состава со временем [183, 129). Подобные результаты были получены и в Харьковской области. Особое значение приобрело изучение Иськова пруда, расположенного в окрестностях Биологической станции Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. В 1995-1996 гг. популяционную систему зеленых лягушек на этом пруду обследовал Г. А. Лада [54]. Начиная с 2000 года, в этом пруде проводится мечение популяции *Bufo bufo* (L., 1758), серых жаб [116]. Благодаря этому был зарегистрирован момент, когда этот пруд был спущен и набран заново [87]. В последующее время была зарегистрирована целая серия изменений ГПС *Pelophylax esculentus* complex Иськова пруда [24, 25, 28, 49, 64, 65, 66, 82, 83, 196]. После того, как систематические исследования Иськова пруда доказали свою полезность для изучения трансформаций ГПС *Pelophylax esculentus* complex, аналогичные исследования были начаты в Нижнем Добрицком пруду, расположенном на территории НПП «Гомольшанские леса» [10, 25, 38] и пруда в с. Жовтнево Волчанского района Харьковской области [37, 55, 196].

Следует отметить, что механизмы систематического появления триплоидных гибридов в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex остаются выясненными недостаточно. Очевидно, что возникновение здесь триплоидов носит систематический

характер, и не может быть объяснено спонтанной триплоидизацией, которая зарегистрирована, к примеру, у *Bufo viridis* [188], зеленых жаб [124]. В отличие от зеленых жаб, для которых зарегистрировано возникновения триплоидных и тетраплоидных видов [178], у зеленых лягушек в ряде регионов триплоиды возникают систематически, но к возникновению новых видов это не приводит. Доля триплоидных гибридов в регионе исследований и изменение их численности с течением времени и для разных возрастов стала предметом исследований серии работ [25, 61, 72, 84, 110, 192, 227].

Чтобы установить условия поддержания устойчивости ГПС зеленых лягушек, необходимо выполнить комплекс исследований: установить состав ГПС, характерный для представленных в нем форм характер гаметогенеза, наблюдаемую систему скрещивания и характер потомства. Естественно, что такие исследования оказываются крайне трудоемкими и полностью выполнены лишь в нескольких исключительных случаях, например [159, 160]. Даже в таких случаях закономерно, что частью исследования оказывается имитационное моделирование [159]. В тех случаях, когда исследователи сталкиваются с недостатком эмпирических данных, использование моделирования оказывается почти единственным путем исследования устойчивости ГПС.

Кроме того, аналогичные процессы стали предметом изучения при помощи аналитического моделирования [134, 159, 182, 183, 206, 213, 221, 223]. В настоящее время аналитическое моделирование интенсивно применяется как для решения природоохранных вопросов, связанных с устойчивостью популяций, [138, 158, 204], так и для решения вопросов, влияющих на устойчивость ГПС зеленых лягушек [150].

Естественно, и метод моделирования также был применен для исследований Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex. Работы по применению имитационного моделирования для изучения ГПС зеленых лягушек были начаты в ХНУ имени В. Н. Каразина в

2006 году [24, 30, 40, 45, 46, 47]. Результатом формализации имевшихся представлений о механизмах функционирования популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex стало выдвижение гипотез о возможных путях преобразований таких систем [46]. Позже была сформулирована концептуальная модель, задающая основной набор характеристик, описывающих модельную ГПС, набор начальных параметров, перечень протекающих в модели процессов и характер связи между различными величинами [48].

На основании этой концептуальной модели была построена модель на базе Microsoft Excel. С ее помощью удалось зарегистрировать различные, с точки зрения устойчивости, состояния ГПС [29]. Затем с помощью этой модели удалось исследовать часть фазового пространства (пространства возможных состояний) ГПС зеленых лягушек, состоящих из диплоидных представителей [49]. Более детальные исследования потребовали создания профессиональной имитационной модели, которая была создана А.О. Леоновым как консольное приложение для Java [123]. Эта модель может быть использована и в нашей работе.

1.5. Скелетохронологическое изучение возраста и скорости роста пойкилотермных позвоночных

Возраст можно отнести к одним из важных индивидуальных характеристик животных. В свою очередь важной характеристикой популяции является ее возрастная структура. Знания о возрастной структуре дает нам понимание о жизненном состоянии популяции, способности к воспроизводству и перспективах развития.

Скелетохронология как метод впервые была описана В. Д. Брюзгиным, изучавшим [9] змей на территории Украины. Он увидел ростовые слои на просветленных в глицерине костях черепа. Когда Брюзгин сравнил размеры тела с размером исследуемой кости и количеством слоев в кости, он установил, что эти слои отражают сезонную цикличность роста, и что по ним можно определить возраст особи.

Позже появились сообщения о наличии слоистости в компактной зоне диафиза трубчатых костей и в зарубежной литературе [36, 154, 199, 201, 208, 209, 214, 221, 225, 235 и др]. Авторы этих работ также исходили из предположения, что в основе формирования слоистой структуры кости лежит сезонная периодичность ее роста. С перечисленными работами связано становление метода скелетохронологии. Было установлено, что для определения возраста годятся разнообразные скелетные регистрирующие структуры: кости, костные чешуи, отолиты, зубы. Установлено, что для прижизненной оценки возраста и темпов роста можно использовать фалангу пальца любой конечности.

Первое экспериментальное подтверждение того, что видимые приросты с темными линиями в срезе кости формируются в костях амфибий с двухфазным ритмом годичного роста, было получено Э. М. Смириной. в результате двух экспериментов, поставленных в естественном местообитании травяных лягушек (*Rana temporaria*) [89]. Благодаря этим и другим исследованиям стало ясно, что широкие и относительно светлые зоны в кости пойкилотермных позвоночных образуются в теплый период года, во время активного роста. Темные и узкие линии, называемые линиями склеивания (LAGs – «lines of arrested growth» в англоязычной литературе) – соответствуют периодам остановки роста во время зимней спячки.

Методика получила название "скелетохронология"; этот термин, как и термин "LAG", был введен Жаком Кастане с соавторами [155]. Скелетохронология позволяет проследить индивидуальные темпы роста,

срок наступления половой зрелости и другие особенности каждой особи индивидуально [33, 34, 35, 181, 185, 186, 156]. Годовые и внутригодовые слои в костной ткани амфибий и рептилий используются для анализа демографических параметров популяции, и индивидуальных особенностей роста [92, 207, 218, 219, 220].

1.6. Краткая история изучения видовых и внутривидовых стратегий в биологии

Интегрируя определения различных словарей, можно указать, что термин стратегия (от др.-греч. *stratos* — войско, и *ago* — веду) обычно употребляется для обозначения науки о войне, охватывающие длительный период времени, а также способа достижения сложной (состоящей из ряда этапов) цели, которая требует планирования, основанного на определенной последовательности шагов, реакций и т.п. Приведем несколько примеров таких определений.

«Стратегия. План действий в условиях неопределенности. Это набор правил, согласно которым предпринимаемые действия должны зависеть от обстоятельств, включая естественные события и действия других людей» [131].

«Стратегия ... долговременные, наиболее принципиальные, важные установки, планы, намерения...» [85].

«Стратегия. Установление последовательности мышления и поведения для получения результата или опыта...» [50].

«Стратегия – набор правил для принятия решений...» [94].

С нашей точки зрения, наилучшим образом интегрировать охарактеризованные смыслы можно с использованием подхода,

предложенного Д.А. Шабановым: «*Наши врождённые стратегии — это определённые иерархии приоритетов, соответствующие тем или иным ситуациям*» [121]. Это определение применимо как к толкованию обсуждаемого понятия в общенаучном смысле, так и к его трактовке в биологии.

К сожалению, в большинстве биологических словарей определение этого термина (в его общем смысле) не приводится. Единственное найденное нами исключение таково: «*Strategy [ECOL]. A group of related traits that evolved under the influence of natural selection and solve particular problems encountered by organisms*».

Часто встречается определение ЭСС, эволюционно стабильной стратегии. Классическое определение, предложенное одним из двух авторов этого понятия Дж. Мейнардом Смитом [194], таково: «*An ESS or evolutionarily stable strategy is a strategy such that, if all the members of a population adopt it, no mutant strategy can invade*» [194].

Обычно указывают [59], что концепция ЭСС — аналог равновесия Джона Нэша в биологии. Равновесие Нэша — это ситуация, в которой ни один из игроков не может изменить свою стратегию, не ухудшая свой результат (если остальные игроки не будут менять их способ действий; Нэш, 1961). Для математической теории игр, в рамках которой работал Дж. Нэш, неважно, одну или разные стратегии реализуют разные игроки. В приведенном определении ЭСС подчеркивается, что речь идет о видоспецифичной стратегии. С нашей точки зрения — это сужение подхода Дж. Нэша. Более того, некоторые из примеров, рассматриваемых самим Мейнардом Смитом (1981) касаются реализации разными особями вида разных стратегий. Например, это касается внутривидовой конкуренции раздельнополых организмов и партеногенетических самок. В такой ситуации видоспецифичной стратегии не существует; конкуренция особей,

реализующих разные стратегии размножения может приводить к изменению способа воспроизводства популяции [118].

Изучение поведенческих стратегий стало отдельной отраслью, в которой широко применяются методы теории игр; в большинстве таких работ рассматриваются стратегии, которые можно рассматривать как ситуации внутривидового взаимодействия [14, 19, 137, 234].

Как ясно из сказанного, проблема, является ли та или иная стратегия (иерархия приоритетов) характеристикой вида или особи, не является простой. То же самое относится к представлениям о *r*- и *K*-стратегиях по Мак-Артуру и Уилсону [190]. Проще всего описать *r*- и *K*- стратегии как выбор между приоритетностью плодовитости (*r*-стратегия) или приоритетностью конкурентоспособности (*K*-стратегия), хотя этот простой выбор затрагивает множество особенностей жизненного цикла, биологии и отношений со средой [20, 117]. На основании представлений об *r*- и *K*-стратегиях развита концепция эволюции жизненного цикла [3, 139], опирающаяся на понятие репродуктивной ценности особи, предложенное Рональдом Фишером. В соответствии с этими взглядами, репродуктивная ценность является суммой двух слагаемых: оставленного к данному этапу потомства и остаточной репродуктивной ценности, которая определяется вероятной продолжительностью жизни и ожидаемой плодовитостью [4]. Поэтому *r*-стратеги максимизируют свою плодовитость в короткой перспективе, а *K*-стратеги — для вероятной длительной жизни.

С выделением *r*- и *K*-стратегий по Мак-Артуру и Уилсону интересно сравнить трехполюсную классификацию стратегий, независимо предложенную Л.Г.Раменским в 1938 г. и Дж.Граймом в 1974 г. В этой классификации принято выделять не два, а три полюса.

Виоленты (от лат. *violent* – неистовый) по Раменскому, или представители типа С (от англ. *competitor* – конкурент) по Грайму — это виды-доминанты, определяющие облик растительных сообществ.

Пациенты (от лат. *patiens* – терпеливый) по Раменскому, или представители типа S (от англ. *stress-tolerant* — устойчивый к стрессу) по Грайму — виды местообитаний, где практически отсутствует конкуренция. Их успех связан со способностью переживать неблагоприятные значения абиотических факторов среды.

Эксплеренты (от лат. *explere* – заполняющий) по Раменскому, или представители типа R (от лат. *rudaris* – сорный) по Грайму — виды, приспособленные к быстрому захвату неиспользуемых ресурсов.

Легко установить, что r-стратегам по Мак-Артуру и Уилсону соответствуют эксплеренты, а K-стратегии представлены виолентами и пациентами. И виоленты, и пациенты максимизируют собственную жизнеспособность (в отличие от эксплерентов, максимизирующих плодовитость), однако у виолентов эта максимизация жизнеспособности связана с острой межвидовой конкуренцией, а у пациентов — с неблагоприятными условиями среды. Достоинством классификации Грайма является то, что она допускает выделение вторичных стратегий — комбинаций трех первичных стратегий (SR, CR, CS, CRS).

Попытка усложнить классификацию стратегий Грайма предпринята А.А.Протасовым [81]. Он предложил выделять еще один тип, тип E, тип экстремалов. Характеристика этого типа включает приспособление к крайне неблагоприятным нарушенным местообитаниям. По Протасову, стратегия E отличается от стратегии S тем, что она реализуется в нарушенных местообитаниях, а от стратегии R — тем, что она реализуется в крайне неблагоприятных условиях. Можно предположить, что выделение такой стратегии является избыточным, и для характеристики видов, реализующих стратегию E достаточно было обойтись сочетанием стратегий S и R (рассматривать ее как вторичную стратегию SR).

С точки зрения темы нашей работы важным обстоятельством является то, что все перечисленные нами классификации стратегий определены для

случая сравнения видов. Теоретические представления о внутривидовом разнообразии стратегий остаются практически не разработанными, общепризнанной терминологии для их обозначения найти мы не смогли. Однако во многих работах регистрируются внутривидовая разнокачественность особей, которая может быть описана как проявление разнообразия стратегий адаптации, которыми отличаются особи внутри популяции. В ихтиологии факт такой разнокачественности особей является широкоизвестным, и особи в составе генерации принято разделять на тех, которых характеризуются быстрым или медленным ростом [67, 76]. Важной проблемой управления популяциями рыб является то, что вылов приводит к изменению типичных характеристик роста, присущих особям в популяции [163]. Показано, что этими характеристиками промысловых видов можно управлять, меняя состав ихтиоценоза в искусственных водоемах [200]. Зарегистрировано, что особи, отличающиеся по их скорости роста, имеют разную вероятность доживания до старших возрастов [106]. *«Известно, что у рыб в ряде случаев особи одного возраста, различающиеся по темпу роста, различаются и по продолжительности жизни: быстро растущие живут меньше, чем медленно растущие»* [67].

Интересный эффект зарегистрирован Д. Н. Куциным: *«приспособительная реакция азовской популяции тарани на высокую смертность ведет к формированию быстрорастущей раннесозревающей формы с укороченным жизненным циклом»* [52].

При сравнении особей из разных популяций, находящихся на разных стадиях заселения местообитаний [60], зарегистрированы отличия в росте и развитии серых жаб (*Bufo bufo* L., 1758). В ряде работ зарегистрирована связь высокого темпа роста с относительно большим количеством потомства [187].

Исходя из сказанного, можно предположить, что изучение внутривидового разнообразия особей и разработка подходов для его описания представляет собой актуальную и перспективную тему.

1.7. Краткие результаты главы 1

Анализ литературных источников показывает следующее. Группа европейских зеленых лягушек, *Pelophylax esculentus* complex, вызывает исключительный интерес исследователей. В изучении этой группы видно отражение нескольких исследовательских парадигм: классической, генетической и системной. Центральная проблема системной парадигмы — устойчивость гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек, ГПС, в которых происходит воспроизводство *P. esculentus*, гемиклональных межвидовых гибридов *P. lessonae* и *P. ridibundus*. Одним из наиболее сложных и интересных для изучения ГПС *Pelophylax esculentus* complex регионов является Северско-Донецкий центр разнообразия зеленых лягушек, расположенный в Восточной Украине, в лесостепи на территории Харьковской области.

Для выяснения условий устойчивости ГПС зеленых лягушек (в частности, для имитационного моделирования их устойчивости) необходимо изучение особенностей онтогенеза различных представителей *Pelophylax esculentus* complex. Мощным инструментом такого изучения является методика скелетохронологии. С ее помощью можно изучать особенности экологических стратегий зеленых лягушек.

Анализ понятия экологических стратегий показывает, что основное внимание при их изучении до настоящего момента уделялось сравнению

разных видов, а не рассмотрению разнообразия особей внутри популяций и популяционных систем.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ЕГО ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объем и происхождение исследованного в ходе работы материала

Нами определен возраст 612 лягушек, 315 самок, 277 самцов и 20 незрелых особей (табл. 2.1). Всего за время исследований было изготовлено и исследовано более 1000 микропрепаратов фаланг пальцев.

Лягушек отлавливали в Харьковской области в 2004–2015 гг. во время нереста на территории Змиевского района Харьковской области в Национальном природном парке «Гомольшанские леса» или в его окрестностях. Основные выборки: окрестности биостанции ХНУ имени В. Н. Каразина в с. Гайдары, Иськов пруд в окрестностях с. Гайдары и Нижний Добрицкий пруд в окрестностях с. Великая Гомольша. Видовую принадлежность и состав геномов в генотипе для части изученных особей определяли методом проточной ДНК-цитометрии в ЦИН РАН (Санкт-Петербург) С.Н. Литвинчуком и Ю.М. Розановым. Часть особей (представителей *P. lessonae*) определили морфологически по комплексу внешних признаков [53, 115].

Таблица 2.1.

Состав изученных в работе представителей *Pelophylax esculentus*

Пол	Обозначение	<i>Pelophylax lessonae</i>	<i>Pelophylax ridibundus</i>	<i>Pelophylax esculentus</i> , 2n	<i>Pelophylax esculentus</i> , 3n	Всего
		<i>P.l.</i>	<i>P.r.</i>	<i>P.e.</i> 2n	<i>P.e.</i> 2n	
Незрелые	juv	3	13	2	2	20
Самцы	mal	14	31	212	20	277
Самки	fem	20	149	134	12	315
Всего		37	193	348	34	612

Из числа скелетохронологически изученных особей определена плодовитость 59 самок зеленых лягушек (31 диплоид *P. esculentus* и 28 *P. ridibundus*).

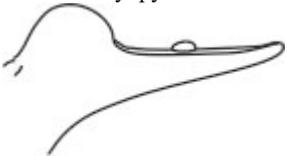
2.2. Определение представителей *Pelophylax esculentus* complex

В большинстве случаев отличить друг от друга представителей двух родительских видов и диплоидных гибридов можно по комплексу признаков, показанных в табл. 2.2. Диплоидные *P. esculentus* и *P. ridibundus* отличаются друг от друга достаточно надежно; сложности с определением связаны с триплоидными *P. esculentus*. У всех изученных нами лягушек брали пробы крови и определяли размер эритроцитов [6]. Этот метод позволяет достаточно надежно определять триплоидов. В случаях, когда размер эритроцитов носил характер, близкий к границе, разделяющей ди- и триплоидов *P. esculentus*, плоидность дополнительно подтверждалась с помощью кариологического анализа [173], который выполняла О.В.Бирюк, или с помощью проточной ДНК-цитометрии С.Н.Литвинчуком и

Ю.М. Розановым (ЦИН РАН, г. Санкт-Петербург, РФ) с помощью проточной ДНК-цитометрии.

Таблица 2.2.

Доступные прямому определению признаки зеленых лягушек [44,115]

Признак	Прудовая лягушка — <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)	Съедобная лягушка — <i>Pelophylax esculentus</i> (Linnaeus, 1758).	Озерная лягушка — <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)
Размер и форма внутреннего пяточного бугра	Полукруглый 	Невысокий, часто полукруглый, не скошенный 	Плоский (низкий), скошенный 
Относительная длина голени			
Окраска дорзальной поверхности тела	Светло-зеленая, травянисто-зеленая и коричневая, ♂♂ во время нереста могут быть лимонными, пигментных пятен мало и они темные	Светло-зеленая или травянисто-зеленая, коричневая или цвета бронзы; многочисленные пигментные пятна черные, как правило, четко очерченные	Оливково-зеленая с окантовками или коричневая с большими коричневыми (реже зеленоватыми) яркими, нерегулярными пятнами
Дорзомедиальная полоса	Всегда есть (форма <i>striata</i>)	Всегда есть (форма <i>striata</i>)	Иногда есть (форма <i>striata</i>), иногда нет (форма <i>maculata</i>)
Окраска вентральной поверхности тела	Как правило, белая или слегка пигментированная, реже с серыми пятнами или мраморная	Белая или серая мраморная	От серой до черновато-мраморной или пятнистая
Окраска верхней поверхности части бедра, прикрытой на полусогнутой ноге голенью	Внутри и снаружи интенсивно желтого или оранжевого цвета	Часто с желтыми пятнами (прежде всего в брачный период), почти всегда есть желтый цвет в рисунке	В задней части беловатые, сероватые или реже зеленоватые пятна, не бывает желтых пятен
Окраска резонаторов у ♂♂	Всегда белые, абсолютно непигментированные	От белого до темно-серого (через все оттенки серого)	От светло-серого до черного цвета
Запах	Слабый запах	Сильный запах	Резкий специфичный запах
Брачная песня самца (после «запевки»)	Стрекочущая 	Промежуточная по характеру между родительскими 	Раскатистая, напоминающая хохот 
Поведение при опасности	Проплывают под водой и выныривают	Промежуточное между родительскими видами	Затаиваются на дне
Поведение самцов относительно конкурентов	Весьма агрессивное	Агрессивное	Относительно нейтральное
Зимовка	На суше	Вместе с родительским видом	В воде
Предпочитаемые местообитания	Небольшие водоемы лесной зоны, вне периода нереста живет на суше	Различные, кроме крайних типов, характерных для родительских видов	Крупные водоемы открытых ландшафтов

2.3. Определение плодовитости самок

Плодовитости самок определяли с помощью учета икринок в полных кладках *P. ridibundus* и *P. esculentus*. Кладки икры получали при искусственно стимулируемом нересте. Из пойманных в естественных обитаниях лягушек формировали пары, отбирая самок, у которых прощупывалась икра, и активных самцов. Лягушек стимулировали инъекцией гонадотропина лососевых рыб (0,1 мл 0,2% р-ра гормона на 10 г веса лягушек) в брюшные лимфатические мешки. Приблизительно через сутки самки откладывали икру. Полученные кладки фотографировали; количество икринок подсчитывали на компьютере с помощью графического редактора (Adobe PhotoShop), поштучно отмечая сосчитанные икринки.

2.4. Получение скелетохронологических препаратов

Для определения возраста зеленых лягушек по срезам их трубчатых костей мы использовали метод Э. М. Смириной [90, 91] в нашей модификации.

1. У лягушки удаляют длиннейший палец на задней конечности. Если ампутация производится у живой особи, рана обрабатывается порошком бициллина (который останавливает кровотечение и препятствует заражению раны), а лягушка на несколько часов помещается в сухую емкость.
2. К отрезанному пальцу ниткой крепко привязывают этикетку с номером лягушки.
3. Палец фиксируют в спирте или высушивают в бумажном конверте.

4. Высушенные пальцы замачивают в проточной воде около 2–3 часов, чтобы мягкие ткани и кожа легко отделялись от кости; фиксированные в спирте пальцы можно не промывать.
5. Аккуратно очищают от мягких тканей 3-ю фалангу удаленного пальца.
6. Очищенную от тканей фалангу пальца с этикеткой погружают в 5% HNO_3 на 15–40 минут. Время декальцинации костей, даже одинакового размера, может отличаться. Состояние фаланг во время декальцинации периодически проверяют. Декальцинацию прекращают, когда фаланга начинает легко сгибаться при слабом нажатии.
7. Препарат приготавливают на хорошо вымытом предметном стекле, на которое нанесен ровный тонкий слой клейкой среды, приготовленной из яичного белка и глицерина в пропорции 1:1. Перед использованием смазанное клейкой средой стекло сутки выдерживают в термостате при температуре около 80 градусов Цельсия.
8. На столик включенного замораживающего микротомы, работающего на элементе Пельте, наносят каплю воды и выжидают, пока она превратится в лед. Подготовленную фалангу пальца берут пинцетом, окунают в воду, ставят ее на лед строго перпендикулярно поверхности замораживающего столика. Постепенно, по одной капле наносят на кость воду, пока она не окажется полностью замороженной в лед.
9. В микротоме устанавливают хорошо наточенный нож и выставляют толщину среза 22 мкм. Плавными движениями делают срезы ледяного блока с костью. Если на ноже в том месте, куда попадает срез, будет находиться капля воды, срезы не будут падать с ножа. Таким образом получают 4-5 серий по 20 срезов.
10. Все полученные срезы переносят в небольшое количество тимоловой воды, нанесенной на подготовленное предметное стекло. Пока срезы находятся на поверхности капли воды, под бинокулярным микроско-

пом проводят первичную оценку качества срезов, удаляя препаровальной иглой поврежденные срезы.

11. На стекло с отобранными препаратами добавляют тимоловую воду, равномерно распределяют срезы и ставят предметное стекло на нагревательный столик с температурой от 30 до 40 градусов Цельсия. По мере высыхания срезы склеиваются с нанесенной на стекло средой.
12. После испарения воды на препарат на 5-7 минут наносят гематоксилин Эрлиха [36,89]. После окрашивания препарат помешают под слабую струю проточной воды, которая постепенно смывает краситель с препарата.
13. Препарат извлекают из воды и подсушивают фильтровальной бумагой.
14. На сухое стекло поверх срезов кладут фильтровальную бумагу и поочередно с интервалом 2-3 минуты наносят по две капли вначале 50%, потом 75% глицерина. Затем фильтровальную бумагу снимают, наносят каплю 100% глицерина и накрывают срезы покровным стеклом.
15. Временный препарат готов. Для дальнейшей обработки его фотографируют под микроскопом с помощью USB-камеры.

2.5. Интерпретация скелетохронологических препаратов

Метод скелетохронологии основан на том факте, что по мере роста особи происходит и увеличение поперечного размера ее трубчатых костей [90, 91]. Во время остановок роста, соответствующих зимовкам (и иногда – летних похолоданий, что значительно затрудняет интерпретацию препаратов) в кости образуются линии склеивания, хорошо заметные на окрашенных срезах (рис. 2.1).

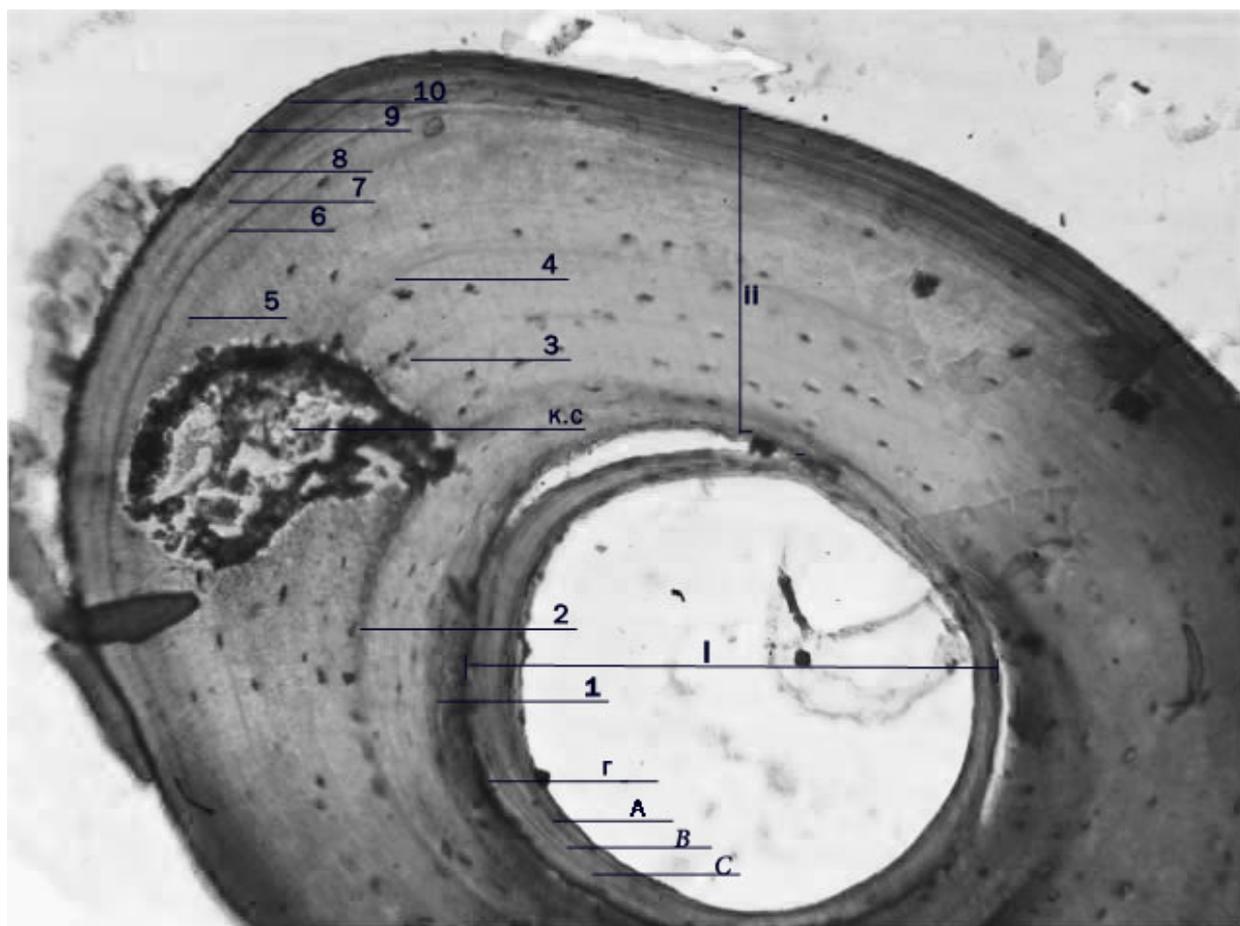


Рис. 2.1. Микрофотография среза фаланги пальца лягушки. Обозначения: I – эндостальная часть кости; II – периостальная часть кости; А, В, С – линии склеивания в эндостальной части кости; г – граница между эндостальной и периостальной костью; к.с. – кровеносный сосуд; 1–10 – линии склеивания в периостальной части кости

На готовых препаратах, а также на их фотографиях производили подсчет линий склеивания на костной ткани, сформировавшихся в течение жизни амфибии [90, 91]. Возраст определяли, подсчитывая число линий склеивания в периостальной зоне кости с учетом возможной резорбции первоначально отложенных слоев. Как правило, первая линия склеивания резорбируется полностью, а вторая — частично.

Существенная сложность при определении возраста особей по срезам их трубчатых костей заключается в том, что по мере роста наружной части кости (периостальной кости) в ее середине разрастается эндостальная полость, уничтожающая некоторые из периостальных линий склеивания. На

определенном этапе разрастание эндостальной полости останавливается, и она заполняется эндостальной костной тканью, растущей в направлении середины полости.

Результат определения возраста особи по скелетохронологическим данным зависит от количества зарегистрированных линий склеивания и от предположения о количестве линий, резорбированных по мере разрастания эндостальной полости. Ошибки в подсчете линий (например, связанные с тем, что след от краткосрочной остановки роста принят за результат зимовки) или в оценке количества резорбированных при разрастании эндостальной полости линий склеивания приводят к ошибкам в определении возраста. Наиболее сложной задачей является именно определение количества резорбированных линий; решая ее, необходимо определить параметр, не отраженный на препарате явно. Интерпретация линий склеивания в периостальной кости в этом отношении проще, так как эти линии видны и на фотографиях, и на препаратах. В том случае, если по одной фотографии принять обоснованное решение затруднительно, помощь может получить дополнительные фотографии, сделанные при иных настройках микроскопа (в частности, при фокусировке на ином уровне анализируемого среза), а также фотографирование иных срезов той же кости.

При определении вероятного количества резорбированных линий принимали во внимание:

- количество видимых остатков резорбированных линий (рис. 2.2).;
- размер эндоста;
- размеры сохранившихся линий склеивания и их соответствие размерам, характерным для линий склеивания, образующимся у представителей данной популяции в разном возрасте.

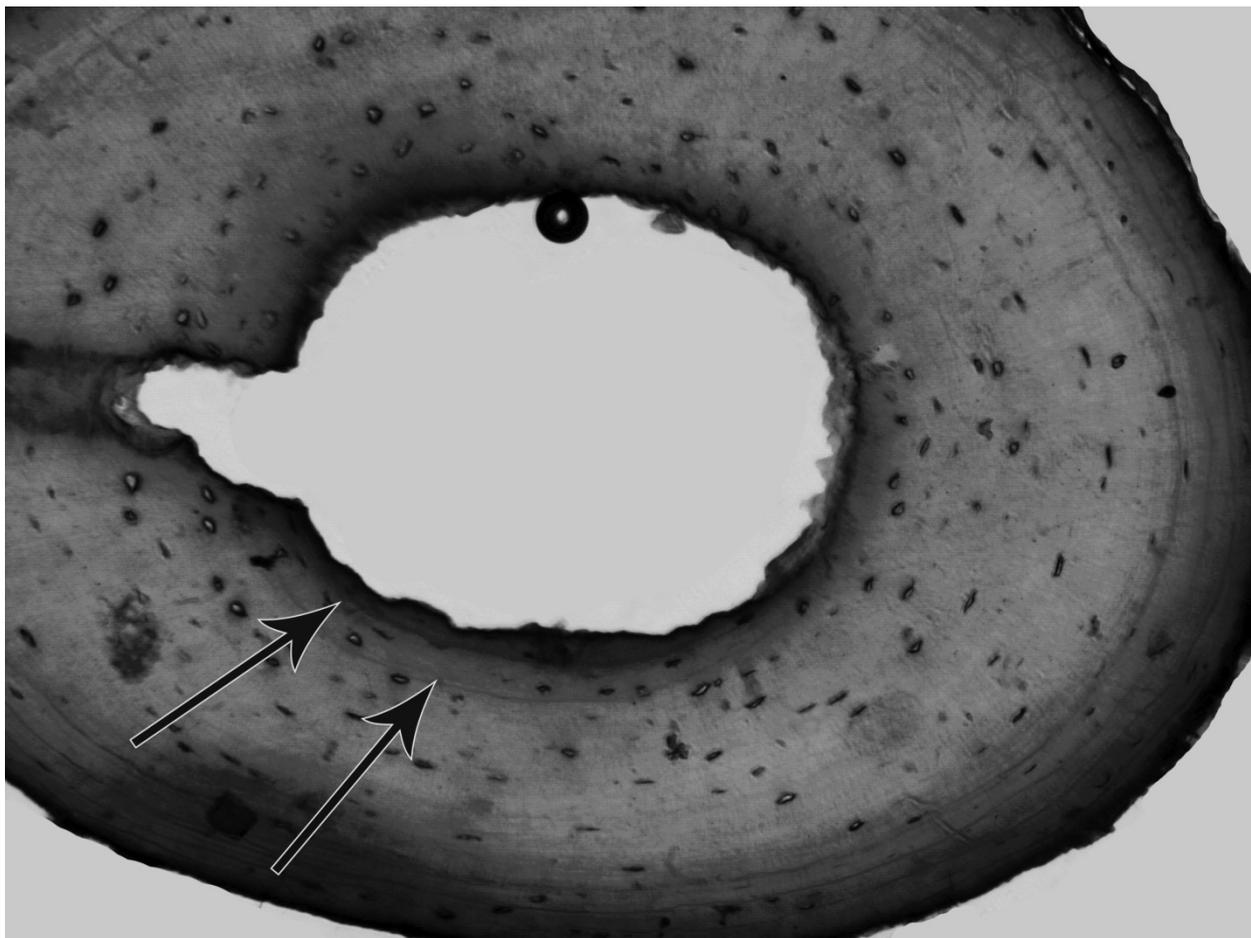


Рис. 2.2. Микрофотография среза фаланги пальца лягушки. Препарат № 24_д (2013_m_LR). Обозначения: стрелками указаны линии склеивания в периостальной части кости, которые подверглись почти полной резорбции.

На рис. 2.2. линии склеивания, расположенные ближе к эндостальной части кости, частично резорбированы в результате разрастания эндостальной полости.

Одним из способов определения количества резорбированных линий на препаратах фаланг пальцев взрослых лягушек является их сравнение с аналогичными срезами неполовозрелых особей (рис. 2.3). Определяя характерные размеры первых линий склеивания, можно определить, сколько их могло быть разрушено по мере расширения эндостальной полости.



Рис. 2.3. Микрофотография среза фаланги пальца неполовозрелой лягушки. Препарат № 26* (2011_f_RR). Обозначения: стрелками указаны линии склеивания в периостальной части кости.

Отдельной проблемой является ретроспективная оценка динамики изменения длины тела исследуемых животных. Е.М. Смирин [89] определяла изменение длины тела серых жаб, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1754), строя линию регрессии между длиной тела и площадью, ограниченной соответствующей линией склеивания на срезе фаланги пальца. Такой метод был избран на основании представлений об аллометрическом характере зависимости между длиной тела и диаметром трубчатых костей. Специальные исследования [22] показали, что наиболее точное определение длины тела лягушек возможно при использовании линейной зависимости между длиной тела и диаметром кости (Dahl-Lea method). Аналогичные

зависимости использовались и в некоторых недавних работах, выполненных на ящерицах и лягушках [21].

Мы использовали следующую формулу для ретроспективного определения длины тела исследуемых особей зеленых лягушек: $L_j = L \times LAG_j / P$. Обоснование этого подхода приведено в главе 3.

2.6. Методы имитационного моделирования

Устойчивость ГПС *Pelophylax esculentus* complex изучали с использованием имитационной модели, разработанной в соответствии с заданием, поставленным Д. А. Шабановым при нашем участии. Модель была разработана А. О. Леоновым при участии М. В. Владимировой, Г. Н. Жолткевича (ХНУ имени В. Н. Каразина), J. Newman и Q. Mair (Glasgow Caledonian University). Эта модель является консольным приложением для Java, которое имитирует изменения состава ГПС зеленых лягушек. На основании заданных начальных параметров модель пошагово проводит перестройку описываемой модельной ГПС (рис. 2.4).

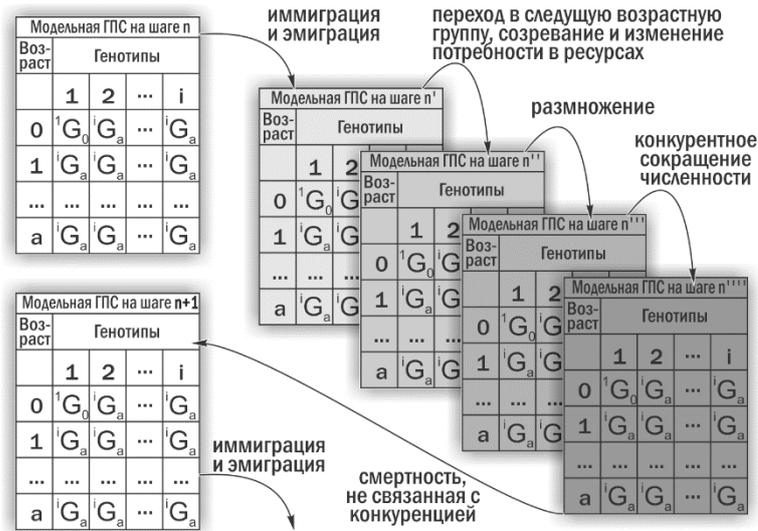


Рис. 2.4. Вычисления в каждом цикле работы имитационной модели (по [123])

К числу начальных параметров, которые задаются при моделировании, относятся:

- начальный состав (численность особей разных форм и возрастов) модельной ГПС;

- популяционнобиологические параметры всех рассматриваемых в ней групп лягушек (отличающихся по генотипам и возрасту), включающие ее жизнеспособность (вероятность выживания в неконкурентной среде), конкурентоспособность (вероятность сохранения в ходе конкурентного исключения), вероятность образования пары с партнером в ходе размножения, возраст первого размножения, максимальную продолжительность жизни, плодовитость и потребность в ресурсах;

- варианты всех возможных скрещиваний с указанием вероятностей появления различных генотипов в потомстве;

- емкость среды (количество доступных в ней ресурсов);

- сценарии иммиграции и эмиграции (при необходимости).

На каждом шаге работы модели судьба каждой особи в моделируемой ГПС (ее выживание и размножение) определяется случайными процессами и описывается вероятностями, заданными в начальных параметрах модели. С

каждыми начальными условиями выполнялось по 10 имитаций. Исходы имитаций классифицировали в зависимости от состава форм лягушек, присутствующих в модельной ГПС через 500 циклов (соответствующих 500 годам), после чего определяли распределение вероятностей разных исходов имитаций в зависимости от начального состава ГПС и принятых параметров жизнеспособности.

ГЛАВА 3.

СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА И РЕТРОСПЕКТИВНОЕ ВЫЧИСЛЕНИЕ ДИНАМИКИ РОСТА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX

3.1. Выбор мер линий склеивания, используемых в дальнейших исследованиях

Ретроспективное определение размеров тела на основании размеров линии склеивания основано на представлении, что размеры кости измеряются линейно пропорционально размерам тела (Измерение..., 2003). Это предположение следует перепроверить на нашем материале (для которого могут быть характерны иные зависимости). Если размер фаланги соответствует длине тела, обнаружить это соответствие можно, сравнивая с длиной тела лягушки наружные промеры периостальной части кости используемой в скелетохронологической работе фаланги (третьей фаланги длиннейшего пальца задней конечности).

Важно также найти ответ на один технический вопрос: какие из промеров поперечника фаланги (минимальный поперечник; максимальный поперечник; усредненный поперечник; площадь среза) оптимально использовать в таком исследовании.

Для решения этих задач следует провести исследование максимально однородной выборки, состоящей из различных по размеру особей и происходящей из одного местообитания. В табл. 3.1 приведены данные о наиболее многочисленных из изученных нами выборках. Для изучения особенностей статистической связи между поперечником фаланги и длиной тела мы использовали выборку из неполовозрелых особей и самок,

собранных в пойме Северского Донца в окрестностях биостанции ХНУ имени В.Н. Каразина (напротив с. Гайдары и с. Задонецкое).

Таблица 3.1.

Состав изученных выборок представителей *Pelophylax esculentus* complex из локалитетов, откуда были получены наибольшие выборки

Группа лягушек	Локалитеты						
	Бассейн Северского Донца					Бассейн Днестра	
	Пойма Сев. Донца (Гайдары и Задонецкое)	Иськов пруд	Нижний Добрицкий пруд	Тимченки	Жовтневе	Мерла	Краснокутск
P.l. (juv+fem)	—	—	—	—	—	14	6
P.l. (mal)	4	—	—	—	—	—	9
P.e. 2n (juv+fem)	19	16	49	9	13	—	1
P.e. 2n (mal)	41	71	53	3	4	—	1
P.e. 3n (juv+fem)	4	1	1	—	2	—	—
P.e. 3n (mal)	13	1	1	1	—	—	—
P.r. (juv+fem)	51	45	23	7	3	8	1
P.r. (mal)	11	3	3	—	2	2	—
Всего	145	137	130	20	24	24	18

Мы последовательно построили четыре графика, показывающие зависимость от длины тела минимального поперечника фаланги (P_{min}), максимального поперечника (P_{max}); усредненного поперечника (P) и площади среза (P_{sq}), вычисленной по формуле площади эллипса. Один из таких графиков показан на рис. 3.1.

Хорошо видно, что в изученной нами выборке связь между длиной тела и диаметром фаланги пальца оказывается близкой к линейной.

Мерой несоответствия эмпирических данных и вычисленной на их основании линии регрессии может быть сумма квадратов ошибок (т. е. сумма квадратов разностей между эмпирическим значением показателя и его расчетным значением, вычисленным по полученному уравнению регрессии на основании длины тела. Эти данные приведены в табл. 3.2.

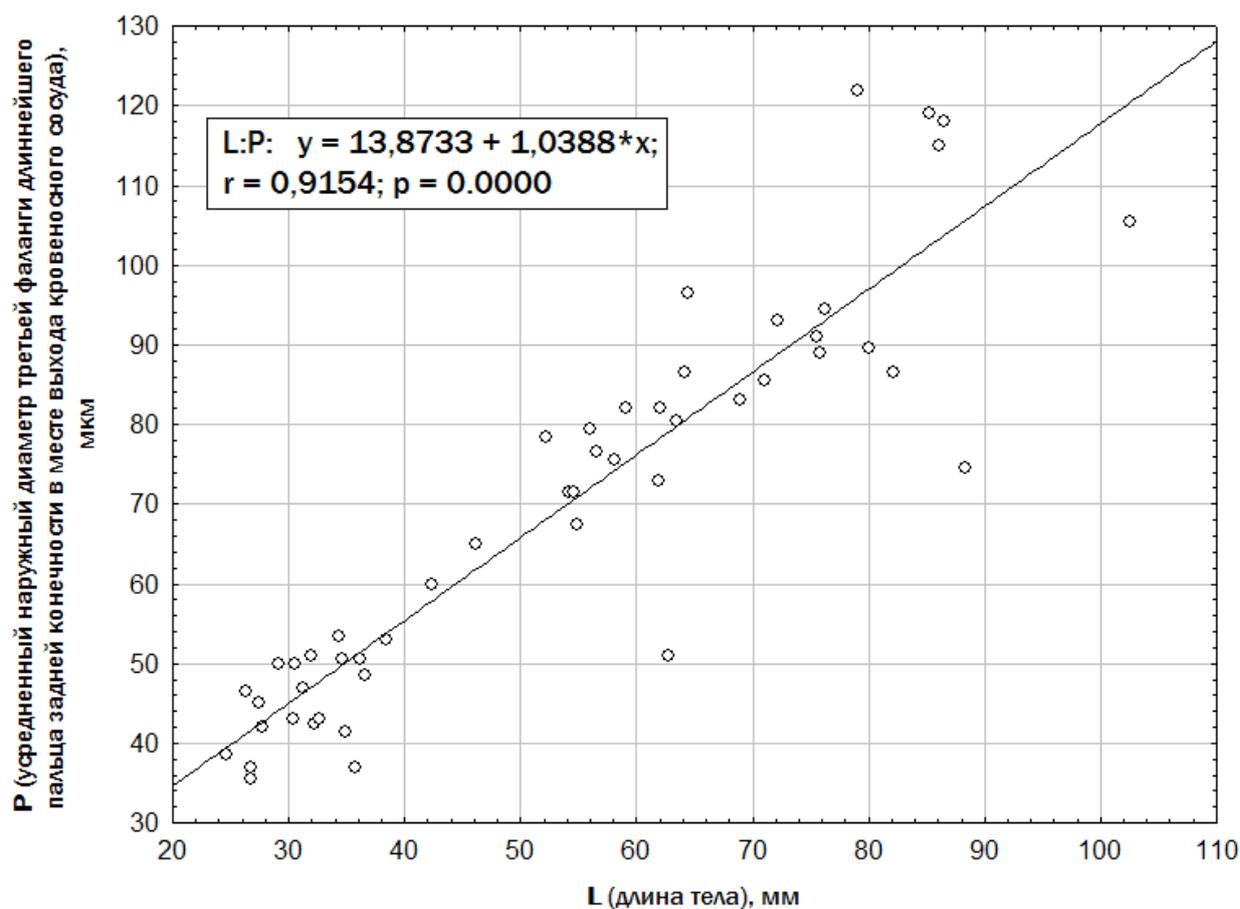


Рис. 3.1. Принятые в данной работе предположения о количестве линий в периостальной кости, резорбированных у представителей *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Таблица 3.2.

Статистическая связь между длиной тела и показателями наружного размера фаланги пальца

Показатель	Определяется	Линия регрессии показателя от длины тела (L)	Сумма квадратов ошибки
P_{min}	эмпирически	$P_{min}=14,4256+0,8341 \times L$	4808,1
P_{max}	эмпирически	$P_{max}=13,421+1,1934 \times L$	5697,8
P	$P = (P_{min} + P_{max})/2$	$P_{med}=13,8733+1,0388 \times L$	4639,0
P_{sq}	$P_{sq} = \pi \times P_{min} \times P_{max}$	$P_{sq}=-8335,5278+467,946 \times L$	160725,1 ²

Как можно убедиться с помощью приведенных в табл. 3.2 данных, наименьшая ошибка характеризует связь длины тела с средним значением наружного диаметра фаланги пальца. Наибольшая сумма квадратов ошибки характеризует связь длины тела с площадью сечения фаланги пальца. Поскольку площадь сечения, вычисляемая согласно приведенной формуле, измеряется в мкм², для нее характерны более высокие абсолютные значения. В таблице 3.2 приведено значение квадратного корня суммы квадратов ошибки, но и оно существенно выше значений суммы квадратов для линейных измерений.

Таким образом, для вычислений величин, связанных с толщиной фаланги пальца, мы в этой работе далее будем использовать усредненный диаметр (P).

3.2. Определение количества резорбированных линий склеивания в периостальной кости

Важнейшей проблемой при интерпретации скелетохронологических препаратов является то, что количество наблюдаемых линий склеивания (соответствующих зимовкам) может быть меньше, чем количество зимовок,

вследствие резорбирования части линий в ходе разрастания костномозговой полости.

В ходе скелетохронологического исследования эмпирически определяется ряд величин, соответствующих размеру наблюдаемых в кости линий склеивания: l_1, l_2, \dots, l_i . В этот ряд включаются только полностью сохранившиеся линии склеивания, поскольку установить размер полностью или частично резорбированных линий невозможно. Кроме того, в ходе определения этого ряда необходимо принять решение, какие из линий склеивания считать годичными, соответствующими зимовкам, а какие рассматривать как следствия остановки роста в течение теплого сезона.

На основании ряда размеров наблюдаемых линий склеивания можно установить ряд размеров линий склеивания, соответствующих последовательным зимовкам: $LAG_1, LAG_2, \dots, LAG_j$. Обозначим количество полностью или частично резорбированных линий как R . Эта величина состоит из двух слагаемых: Del — количества полностью резорбированных линий и Rez — количества частично резорбированных линий; $R = Del + Rez$.

В таком случае ясно, что если $j = i + R$, то $LAG_j = l_i$. На этом обстоятельстве и основано скелетохронологическое определение возраста.

Величина Rez определяется эмпирически; в таком случае, задача сводится к определению величины Del , на основании следующих эмпирических данных:

— Rez (видимые на препарате остатки частично резорбированных линий); естественно, что R не может быть меньше, чем Rez ;

— E (поперечник границы между эндостальной и периостальной частью кости); чем он больше, тем больше линий склеивания в периостальной кости могло быть резорбировано; $E = (E_{min} + E_{max})/2$;

— l_i (размер первой полностью сохранившейся линии склеивания, которая по своим размерам может соответствовать первой, второй или последующим линиям склеивания, образующимся у лягушек в исследуемом

местообитании); чем крупнее первая линия склеивания, тем более вероятно, что она соответствует линиям, образовывавшимся не во время первой, а во время второй, третьей, четвертой или даже пятой зимовки $l_i = (l_{i_min} + l_{i_max})/2$;

— принадлежности исследуемой особи к той или иной форме и ее происхождению из того или иного местообитания; эти данные необходимы для того, чтобы сравнивать друг с другом только рядоположенных, сравнимых особей; априорных оснований предполагать, что лягушек, принадлежащих к разным кариогенетическим формам или происходящих из местообитаний с различными условиями для существования лягушек, характеризует одинаковая динамика роста тела и фаланг пальцев, нет.

Ту логику, на основании которой можно выдвинуть гипотезы о количестве полностью резорбированных линий склеивания у каждой особи, можно рассмотреть на примере. В табл. 3.3 приведены результаты скелетохронологического исследования однородной выборки лягушек.

В таблице приведены важнейшие эмпирические данные, установленные во время исследования: длина тела (L), средний диаметр границы эндостальной и периостальной кости (E), диаметр первой полностью сохранившейся линии склеивания (l_1) и количество частично резорбированных линий (Rez). Диаметр второй и последующих линий склеивания в табл. 3.3. не приведен ради экономии места и постольку поскольку эти данные в таблице приведены все равно (после установления их соответствия зимовочным линиям). На основании перечисленных эмпирических данных выдвигается гипотеза о количестве полностью резорбированных линий (Del). Следствием этой гипотезы являются общее количество резорбированных линий (R), возраст (A) и размер линий, соответствующих зимовкам (LAG_l и последующие).

Результаты скелетохронологического описания самок и неполовозрелых особей из поймы Северского Донца (Гайдары и Задонецкое)

<i>N</i>	<i>L</i>	<i>E</i>	<i>I₂</i>	...	<i>Rez</i>	<i>Del</i>	<i>R</i>	<i>A</i>	<i>LAG_I</i>	<i>LAG_{II}</i>	<i>LAG_{III}</i>	<i>LAG_{IV}</i>	<i>LAG_V</i>	<i>LAG_{VI}</i>	<i>LAG_{VII}</i>	<i>LAG_{VIII}</i>	<i>LAG_{IX}</i>
1.	35,8	20,0	21,5		0	0	0	3	21,5	29,5	33,5	—	—	—	—	—	—
2.	26,8	23,0	26,5		0	0	0	2	26,5	33,0	—	—	—	—	—	—	—
3.	32,2	23,0	25,0		0	0	0	3	25,0	32,5	38,0	—	—	—	—	—	—
4.	31,2	25,0	27,5		0	0	0	3	27,5	37,0	44,0	—	—	—	—	—	—
5.	26,7	26,0	29,0		0	0	0	2	29,0	34,5	—	—	—	—	—	—	—
6.	30,4	26,0	26,5		0	0	0	3	26,5	34,5	39,5	—	—	—	—	—	—
7.	34,9	26,0	28,5		0	0	0	3	28,5	31,5	37,0	—	—	—	—	—	—
8.	36,2	26,0	30,5		0	0	0	3	30,5	39,0	—	—	—	—	—	—	—
9.	24,6	28,0	30,0		0	0	0	2	30,0	35,0	—	—	—	—	—	—	—
10.	32,6	29,0	32,5		0	1	1	3	—	32,5	40,0	—	—	—	—	—	—
11.	27,4	31,0	31,0		0	1	1	3	—	31,0	40,5	—	—	—	—	—	—
12.	34,6	31,0	36,0		0	1	1	3	—	36,0	47,0	—	—	—	—	—	—
13.	36,6	31,0	36,5		0	1	1	3	—	36,5	45,0	—	—	—	—	—	—
14.	80,1	32,0	35,5		0	1	1	5	—	35,5	57,0	68,5	81,5	—	—	—	—
15.	62,8	34,0	36,0		0	1	1	5	—	36,0	41,5	45,5	48,5	—	—	—	—
16.	27,7	34,0	36,0		0	1	1	2	—	36,0	—	—	—	—	—	—	—
17.	42,4	32,0	37,0		0	2	2	5	—	—	37,0	49,0	56,0	—	—	—	—
18.	32	33,0	38,5		0	2	2	5	—	—	38,5	44,5	48,5	—	—	—	—
19.	30,5	34,0	36,5		0	2	2	3	—	—	36,5	—	—	—	—	—	—
20.	54,9	34,0	38,0		0	2	2	6	—	—	38,0	46,0	54,5	63,0	—	—	—
21.	38,4	35,0	36,0		0	2	2	5	—	—	36,0	41,5	49,5	—	—	—	—
22.	88,3	35,0	37,5		0	2	2	7	—	—	37,5	45,0	56,5	67,0	72,0	—	—
23.	26,3	35,0	39,0		0	2	2	4	—	—	39,0	43,0	—	—	—	—	—
24.	52,2	36,0	36,0		0	2	2	4	—	—	36,0	78,5	—	—	—	—	—
25.	34,4	37,0	41,5		0	2	2	5	—	—	41,5	48,0	53,5	—	—	—	—
26.	58,1	37,0	40,0		0	2	2	5	—	—	40,0	57,0	70,5	—	—	—	—
27.	56,6	38,0	43,0		0	2	2	6	—	—	43,0	55,5	63,5	71,5	—	—	—
28.	59,1	38,0	44,5		0	2	2	6	—	—	44,5	55,5	66,0	74,0	—	—	—
29.	54,2	39,0	49,0		0	2	2	5	—	—	49,0	60,0	66,5	—	—	—	—
30.	29,1	40,0	45,0		0	2	2	3	—	—	45,0	—	—	—	—	—	—
31.	75,5	40,0	42,5		0	2	2	7	—	—	42,5	66,5	73,0	78,0	85,5	—	—
32.	71,1	43,0	49,5		0	2	2	6	—	—	49,5	66,5	74,5	81,0	—	—	—
33.	56,0	44,0	51,5		0	2	2	6	—	—	51,5	57,5	68,0	73,0	—	—	—
34.	61,9	45,0	50,0		2	0	2	7	—	—	50,0	60,5	65,0	68,5	70,5	—	—
35.	68,9	45,0	52,0		0	2	2	5	—	—	52,0	67,0	79,0	—	—	—	—
36.	62,0	45,0	51,5		0	2	2	6	—	—	51,5	66,0	73,0	77,5	—	—	—
37.	72,2	49,0	53,5		1	1	2	9	—	—	53,5	62,0	76,0	82,5	84,0	85,5	88,5
38.	79,0	49,9	53,5		0	2	2	8	—	—	53,5	62,0	75,0	92,0	114,5	120,5	—
39.	54,6	50,9	57,0		0	2	2	4	—	—	57,0	71,5	—	—	—	—	—
40.	76,3	50,9	54,0		0	2	2	6	—	—	54,0	62,5	74,5	90,5	—	—	—
41.	75,9	51,0	54,0		0	2	2	7	—	—	54,0	67,0	74,5	81,5	85,5	—	—
42.	63,4	51,0	55,0		0	2	2	4	—	—	55,0	65,0	72,5	—	—	—	—
43.	46,2	56,0	56,5		0	3	3	5	—	—	—	56,5	65,0	—	—	—	—
44.	64,4	57,0	60,5		0	3	3	7	—	—	—	60,5	67,0	79,0	85,5	—	—
45.	64,2	60,0	66,5		0	3	3	6	—	—	—	66,5	77,5	86,5	—	—	—
46.	82,2	64,0	65,5		0	3	3	8	—	—	—	65,5	72,0	75,5	81,0	83,5	—
47.	85,2	67,0	81,0		0	3	3	6	—	—	—	81,0	98,5	114,5	—	—	—
48.	102,6	83,0	97,0		0	4	4	6	—	—	—	—	97,0	105,5	—	—	—
49.	86,5	83,8	92,0		2	2	4	6	—	—	—	—	92,0	118,0	—	—	—
50.	86,1	95,8	104,5		1	3	4	8	—	—	—	—	104,5	107,5	112,5	115,0	—
51.	56,8	122,9	126,5		0	4	4	7	—	—	—	—	126,5	136,0	148,0	—	—

Особи в табл.3.3 выстроены в порядке увеличения общего количества резорбированных линий (R), а для особей с одинаковым предполагаемым количеством резорбированных линий — в порядке увеличения границы между эндостальной и периостальной костью (E).

Понятно, что изменяя предположение о количестве частично резорбированных линий (Del), мы меняем общее количество резорбированных линий (R), и «сдвигаем» предположения о соответствии наблюдаемых линий склеивания (l_i) и линий склеивания, которые трактуются как соответствующие зимовкам в разном возрасте (LAG_j) и изменяется диагностируемый возраст (A).

Принимая предположения о количестве полностью резорбированных линий, мы использовали созданную в программе Statistica таблицу, организованную так же, как табл. 3.3. Изменение предполагаемого количества резорбированных линий в этой таблице вызывает ее автоматическую перестройку и смещение на необходимое количество позиций соответствий между l_i и LAG_j .

Особи №№ 1-9 трактуются в табл. 3.3 как такие, какие еще не потеряли ни одной линии склеивания. Для некоторых из них это несомненно. Они имеют диаметр линии первой зимовки (LAG_1) примерно соответствующий 26-27 мкм, и диаметр границы эндостальной и периостальной кости, который не мог бы скрыть такую линию. Выбивается из общего ряда особь № 1, которая характеризуется очень медленным ростом. Тем не менее, возраст особей №№ 1-8 можно считать установленным вполне надежно. Особь № 9 имеет относительно большую границу эндостальной и периостальной кости, и первая линия склеивания у нее достаточно велика. Можно предположить, что одна линия склеивания у этой особи резорбировалась, но, все-таки, это предположение менее вероятно чем то, которое показано в табл. 3.3. Размеры линий склеивания особи № 9 более соответствуют двухлетке, чем трехлетке.

По отраженным в таблице параметрам на особь № 9 достаточно похожи особи № 10 и 11, однако мы относим их к числу тех, кто потеряли одну линию. Это связано и с более крупным диаметром границы эндостальной и периостальной кости, и с относительно более крупными линиями склеивания. Впрочем, следует отметить, что явного разрыва между особями № 9 и №10 нет, но, на наш взгляд, граница между особями, не потерявшими ни одной линии и потерявшими одну, вероятнее всего, проходит именно здесь.

Определение возраста особей №№ 12-16 особых сомнений не вызывает. Благодаря им мы можем установить, что типичный размер линии второй зимовки соответствует примерно 36 мкм, а линии третьей зимовки — 40-45 мкм.

Подобную логику можно применять и далее, перемещаясь по табл. 3.3 сверху вниз. В том случае, если какая-то особь плохо вписывается в состав своей группы, можно попробовать перенести ее в соседнюю группу, и, если там она будет выделяться еще сильнее, вернуть ее обратно.

Следует особо обсудить интерпретацию препаратов нескольких особей, находящихся внизу табл. 3.3. Наши предположения о существовании лягушек, у которых резорбировано 4 линии склеивания, вызвали недоверие у классика скелетохронологии Э. М. Смириной (личное сообщение). Как видно из табл. 3.3, особи №№ 48-51, для которых мы предполагаем резорбирование четырех линий, имеют очень большой диаметр границы между эндостальной и периостальной костью. Когда эндостальная кость выпадает из препарата, такие препараты выглядят как кольца, внутри которых легко поместятся полные срезы. Контрольные препараты, выполненные на материале от этих особей, подтвердили наличие у них необычно широкой эндостальной полости. В нескольких случаях правильность определения нами количества резорбированных линий подтверждается их видимыми остатками. В соответствии с этим, мы считаем отраженные в табл. 3.3 предположения

наилучшей из гипотез, которая может быть принята в отношении исследованных нами особей.

Принятые нами на этих основаниях предположения о количестве резорбированных линий у изученной совокупности лягушек отражены на рис. 3.2.

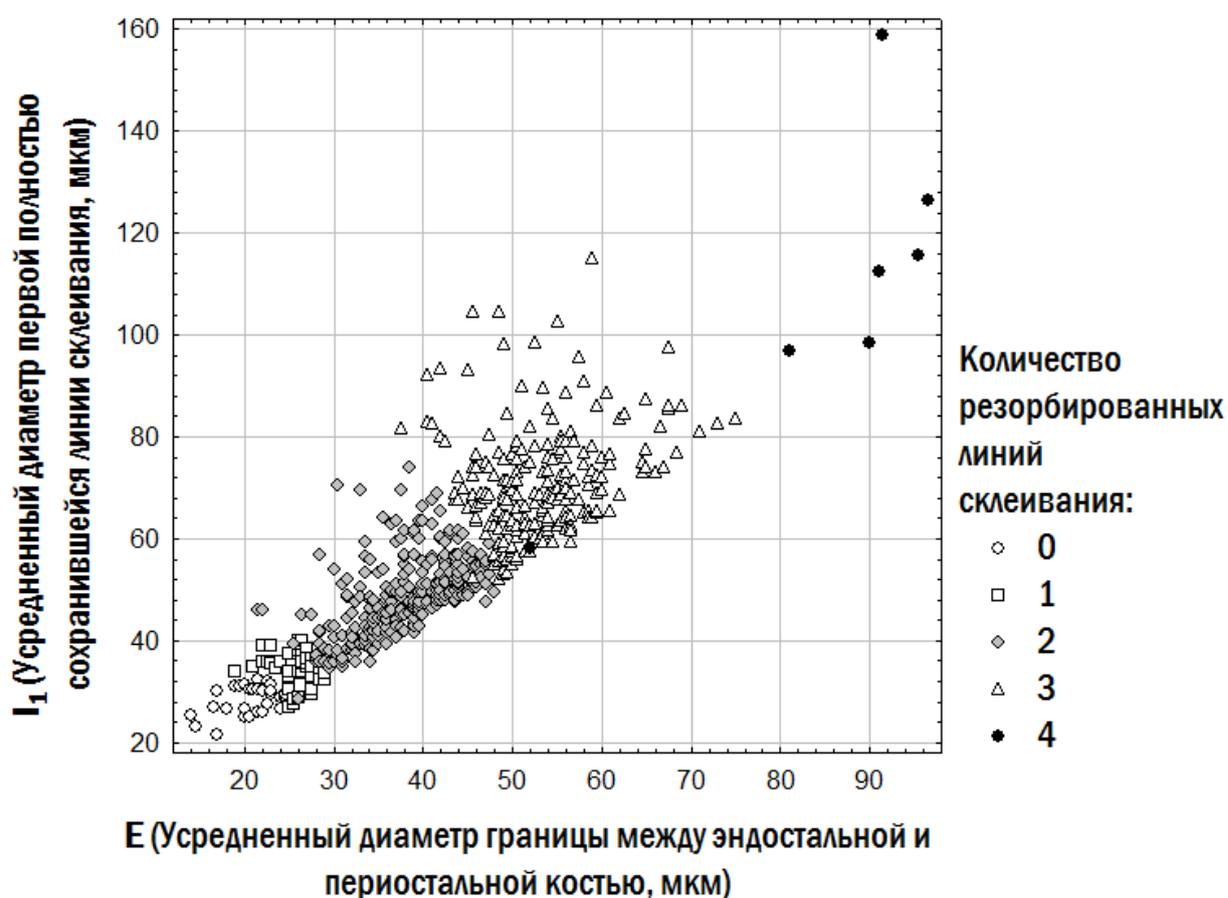


Рис. 3.2. Принятые в данной работе предположения о количестве линий в периостальной кости, резорбированных у представителей *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Размеры усредненной границы между эндостом и периостом, первой сохранившейся линии склеивания, а также предполагаемых линий склеивания первого, второго и третьего года у представителей *P. lessonae* существенно отличался от таковых у представителей *P. ridibundus* и *P. esculentus*. Поэтому *P. lessonae* рассматривались нами независимо от представителей других видов (рис. 3.3).

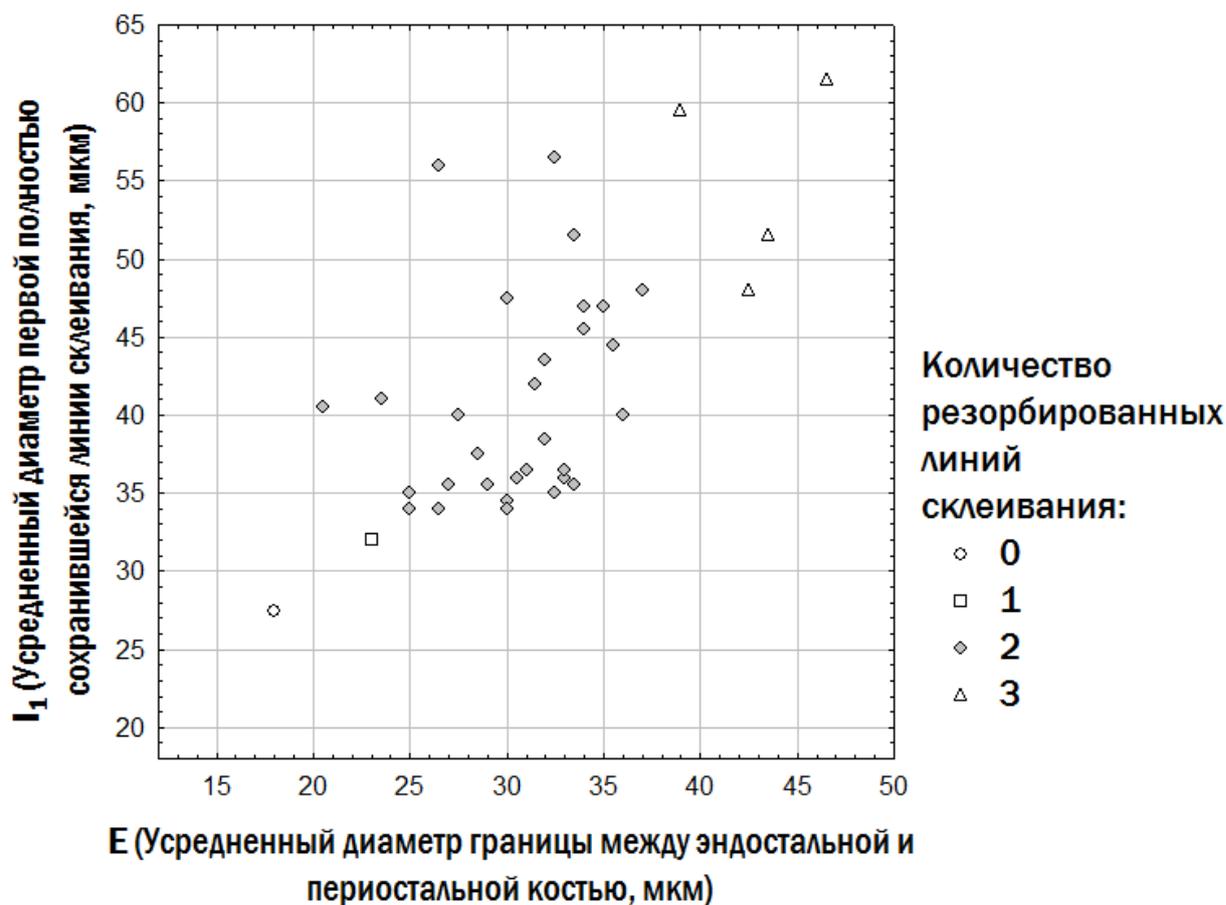


Рис. 3.3. Принятые в данной работе предположения о количестве линий в периостальной кости, резорбированных у представителей *P. lessonae*

3.3. Ретроспективное вычисление динамики роста по скелетохронологическим данным

В пункте 3.1 показано, что связь среднего диаметра фаланги пальца с длиной тела в однородных выборках жаб носит линейный характер (рис. 3.1). Этот результат получен при сравнении разных особей, имеющих разный возраст. Однако он позволяет сделать заключение, что у каждой отдельной особи наружный диаметр фаланг пальцев также связан линейной зависимостью с длиной тела.

Линии склеивания образуются во время зимовок; их размер определяется наружным диаметром кости в то время, когда она образовывалась. Это означает, что размеры линий склеивания (и, в частности, их усредненные поперечники, используемые как мера размеров линий склеивания в данной работе) связаны линейной зависимостью с длиной тела особи в тот момент, когда они образовывались. В трубчатых костях лягушек и других пойкилотермных животных зарегистрирована история изменения их размеров.

Исходя из того, что зависимость размеров кости и размеров тела носит линейный характер, мы можем написать, что $P/L = LAG_j/L_j$. Как видно по рис. 3.1, точки, соответствующие некоторым лягушкам, находятся выше линии регрессии для всей изученной совокупности (эти лягушки имеют относительно толстые фаланги пальцев), а некоторые — ниже (для особей с относительно тонкими фалангами). Эти смещения точек от линии регрессии носят частично случайный характер (связанный с погрешностями измерения), а частично отражают индивидуальные особенности изученных лягушек. Мы имеем все основания предположить, что эти индивидуальные особенности проявлялись на протяжении всей жизни особи.

На основании предыдущего уравнения мы можем сделать вывод, что $L_j = L \times LAG_j/P$. Пользуясь формулой, можно установить динамику размеров особи за тот период ее онтогенеза, который запечатлен в линиях склеивания в ее кости.

Одно из важных событий в жизни особи, которое может быть отражено в структуре ее кости — переход от периода, когда вся полученная энергия тратится на рост к периоду, когда существенная часть этой энергии тратится на размножение. Этот переход должен сопровождаться замедлением роста. Такое замедление будет более заметным не на графиках, показывающих изменение длины тела, а на графиках, показывающих зависимость от времени величины относительного прироста (g_j): $g_j = (L_j - L_{j-1})/L_{j-1}$.

Интерпретация относительного прироста весьма проста — это доля длины тела лягушки в предыдущем году, на которую она увеличивается в последующем году.

3.4. Краткие результаты главы 3

В главе изложены результаты выполнения двух первых задач, поставленных перед данным диссертационным исследованием: оптимизации методики скелетохронологического исследования зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex), и определения возраста зеленых лягушек в выборке из Северско-Донецкого центра их разнообразия.

Поставленные задачи выполнены. Показано, что для ретроспективного определения длины тела оптимально использовать среднее значение наружного диаметра исследуемой фаланги пальца.

Для ряда отдельных экземпляров однозначное определение возраста оказывается невозможным. Возраст отдельной особи, определенный методами скелетохронологии, является более или менее вероятной гипотезой, основанной на предположении о количестве резорбированных линий склеивания и на оценке наблюдаемых линий склеивания как зимовочных или связанных с перерывами роста в течение теплого сезона. Для повышения вероятности этого предположения о возрасте особи необходимо проводить исследования выборок из изучаемых популяций, включающих молодых особей. В то же время результаты изучения выборки из определенной популяции позволяют с высокой степенью надежности установить характерное для этой выборки возрастное распределение.

Материалы данной главы отражены в публикациях [101, 103, 104, 106, 107, 102, 105] и вошли в отчеты по научно-исследовательским темам ХНУ имени В. Н. Каразина [74, 88].

ГЛАВА 4.
ВОЗРАСТНЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРА ОТ
ВОЗРАСТА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *PELOPHYLAX*
ESCULENTUS COMPLEX

4.1. Сравнение возрастных распределений групп зеленых лягушек, отличающихся по их форме и полу

В результате наших исследований, описанных в предыдущей главе, мы получили распределение лягушек по возрасту, отраженное в табл. 4.1. Эта таблица отражает результат учета принятых нами гипотез о количестве резорбированных линий на срезах фаланг пальцев лягушек.

Интерес представляет сравнение полученных распределений. Это сравнение может быть организовано двумя разными способами. Мы можем провести качественное сравнение: установить, какие из полученных распределений более подобны, а какие сильнее отличаются. Кроме того, мы можем установить значимость зарегистрированных отличий.

Таблица 4.1.

Распределение изученных представителей зеленых лягушек по форме, полу и возрасту

Форма	Пол	Возраст (количество зимовок)											Всего	
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>P.l.</i>	juv	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3
	mal	0	0	0	3	7	4	0	0	0	0	0	0	14
	fem	0	0	0	3	12	2	2	1	0	0	0	0	20
	Всего	0	1	0	6	21	6	2	1	0	0	0	0	37
<i>P.r.</i>	juv	1	3	3	5	1	0	0	0	0	0	0	13	
	mal	0	0	1	5	2	9	8	3	2	0	1	31	
	fem	0	0	6	26	31	28	22	24	8	2	2	149	
	Всего	1	3	10	36	34	37	30	27	10	2	3	193	
<i>P.e.</i> 2n	juv	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
	mal	0	0	6	10	31	61	63	29	11	1	0	212	
	fem	0	0	1	17	26	19	36	20	8	5	2	134	
	Всего	0	1	8	27	57	80	99	49	19	6	2	348	
<i>P.e.</i> 3n	juv	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
	mal	0	0	0	0	2	6	8	2	2	0	0	20	
	fem	0	0	1	1	3	0	6	1	0	0	0	12	
	Всего	0	0	3	1	5	6	14	3	2	0	0	34	
Всего		1	5	21	70	117	129	145	80	31	8	5	612	

Чтобы сравнить полученные распределения, их следует привести к сравнимому виду. Для такого сравнения мы используем только возрастные распределения самцов и самок. Процентный состав самцов и самок разного возраста приведен в табл. 4.2. В табл. 4.2 не отражены данные по неполовозрелым особям, потому что их количество во всех четырех

изучаемых формах *Pelophylax esculentus* complex относительно невелико, и они зарегистрированы только в младших возрастных классах.

Распределения, приведенные в табл. 4.2, начинаются с возраста, соответствующего двум зимовкам.

Таблица 4.2.

Распределение самцов и самок изученных форм зеленых лягушек по возрасту, %

Форма	Пол	Возраст (количество зимовок)								
		2	3	4	5	6	7	8	9	10
P.l.	mal	0,0%	21,4%	50,0%	28,6%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%
	fem	0,0%	15,0%	60,0%	10,0%	10,0%	5,0%	0,0%	0,0%	0,0%
P.r.	mal	3,2%	16,1%	6,5%	29,0%	25,8%	9,7%	6,5%	0,0%	3,2%
	fem	4,0%	17,4%	20,8%	18,8%	14,8%	16,1%	5,4%	1,3%	1,3%
P.e. 2n	mal	2,8%	4,7%	14,6%	28,8%	29,7%	13,7%	5,2%	0,5%	0,0%
	fem	0,7%	12,7%	19,4%	14,2%	26,9%	14,9%	6,0%	3,7%	1,5%
P.e. 3n	mal	0,0%	0,0%	10,0%	30,0%	40,0%	10,0%	10,0%	0,0%	0,0%
	fem	8,3%	8,3%	25,0%	0,0%	50,0%	8,3%	0,0%	0,0%	0,0%
Всего		2,4%	12,0%	25,8%	19,9%	24,6%	9,7%	4,1%	0,7%	0,8%

Строки табл. 4.2 можно сравнить друг с другом. Лучше всего для такого сравнения подходит метод главных компонент: ординация сравниваемых объектов в искусственно вычисленных осях, которые являются такими линейными комбинациями исходных признаков, что на них проецируется максимальная дисперсия сравниваемых объектов [112]. Результаты такой ординации показаны на рис. 4.1.

Как можно увидеть по рис. 4.1, первая главная компонента, которая принимает на себя почти 40% всей дисперсии, отделяет распределения *P. lessonae* от таковых *P. ridibundus* и *P. esculentus* (как диплоидов, так и триплоидов). Воспользовавшись табл. 4.2, легко понять, с чем связано это отличие. Прежде всего, оно связано с меньшей продолжительностью жизни

P. lessonae по сравнению с другими изученными формами лягушек (и, вследствие этого, с меньшими значениями регистрируемого при их изучении возраста).

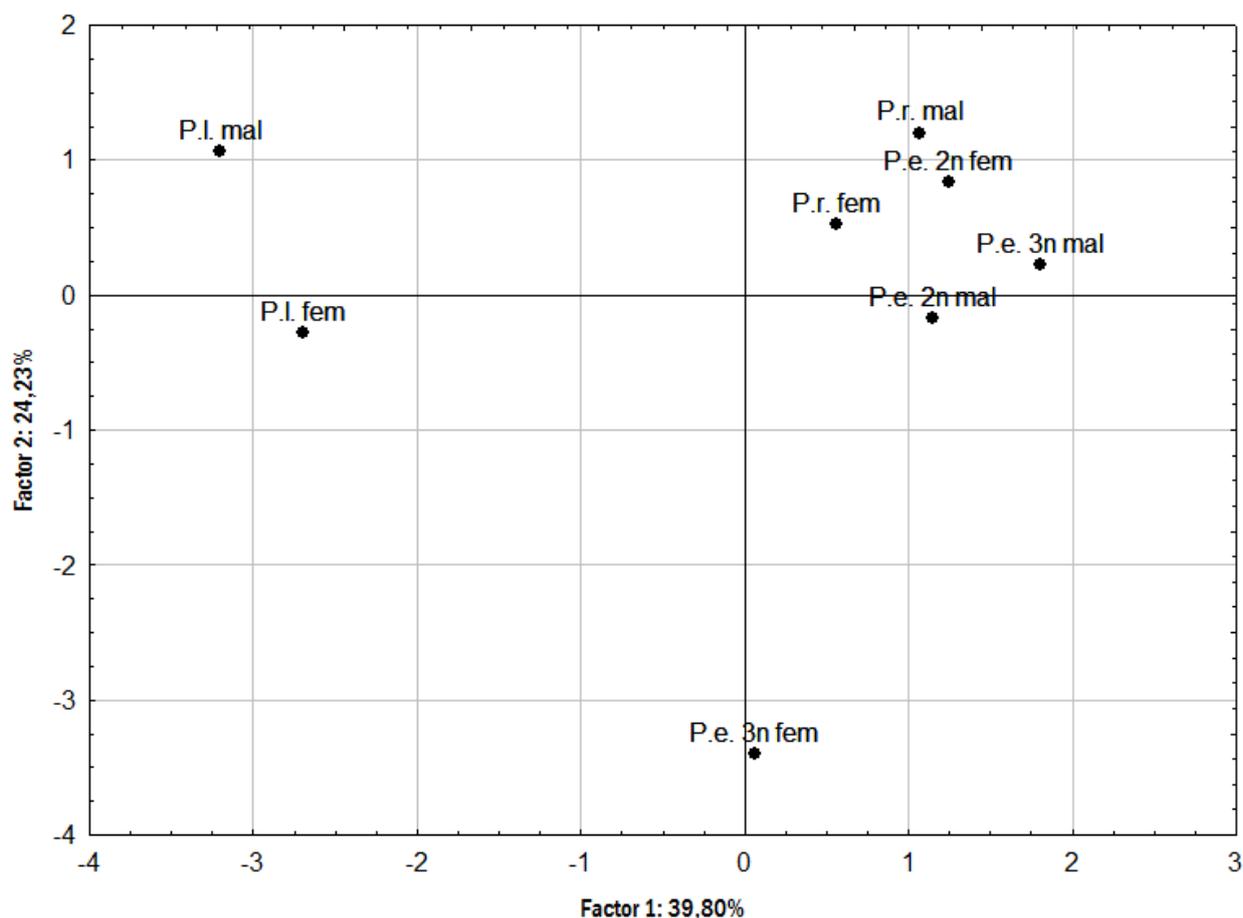


Рис. 4.1. Сравнение самок и самцов изученных форм зеленых лягушек по зарегистрированным для них возрастным распределениям (метод главных компонент)

Почти 25% наблюдаемой дисперсии (различий групп лягушек, отличающихся по форме и полу, по их возрастным распределениям) приходится на вторую главную компоненту. По ней самки триплоидов *P. esculentus* отличаются от всех остальных групп. Табл. 4.2 и рис. 4.2 позволяют понять, что это связано с необычной формой распределения, характерного для самок- триплоидов *P. esculentus*.

Причиной необычности распределения самок триплоидов *P. esculentus* является «провал», соответствующий пятилетнему возрасту. Естественно, что такой результат не может отражать специфику триплоидных самок и является результатом случайности. Не следует забывать, что самки-триплоиды — самая малочисленная группа особей, представленных в нашем анализе: их изучено всего 12 штук (табл. 3.1).

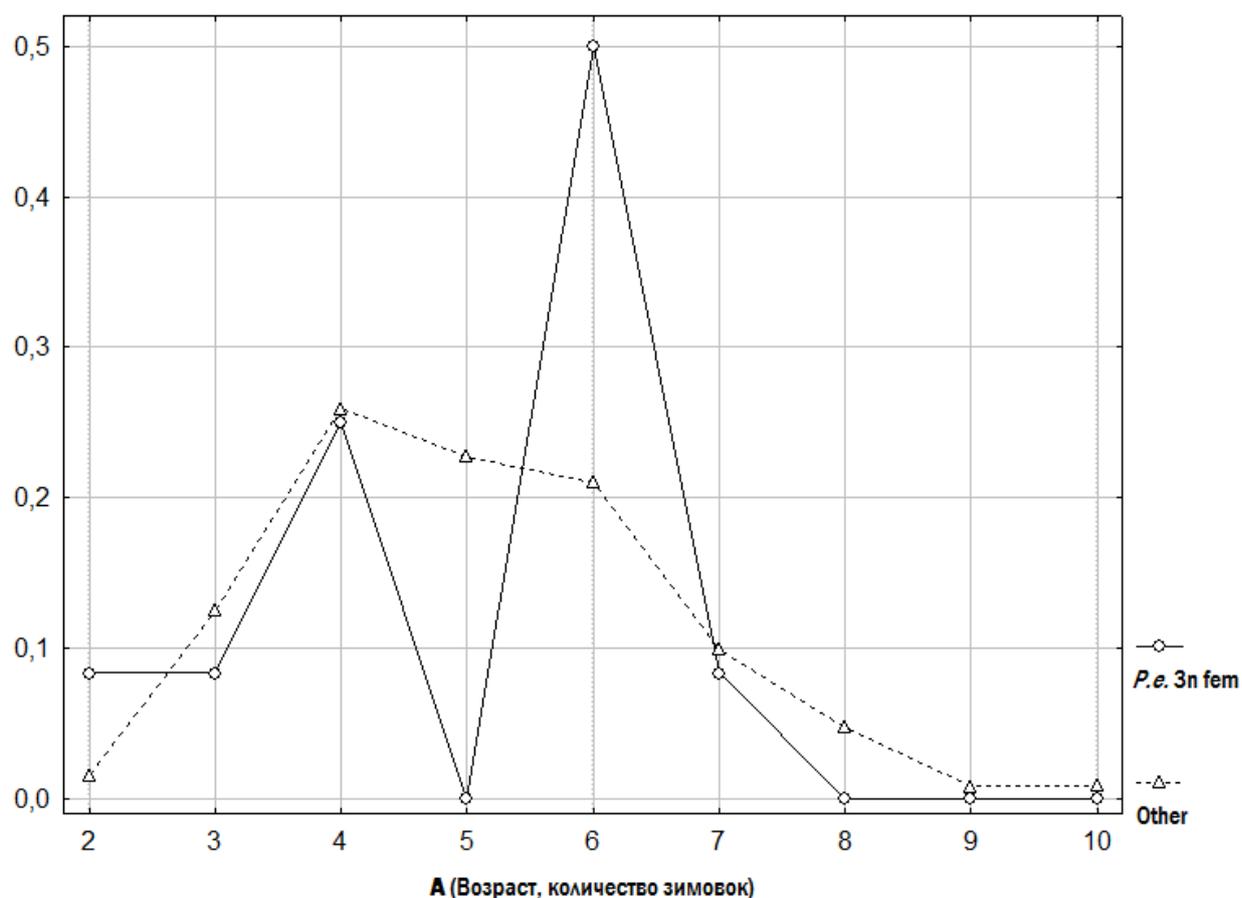


Рис. 4.2. Сравнение возрастного распределения самок триплоидов *P. esculentus* и всех остальных лягушек. Видно, что необычность распределения самок-триплоидов связана с отсутствием пятилеток и обилием шестилеток

4.2. Значимость отличий возрастных распределений групп зеленых лягушек, отличающихся по их форме и полу

Следующим способом сравнения зарегистрированных распределений является определение значимости их отличий. Всего мы сравниваем 8 возрастных распределений (для 8 групп зеленых лягушек, отличающихся по форме и полу). Два распределения сравнивались попарно, если они относились к лягушкам одной формы или одного пола; сравнения распределений, отличающихся и по форме, и по полу, являются бессмысленными (табл. 4.3). Для сравнения двух распределений использовали критерий χ^2 Пирсона; распределение меньшей по численности группы рассматривали, как наблюдаемое, а большей. Как ожидаемое рассматривалось распределение, соответствующее по долям разных возрастов таковому для более многочисленной группы, но приведенное к численности меньшей по численности группы.

Таблица 4.3.

Значимость отличий (по критерию χ^2 Пирсона) между возрастными распределениями для групп зеленых лягушек, отличающихся по форме и по полу. Полужирным шрифтом выделены отличия, которые являются значимыми с учетом поправки по Хольму-Бонферрони (табл. 4.4)

<i>P.l. mal</i>	<i>P.l. fem</i>	<i>P.r. mal</i>	<i>P.r. fem</i>	<i>P.e. 2n mal</i>	<i>P.e. 2n fem</i>	<i>P.e. 3n mal</i>	<i>P.e. 3n fem</i>
<i>P.l. mal</i>	0,478860	<0,000001	—	<0,000001	—	0,000152	—
	<i>P.l. fem</i>	—	0,010666	—	0,003184	—	0,173944
		<i>P.r. mal</i>	0,215898	0,215898	—	0,992383	—
			<i>P.r. fem</i>	—	0,000051	—	0,665485
				<i>P.e. 2n mal</i>	0,000001	0,988873	—
					<i>P.e. 2n fem</i>	—	0,828704
						<i>P.e. 3n mal</i>	0,909778

Следует подчеркнуть, что данные, приведенные в табл. 4.3, нуждаются в корректировке с использованием поправки на множественные сравнения. В ней рассматриваются результаты 16 различных сравнений. При выполнении единичного теста основанием для отбрасывания нулевой гипотезы является значимость (вероятность случайного возникновения наблюдаемых отличий между сравниваемыми распределениями), меньшая, чем 0,05. В том случае, если проводится 16 сравнений, при использовании порогового уровня значимости 0,05 скорее всего будет сделана ошибка, связанная с принятием альтернативной гипотезы, которая является неверной. В связи с этим необходимо использовать поправку для множественных сравнений. Мы используем метод Хольма-Бонферрони [184], вычисления в соответствии с которым приведены в табл. 4.4.

Таблица 4.4.

Вычисление поправки по Хольму-Бонферрони для данных, приведенных в табл. 4.3. Альтернативная гипотеза (постулирующая наличие различий между сравниваемыми выборками) принимается, если $p \leq a'$

Неоткорректированный уровень значимости (p)	i (ранг, от 1 до m; m=16)	Откорректированный пороговый уровень значимости $a' = a/(m-i+1)$; $a=0,05$	Альтернативная гипотеза (H ₁)	Нулевая гипотеза (H ₀)
<0,000001	1	0,003125	принимается	отвергается
<0,000001	2	0,003333	принимается	отвергается
<0,000001	3	0,003571	принимается	отвергается
0,000051	4	0,003846	принимается	отвергается
0,000152	5	0,004167	принимается	отвергается
0,003184	6	0,004545	принимается	отвергается
0,010666	7	0,005	отвергается	принимается
0,173944	8	0,005556	отвергается	принимается
0,215898	9	0,00625	отвергается	принимается
0,215898	10	0,007143	отвергается	принимается
0,47886	11	0,008333	отвергается	принимается
0,665485	12	0,01	отвергается	принимается
0,828704	13	0,0125	отвергается	принимается
0,909778	14	0,016667	отвергается	принимается
0,988873	15	0,025	отвергается	принимается
0,992383	16	0,05	отвергается	принимается

Возвращаясь к табл. 4.3, следует подчеркнуть, что в ней зарегистрированы различия возрастных распределений между *P. lessonae* и другими формами зеленых лягушек. Для триплоидных гибридов (самой многочисленной исследованной формы) зарегистрировано значимое различие возрастных распределений самцов и самок. Наконец, значимые отличия

зарегистрированы для самок *P. ridibundus* и диплоидных *P. esculentus*. Сравним последнюю пару распределений детальнее (рис. 4.3).

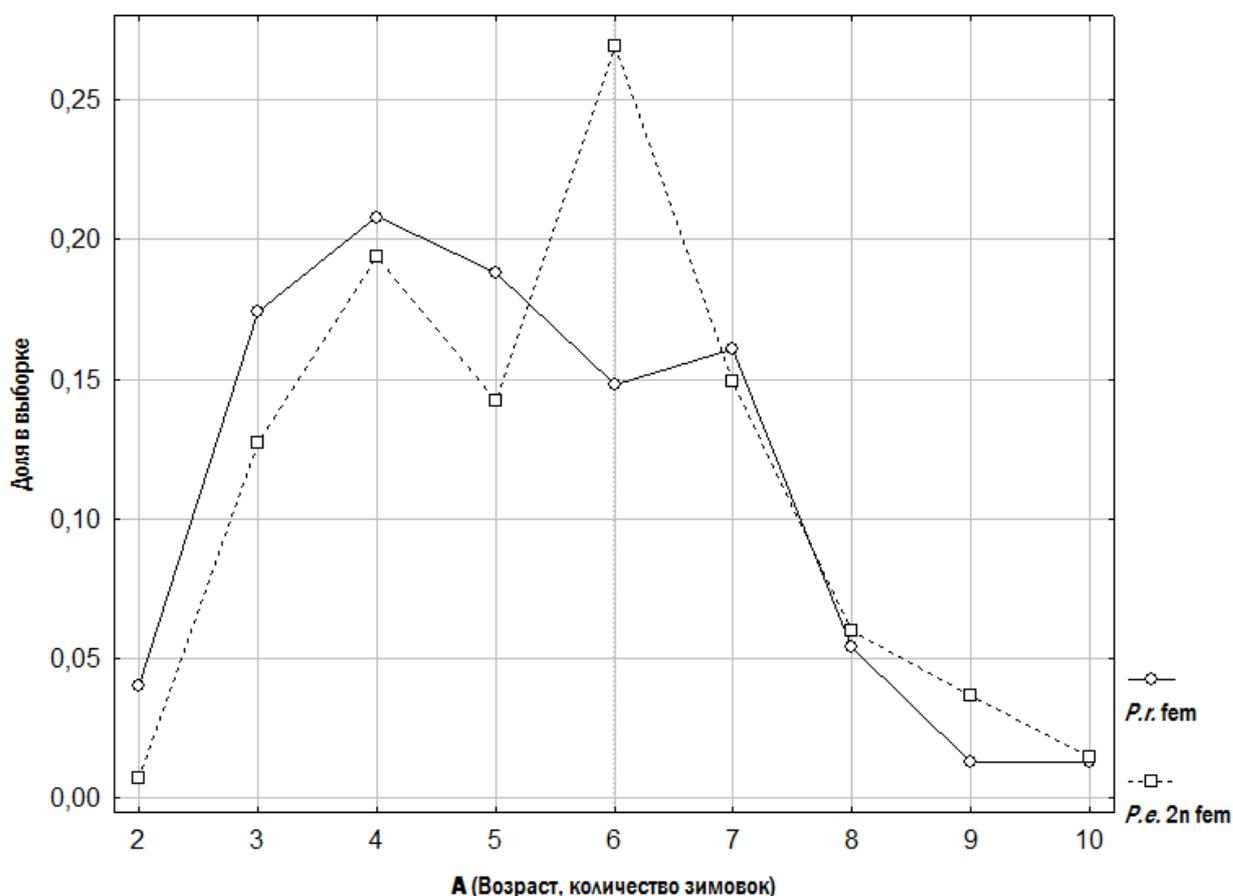


Рис. 4.3. Возрастное распределение самок *P. ridibundus* и диплоидов *P. esculentus*

Можно убедиться, что математически значимые различия между распределениями, которые сравниваются на рис. 4.3, связаны с «провалом» численности самок-пятилеток у *P. esculentus* (и менее значительным «провалом» шестилеток *P. ridibundus*). Поскольку нет оснований ожидать, что эта особенность зарегистрированных распределений отражает устойчивую возрастную структуру изучаемых форм лягушек (численность старших возрастных классов не может быть устойчиво более высокой, чем младших), мы рассматриваем это различие, как отражающее специфику состава исследованных нами выборок.

Таким образом, проведенный нам анализ подтвердил возможность рассмотрения возрастных распределений *P. ridibundus*, а также диплоидов и триплоидов *P. esculentus* совместно, а распределений *P. lessonae* — отдельно от остальных форм лягушек.

4.3. Возрастные распределения самок и самцов объединенной группы *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Как мы установили в предыдущем пункте, возрастные распределения *P. ridibundus* и *P. esculentus* целесообразно рассматривать совместно. Возрастные распределения объединенной выборки представлены в табл. 4.5.

Таблица 4.5.

Возрастные распределения особей объединенной выборки *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Пол	Возраст (количество зимовок)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
juv	4	6	5	1	0	0	0	0	0	0
mal	0	7	15	35	76	79	34	15	1	1
fem	0	8	44	60	47	64	45	16	7	4
juv+fem	4	14	49	61	47	64	45	16	7	4

У нас нет данных о том, являются ли неполовозрелые особи (обозначенные, как *juv*) генетическими самками или самцами. Однако их можно рассматривать совместно с самками. Дело в том, что представители мужского пола отличаются и от неполовозрелых особей, и от самок специфическими признаками (брачными мозолями на передних конечностях,

резонаторами в углах рта). Принять половозрелого самца за неполовозрелую особь маловероятно — между ними есть отчетливые различия. В то же время однозначно определить по внешнему виду, является особь зрелой самкой или неполовозрелой особью (самкой или самцом), невозможно. Результаты сравнения возрастных распределений самцов и самок (вместе с неполовозрелыми) представлены на рис. 4.4.

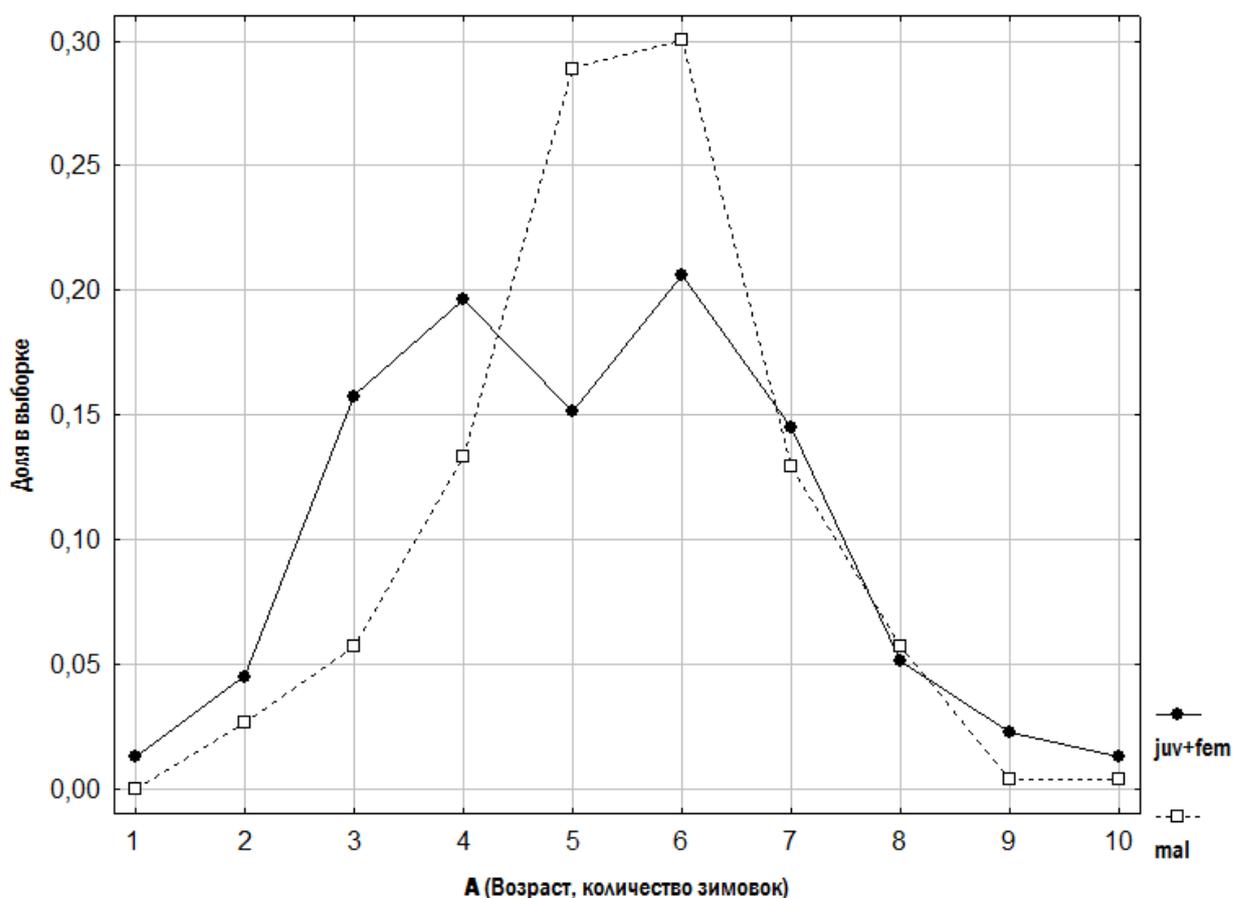


Рис. 4.4. Сравнение возрастного распределения самок и самцов (совместно для *P. ridibundus*, диплоидов и триплоидов *P. esculentus*)

В целом зарегистрированные возрастные распределения самок и самцов оказались достаточно подобными. Сказанному не противоречит то, что при сравнении по критерию χ^2 Пирсона разница между этими распределениями оказывается высоко значимой ($p < 0,000001$): при достаточно высокой численности выборок даже не очень яркие отличия между ними оказываются значимыми. Существенной особенностью распределения самок является

относительная нехватка особей пятилетнего возраста, проявляющаяся на диплоидных гибридах.

Зарегистрированное при анализе собранных нами выборок возрастное распределение кардинально отличается от действительного возрастного распределения популяций и ГПС зеленых лягушек. Причина этого состоит в том, что мы исследовали не репрезентативные выборки всего популяционного состава, а выборки, собранные на нересте (и, в некоторых случаях, в местах нереста после его окончания).

К сожалению, непосредственный анализ возрастных распределений, полученных по результатам скелетохронологического изучения выборок зеленых лягушек, собранных на местах нереста, не позволяет получить ответы на некоторые существенные вопросы, которые касаются их демографических характеристик. К числу этих вопросов относится выяснение действительных возрастных распределений в популяциях и ГПС *Pelophylax esculentus* complex, выяснение возраста наступления половой зрелости, определение характерной для разных возрастов смертности и т.д. Для того, чтобы найти ответы на эти вопросы, необходимо применять иные методы, подробно охарактеризованные далее.

4.4. Зависимость длины тела *P. ridibundus* и *P. esculentus* от возраста, формы лягушек и их пола

Эффективным способом, позволяющим оценить влияние различных факторов на размер лягушек, является многофакторный дисперсионный анализ. К сожалению, в изученной нами выборке (см. табл. 4.1) реализуются не все сочетания формы, возраста и пола. В связи с этим, мы провели такой

анализ для тех возрастов, к которым относятся оба пола всех форм *P. ridibundus* и *P. esculentus*.

В анализе рассматривались все формы лягушек, за исключением *P. lessonae*. В качестве зависимой величины рассматривали длину тела; в качестве независимых факторов — возраст (4, 6 и 7 зимовок), форму (*P.r.*, *P.e.* 2п, *P.e.* 3п) и пол (mal и fem). Результаты анализа представлены в табл. 4.6 и на рис. 4.5.

Таблица 4.6.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа, рассматривающего влияние возраста (4, 6 или 7 зимовок), формы (*P.r.*, *P.e.* 2п, *P.e.* 3п) и пола (mal и fem) на длину тела *P. ridibundus* и *P. esculentus*

	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
A (Возраст)	14959,8	2	7479,9	49,957	0,000000
Form (Форма)	1763,2	2	881,6	5,888	0,003104
Sex (Пол)	400,9	1	400,9	2,678	0,102810
A*Form	1339,2	4	334,8	2,236	0,065155
A*Sex	133,6	2	66,8	0,446	0,640561
Form*Sex	862,4	2	431,2	2,880	0,057697
A*Form*Sex	1117,1	4	279,3	1,865	0,116483
Error	44768,0	299	149,7		

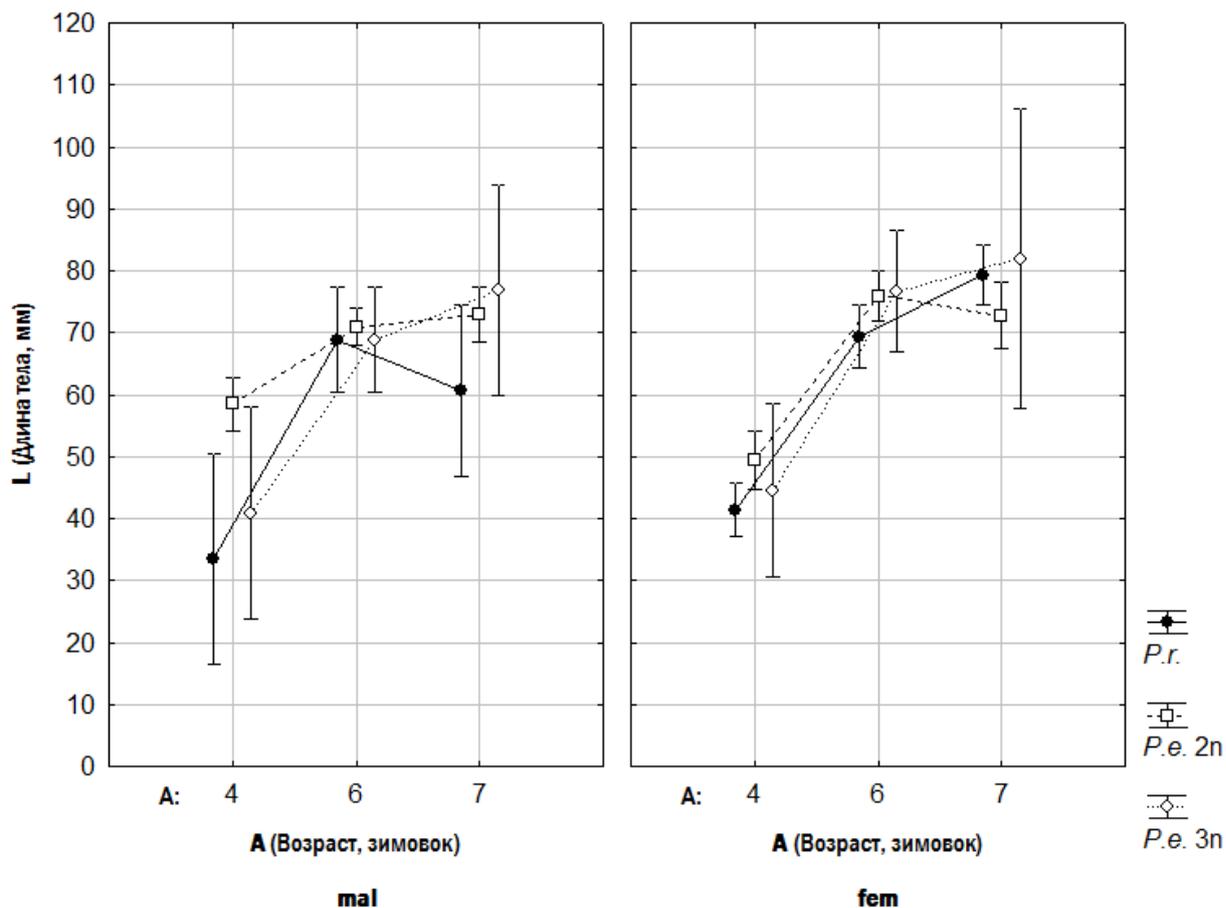


Рис. 4.5. Результат трехфакторного дисперсионного анализа (см. табл. 4.6). Показано взаимодействие всех трех рассмотренных факторов (возраста, формы и пола) в их влиянии на длину тела

Анализируя рассмотренные факторы по отдельности, можно убедиться в сильном влиянии возраста на длину тела. Ничего неожиданного в этом результате нет: лягушки постоянно растут в течение своей жизни, и чем они старше, тем большей должна быть длина их тела.

Значимым оказалось влияние формы (генотипа лягушек) на длину тела (рис. 4.6). Обращает на себя внимание то, что во всех трех рассмотренных возрастных классах представители *P. ridibundus* несколько отстают в размерах от представителей *P. esculentus*, как диплоидов, так и триплоидов. Как видно по табл. 4.6, влияние формы на длину тела оказалось значимым.

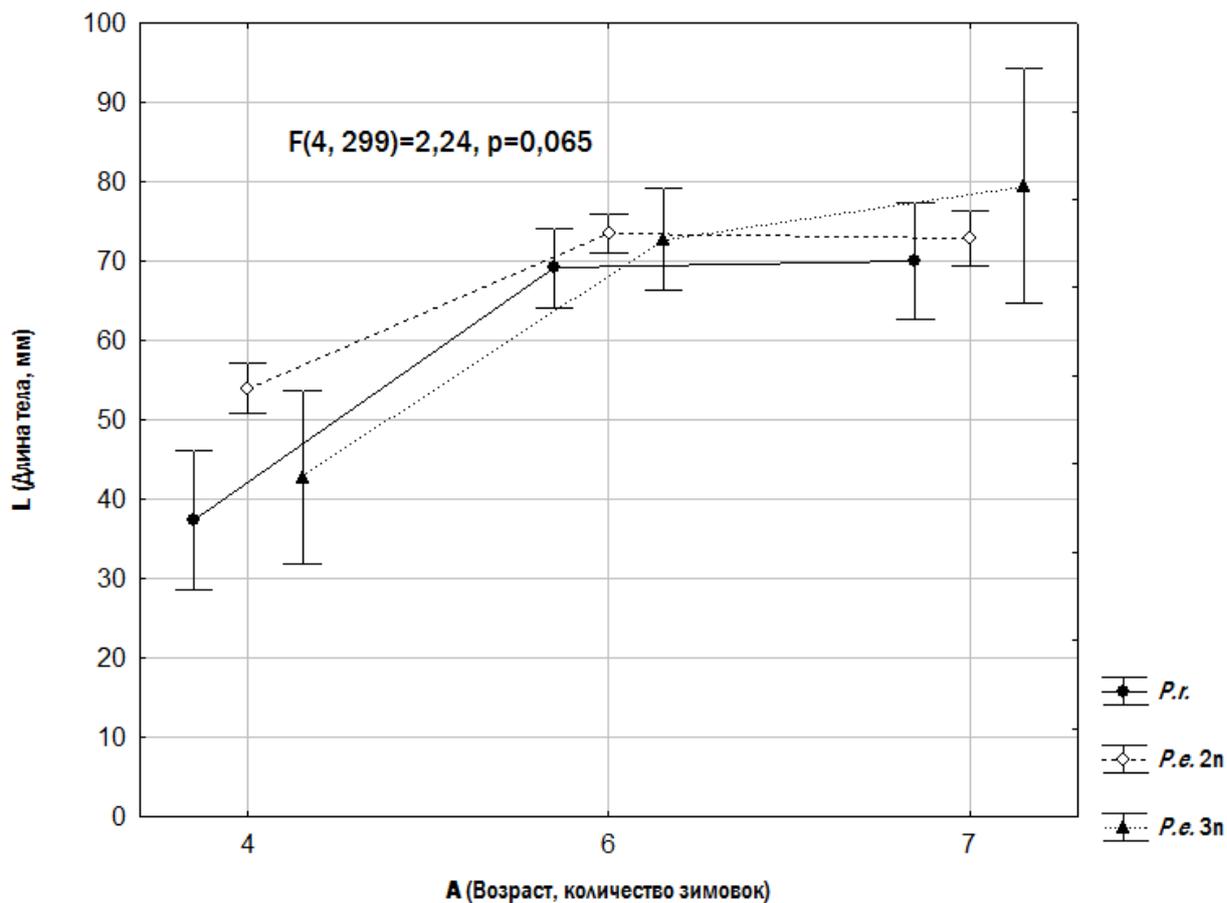


Рис. 4.6. Тот же анализ, что на рис. 4.6. Взаимодействие возраста и формы

Наконец, как ни удивительно, на рассмотренной нами выборке влияние пола на длину тела оказалось незначимым. Взаимодействие пола с возрастом показано на рис. 4.7. Влияние пола следует рассматривать совместно с влиянием возраста, который оказался самым мощным из рассмотренных нами факторов.

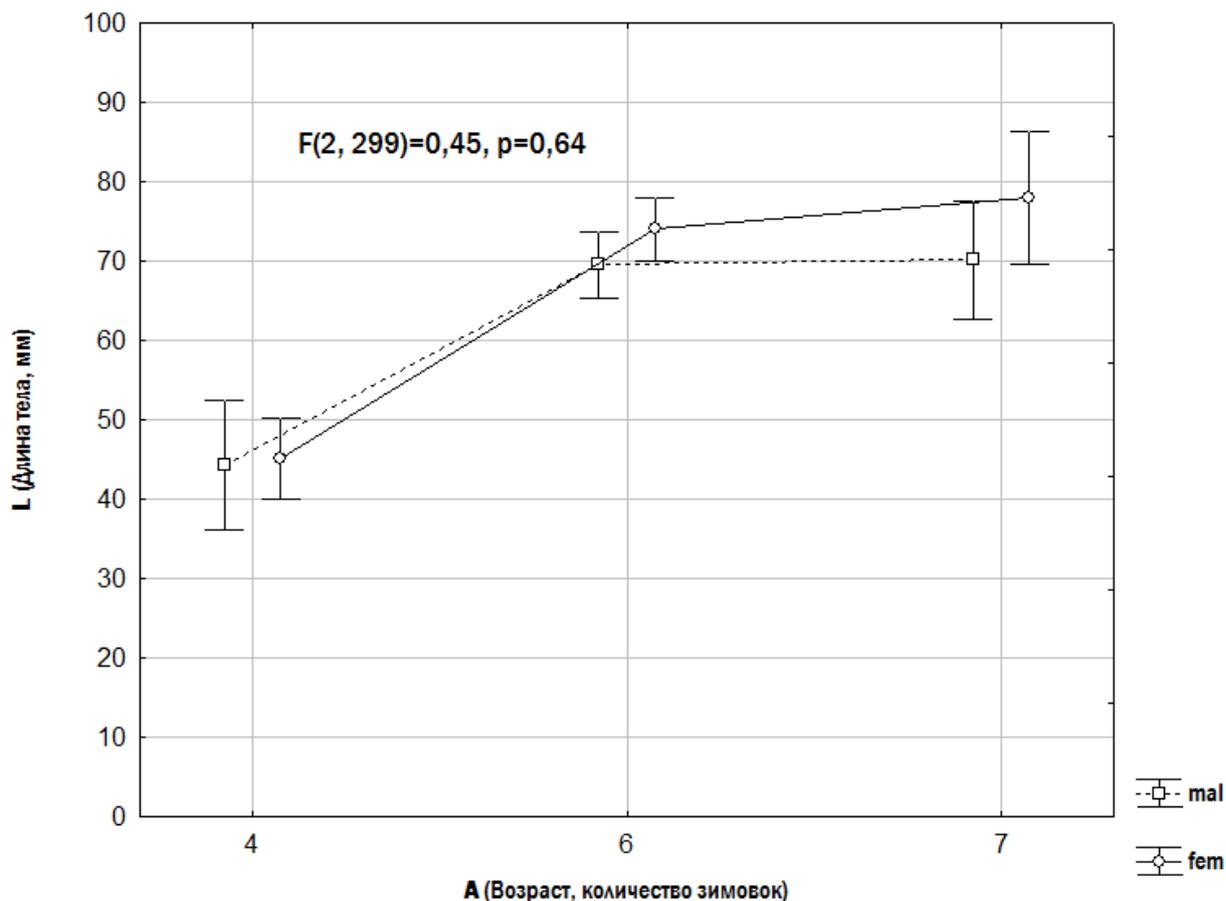


Рис. 4.7. Тот же анализ, что на рис. 4.6. Взаимодействие возраста и пола

Как хорошо видно на рис. 4.7, у четырехлеток размеры самок и самцов одинаковы. У шести- и семилеток размеры самок существенно превышают размеры самцов.

4.5. Факторы, влияющие на размер *P. ridibundus* и диплоидных *P. esculentus* в широком диапазоне возрастов

На рис. 4.5-4.7 рассмотрены не все возрасты зеленых лягушек. Это связано с тем, что в изученной нами выборке относительно немного триплоидов *P. esculentus*, и мы вынуждены были ограничить анализ только

три возрастами. Однако мы можем ограничить сравнение не отдельными возрастами, а отдельными формами лягушек, что позволит нам увеличить количество рассматриваемых возрастов. Результаты такого анализа показаны в табл. 4.7 и на рис. 4.8.

Таблица 4.7.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа, рассматривающего влияние возраста (от 2 до 8 зимовок), формы (*P.r.* или *P.e.* 2n) и пола (mal и fem) на длину тела зеленых лягушек

	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
A (Возраст)	49282,1	6	8213,7	53,818	0,000000
Form (Форма)	1787,7	1	1787,7	11,713	0,000673
Sex (Пол)	384,4	1	384,4	2,519	0,113161
A*Form	1084,1	6	180,7	1,184	0,313455
A*Sex	3480,0	6	580,0	3,800	0,001036
Form*Sex	302,6	1	302,6	1,982	0,159771
A*Form*Sex	1914,7	6	319,1	2,091	0,052902
Error	74020,7	485	152,6		

Сравнивая табл. 4.6 и 4.7, можно убедиться, что изменение рассматриваемых совокупностей лягушек повлияло на результаты трехфакторного дисперсионного анализа в весьма малой степени. Влияние пола так и осталось проявленным на уровне тенденции, незначимым. Однако на грани значимости оказался эффект от взаимодействия пола, генотипа и возраста, показанный на рис. 4.9. Видно, что зависимость размера от возраста оказывается различной для лягушек, относящихся к разным формам и разным полам.

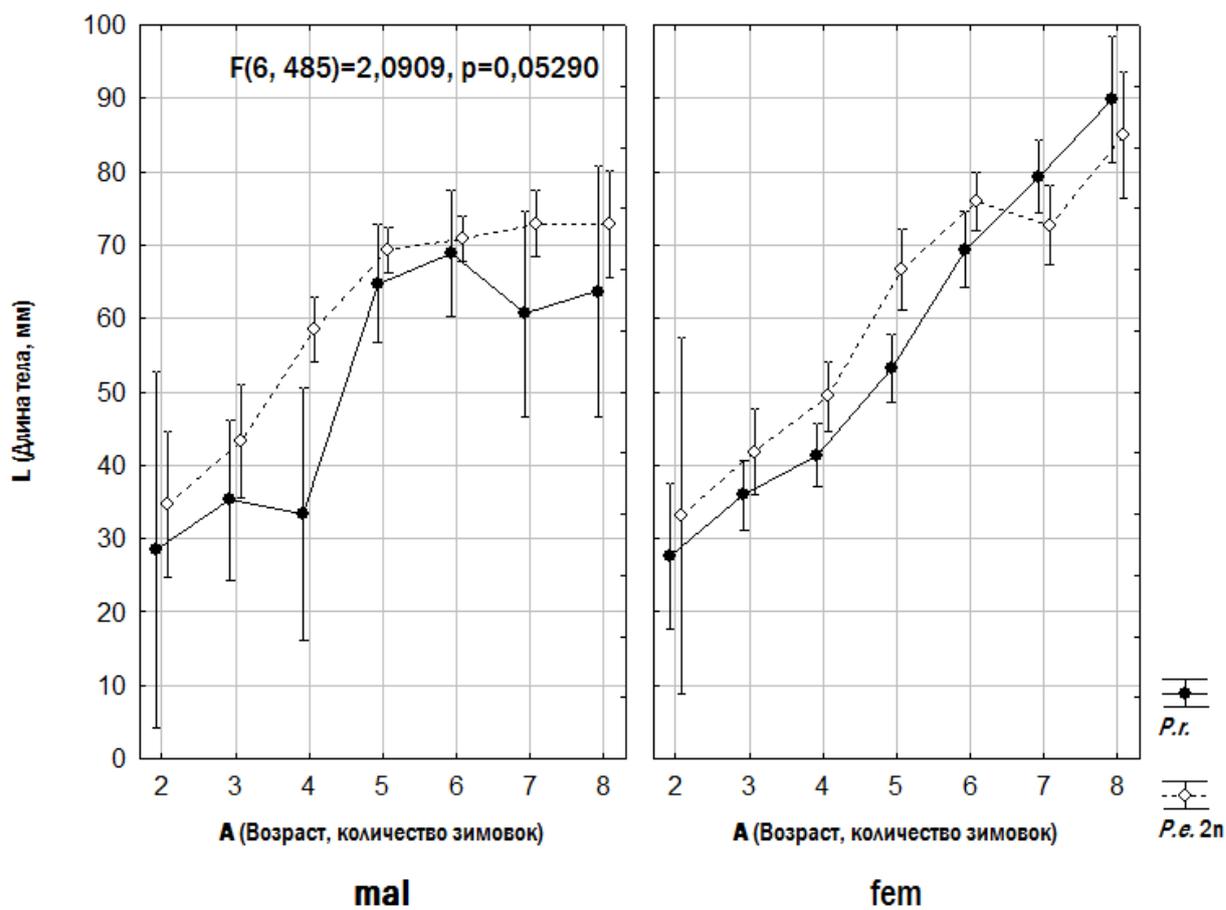


Рис. 4.8. Результат трехфакторного дисперсионного анализа (см. табл. 4.7). Показано взаимодействие всех трех рассмотренных факторов (возраста, формы и пола) в их влиянии на длину тела

Резюмируя показанные на рис. 4.8 результаты, можно заключить, что разные формы лягушек демонстрируют отличающиеся паттерны изменения скорости роста и соотношения размеров разных полов.

4.6. Краткие результаты главы 4

Материалы, изложенные в главе 4, соответствуют третьей из задач, поставленных перед данным диссертационным исследованием (описание разнообразия представителей *Pelophylax esculentus* complex с точки зрения

размера, достигаемого ими к определенному возрасту) и частично дополняет выполнение первой задачи (оптимизация методики ретроспективного определения скорости роста). Поставленные задачи выполнены.

Проведенный нам анализ подтвердил возможность рассматривать возрастные распределения *P. ridibundus*, а также диплоидов и триплоидов *P. esculentus* совместно, а распределение *P. lessonae* — отдельно от остальных форм лягушек.

Pelophylax esculentus, имеют продолжительность жизни и темпы роста, близкие к таковым *Pelophylax ridibundus*. И диплоидные, и триплоидные представители *Pelophylax esculentus* имеют значимо большие размеры, чем одновозрастные им представители *Pelophylax ridibundus*. Второй родительский вид, *Pelophylax lessonae*, характеризуется существенно меньшими темпами роста и меньшей продолжительностью жизни.

Возрастные распределения самок и самцов отличаются весьма существенно, но на размеры особи в определенном возрасте пол влияет незначимо.

Материалы данной главы отражены в публикациях [102, 103, 104, 108, 109] и вошли в отчеты по научно-исследовательским темам ХНУ имени В. Н. Каразина [74,88].

ГЛАВА 5.

РАЗНООБРАЗИЕ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *PELOPHYLAX*
ESCULENTUS COMPLEX ПО ИХ РАЗМЕРАМ

5.1. Возраст-размерные распределения различных представителей *Pelophylax*
esculentus complex

После изучения возрастных распределений, характерных для различных изученных нами форм зеленых лягушек, необходимо перейти к рассмотрению размерных распределений (рис. 5.1 и 5.2).

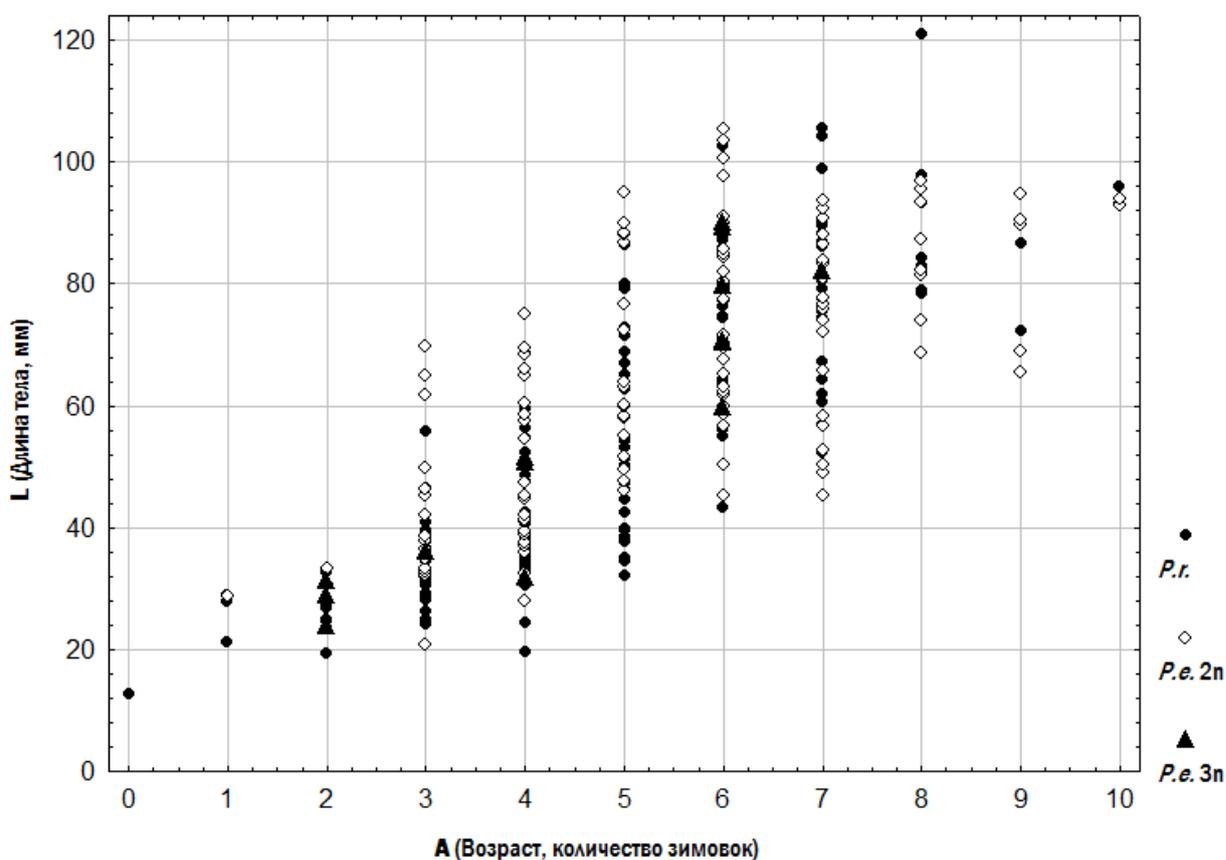


Рис. 5.1. Размерное распределение самок и ювенильных особей разных возрастов *P. ridibundus*, а также диплоидов и триплоидов *P. esculentus*

На рис. 5.1 и 5.2 показаны, соответственно, самки и самцы *P. ridibundus* и обеих групп *P. esculentus*.

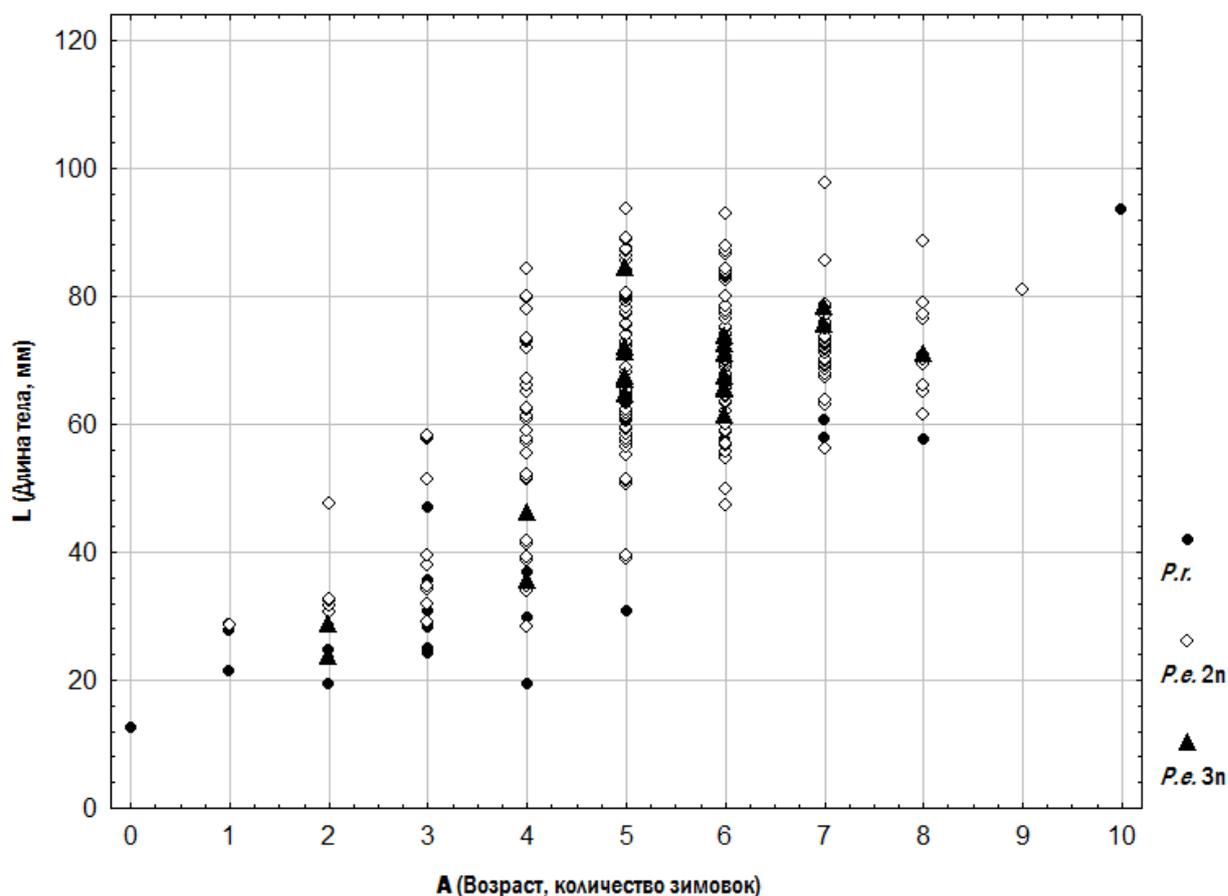


Рис. 5.2. Размерное распределение самцов разных возрастов *P. ridibundus*, а также диплоидов и триплоидов *P. esculentus*

Обращает на себя внимание характерная форма распределения особей на плоскости возраст—длина тела. Оно не вполне соответствует тому варианту, который можно было бы считать ожидаемым по умолчанию. Мы можем убедиться, что такое распределение получилось не случайно. Оно с большей или меньшей полнотой воспроизводится во всех совокупностях лягушек, входящих в исследованное множество, как это можно увидеть на рис. 5.3, где по отдельности показаны возраст-размерные распределения для всех восьми изученных нами групп лягушек (ювенильные особи на этом рисунке показаны вместе с самками).

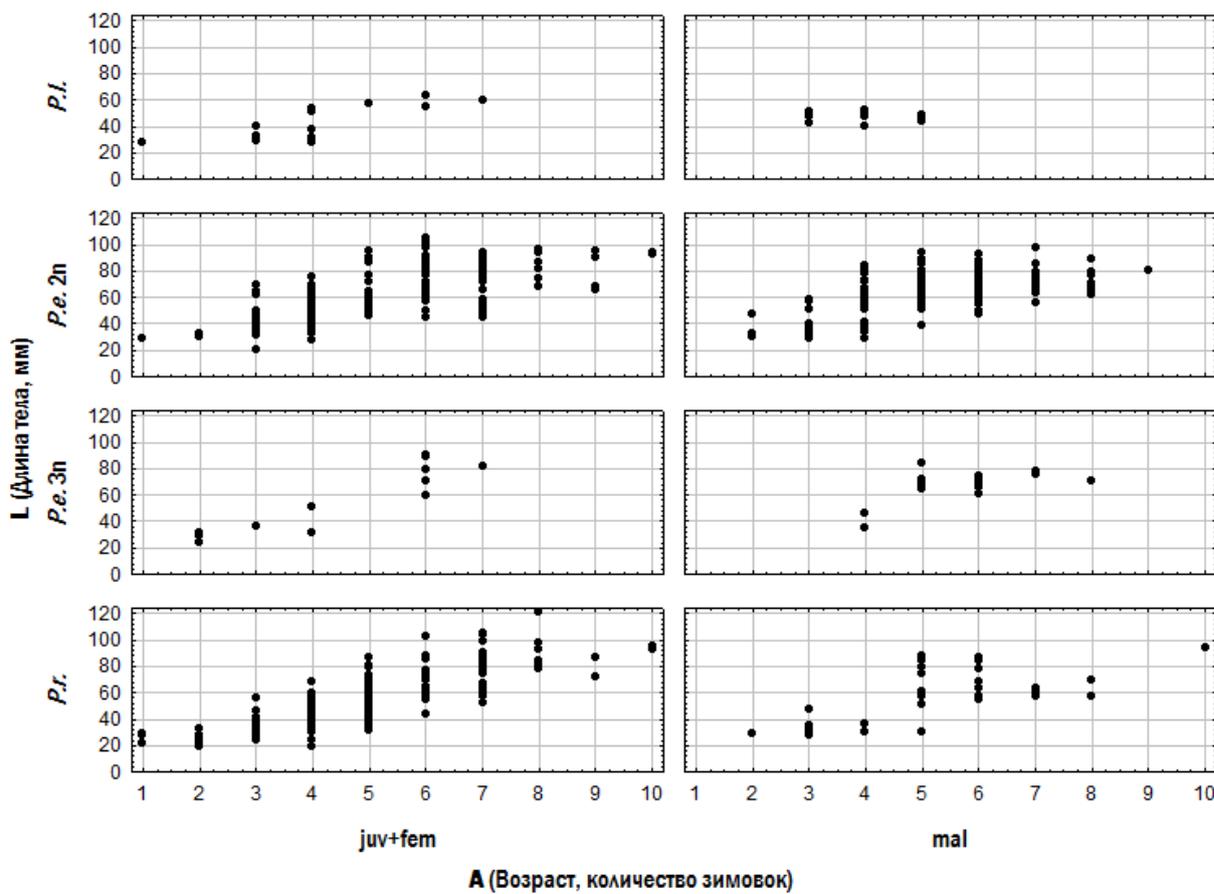


Рис. 5.3. Возраст-размерные распределения для всех восьми изученных групп лягушек (4 формы и 2 пола)

5.2. Описание эмпирических возраст-размерных распределений при помощи линейной и квадратичной моделей

На рис. 5.1–5.3 показаны эмпирически зарегистрированные совокупности данных. Это — собранные нами факты (что, естественно, не нивелирует того обстоятельства, что и определение возраста, и измерение ошибки проведено с определенной погрешностью). Для описания собранных фактов могут быть использованы различные модели. Самой простой из них является линейная зависимость вида $L=a+b \times A$, где L — длина тела, A — возраст, а a и b —

коэффициенты (a определяет, насколько «высоко» над осью абсцисс проходит линия зависимости, а b — наклон этой линии).

Результат построения средствами программы Statistica такой линии регрессии (описания значения величины L через значения величины A) показан на рис. 5.4.

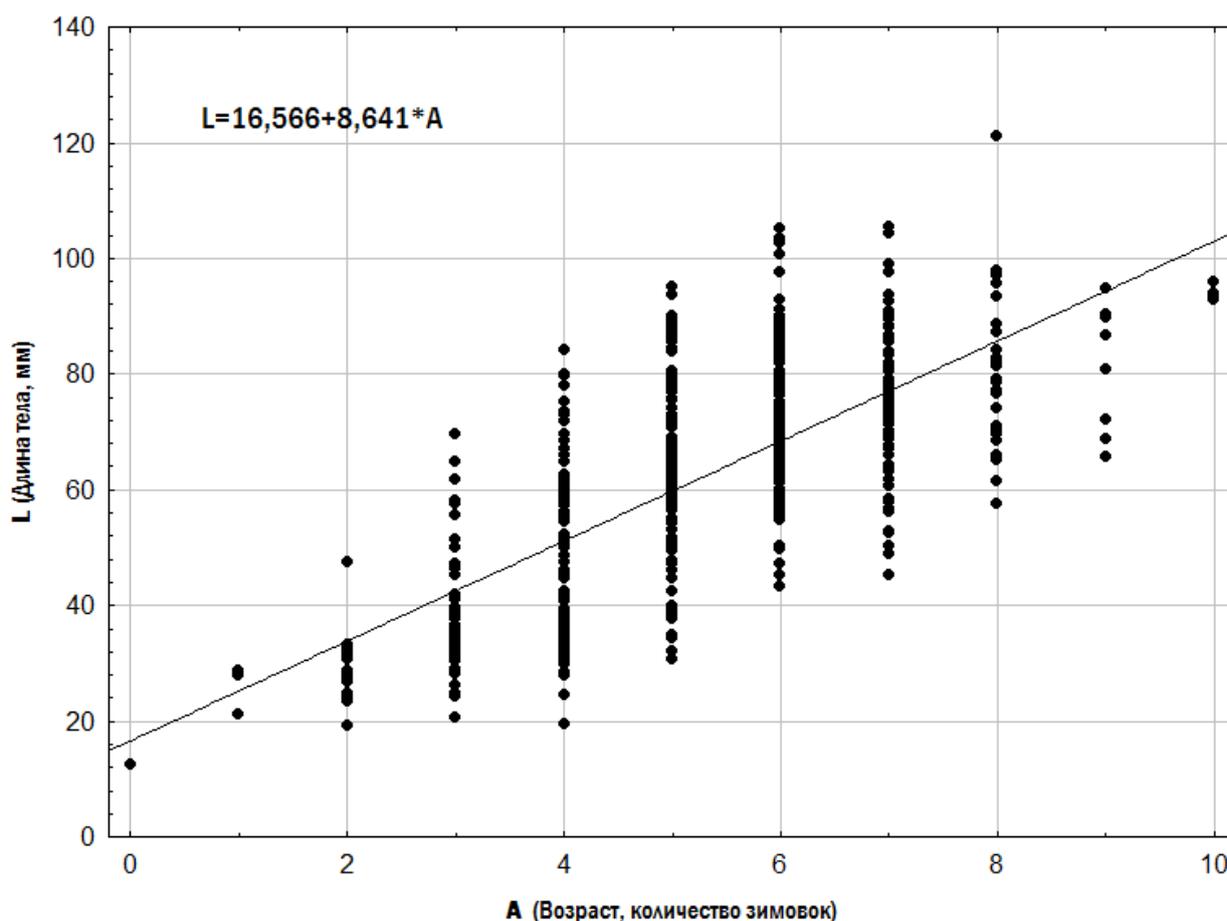


Рис. 5.4. Описание эмпирического разнообразия возраст-размерных соответствий *P. ridibundus* и *P. esculentus* при помощи линейной модели (указана над графиком)

Использованное на рис. 5.4 описание эмпирического разнообразия является вполне удовлетворительным, однако, как любое простое объяснение сложного естественного паттерна, упрощающим. Обращает на себя внимание то, что облако рассеивания, образуемое изученными нами особями, носит ромбовидную форму (к тому же, со скошенной верхней гранью).

Использованной на рис. 5.4 моделью такая форма распределения объясняется не полностью.

На рис.5.5 показано искусственное распределение, сгенерированное в соответствии с использованной на рис. 5.4 линейной моделью. Количество особей разного возраста соответствует эмпирическим данным. Соответствующие каждому возрасту точки распределены вокруг предсказанного линейной моделью значения со стандартным отклонением, определенным на эмпирической выборке.

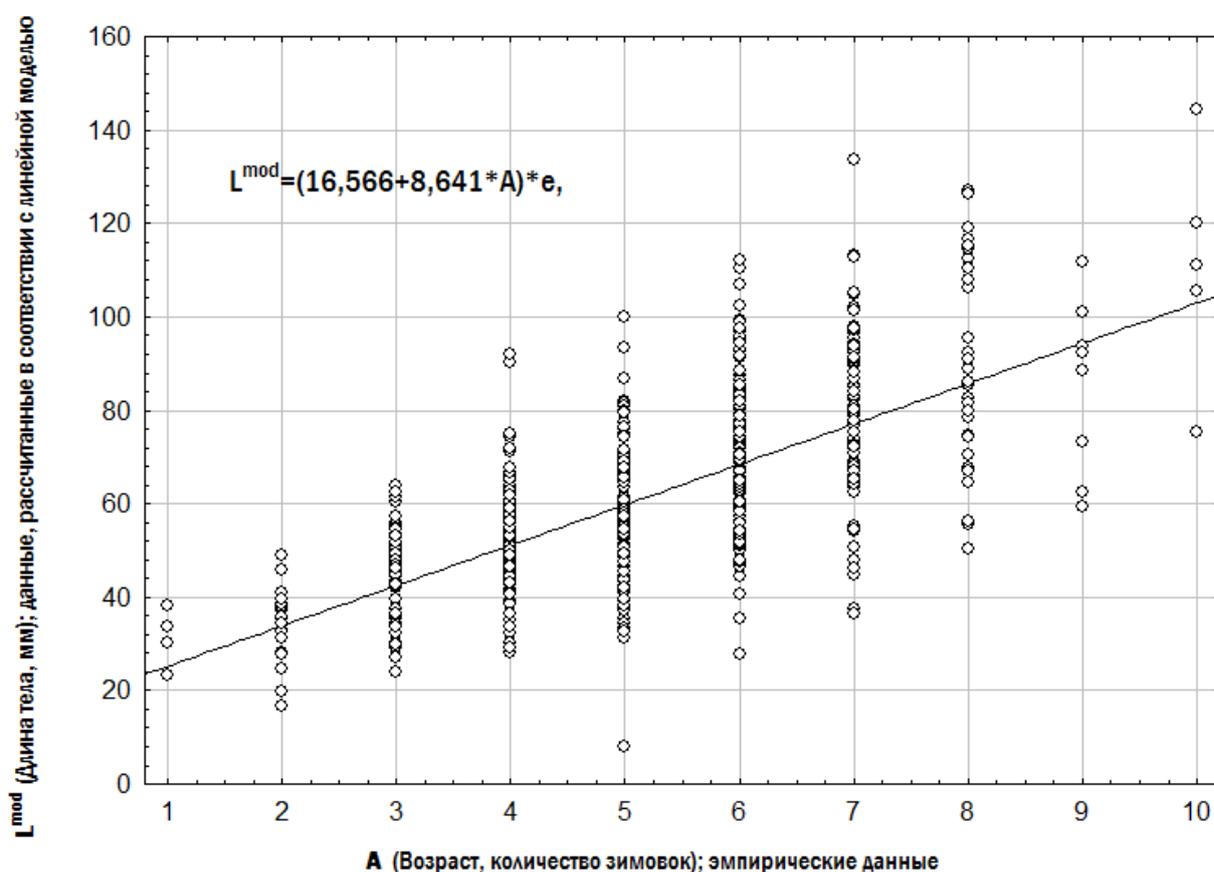


Рис. 5.5. Искусственное распределение, сгенерированное в соответствии с моделью, использованной на рис. 5.4. L_{mod} — длина тела, вычисленная на основании модели; случайно распределенная величина e имеет среднее значение 1 и стандартное отклонение, равное стандартному отклонению множества $L/(16,566+8,641 * A)$

Линейная модель — не единственная, которая может быть использована для описания зарегистрированного разнообразия. Так, обращает на себя

внимание то обстоятельство, что самые крупные изученные нами особи относятся не к самым старшим возрастным классам. Самые старые особи относятся не к самым крупным возрастным классам. Чтобы учесть в модели это обстоятельство, можно использовать квадратичную модель вида $L=a+b\times A+c\times A^2$. От линейной модели она отличается использованием коэффициента c , связанного с возрастом во второй степени и отвечающим за изгиб линии функциональной зависимости. Отрицательное значение коэффициента c означает, что увеличение размера лягушек с возрастом оказывается замедляющимся (рис. 5.6).

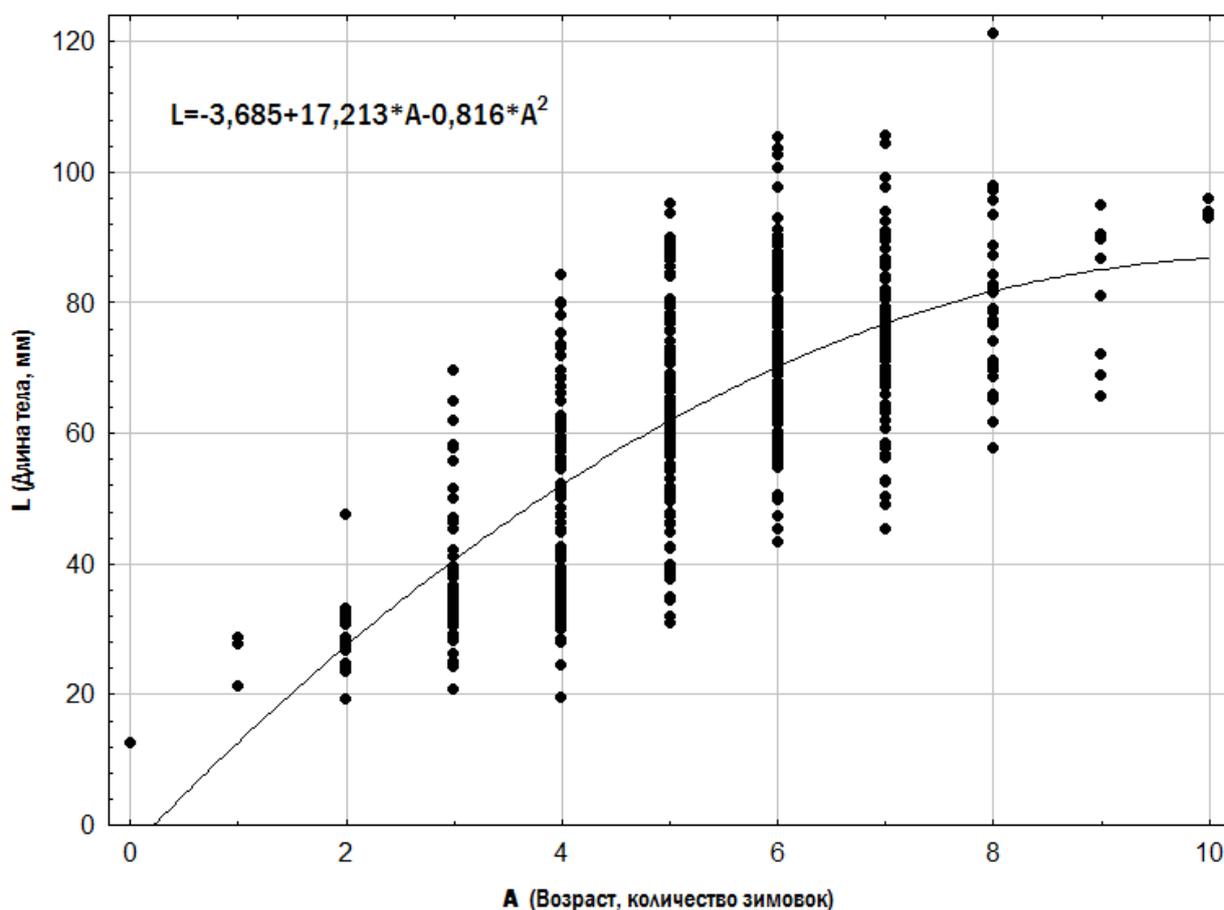


Рис. 5.6. Описание эмпирического разнообразия возраст-размерных соответствий *P. ridibundus* и *P. esculentus* при помощи квадратичной модели (указана над графиком)

Следует подчеркнуть, что полученная нами совокупность эмпирических данных сама по себе не является ни линейной, ни квадратической. Это —

результат неповторимых процессов, измеренных с той или иной ошибкой. Мы «сворачиваем» описание эмпирического разнообразия, используя ту или иную модель. Хорошей является такая модель, которая экономно (с помощью простых предположений, опирающихся на принятые теоретические представления) описывает зарегистрированную картину, обеспечивая высокое соответствие между наблюдаемыми и теоретически ожидаемым распределением. Чтобы определить, какая зависимость описывает наблюдаемую картину лучше, следует вычислить суммарную ошибку (меру несоответствия эмпирических и ожидаемых данных) для случаев использования разных моделей.

5.3. Сравнение моделей для описания эмпирического возраст-размерного разнообразия зеленых лягушек

Для сравнения эффективности использования разных моделей для описания зарегистрированной эмпирической картины мы использовали Microsoft Excel. Дизайн проведенного нами сравнения понятен по рис. 5.7, представляющему результат оконного перехвата интерфейса Excel.

Эмпирические данные		Модели для описания эмпирических данных										
Возраст	Длина	Линейная регрессия (L=a+b×A)		Квадратичная регрессия (L=a+b×A+c×A ²)		Две линии регрессии						
		a=	b=	a=	b=	c=	Относительно меньшие (L ¹ =a ¹ +b ¹ ×A)		Относительно большие (L ² =a ² +b ² ×A)		Разница	
		Σ(Err ²)=		Σ(Err ²)=				Σ(Min(Err ²))=				
A	L	Ожидание	Err ²	Ожидание	Err ²	Ожидание	Err ²	Ожидание	Err ²	Ожидание	Err ²	Min(Err ²)
1	28,7	25,2073	12,1988	12,7134	255,571	18,0158	114,153	40,8428	147,449	114,153		
2	30,6	33,8487	10,5539	27,4765	9,75622	26,3349	18,1907	49,162	344,549	18,1907		
2	23,8	33,8487	100,976	27,4765	13,5167	26,3349	6,42596	49,162	643,233	6,42596		
2	28,8	33,8487	25,4891	27,4765	1,75164	26,3349	6,07648	49,162	414,613	6,07648		
0	12,6	16,566	15,7289	-3,68246	265,119	9,69656	8,42995	32,5237	396,952	8,42995		
1	21,3	25,2073	15,2671	12,7134	73,7295	18,0158	10,7863	40,8428	381,923	10,7863		
1	27,8	25,2073	6,722	12,7134	227,605	18,0158	95,7314	40,8428	170,116	95,7314		
1	28,8	25,2073	12,9074	12,7134	258,778	18,0158	116,3	40,8428	145,03	116,3		
2	19,3	33,8487	211,664	27,4765	66,8552	26,3349	49,4905	49,162	891,741	49,4905		
2	23,5	33,8487	107,095	27,4765	15,8126	26,3349	8,03693	49,162	658,54	8,03693		
2	24,8	33,8487	81,8784	27,4765	7,16368	26,3349	2,35607	49,162	593,509	2,35607		
3	24,2	42,49	334,525	40,6068	269,184	34,6541	109,289	57,4812	1107,64	109,289		

Рис. 5.7. Вычисления соответствия моделей эмпирическим данным, выполненные в Microsoft Excel (оконный перехват интерфейса программы)

В столбцах В и С листа Excel, фрагмент которого показан на рис. 5.7, находятся эмпирические данные; в столбцах Е и F располагаются результаты вычисления, соответствующие линейной модели, в столбцах Н и I — соответствующие квадратичной модели, а в столбцах К-О — вычисления, соответствующие модели с двумя линейными зависимостями, которая будет описана далее.

Вычисления с помощью описываемой нами программы на примере линейной модели показаны на рис. 5.8.

The screenshot shows the 'Parameters of the Solution Search' dialog box in Microsoft Excel. The dialog box is titled 'Параметры поиска решения' and is used for solving optimization problems. It includes fields for the objective function (target cell), the goal (Maximum, Minimum, or Value of), the variable cells, and constraints. The 'Method of solution' is set to 'GRG Nonlinear engine'. The 'Make the variable cells non-negative' checkbox is checked. The 'Parameters' button is visible.

In the background, a data table is visible with the following structure:

Эмпирические данные		Две линии регрессии				
Возраст	Длина	Относительно меньше ($L=a+b \times A$)	Относительно больше ($L=b+a \times A$)	Разница		
1	28,7	$a=9,69656$	$b=32,5237$	22,8271		
2	30,6	$b=8,31919$	$b=8,31919$	0		
				$\Sigma(\text{Min}(\text{Err}^2))=$	34906,5	
		Ожидание	Err ²	Ожидание	Err ²	
1	28,7	18,0158	114,153	40,8428	147,449	
2	30,6	26,3349	18,1907	49,162	344,549	
2	23,8	26,3349	6,42596	49,162	643,233	
2	28,8	26,3349	6,07648	49,162	414,613	
0	12,6	9,69656	8,42995	32,5237	396,952	
1	21,3	18,0158	10,7863	40,8428	381,923	
1	27,8	18,0158	95,7314	40,8428	170,116	
1	28,8	18,0158	116,3	40,8428	145,03	
2	19,3	26,3349	49,4905	49,162	891,741	
2	23,5	26,3349	8,03693	49,162	658,54	
2	24,8	26,3349	2,35607	49,162	593,509	
3	24,2	34,6541	109,289	57,4812	1107,64	
3	24,9	34,6541	95,1433	57,4812	1061,54	

Рис. 5.8. Использование модуля «Поиск решения» в Microsoft Excel (оконный перехват интерфейса программы)

В ячейках F5 и F6 заданы произвольные значения коэффициентов линейного уравнения a и b . В столбце E (в диапазоне ячеек E10:E585) приведены результаты вычисления длины тела особи, соответствующее по этой модели ее возрасту (эмпирическим данным). В столбце F (в диапазоне ячеек F10:F585) вычисляется квадрат разницы между эмпирически определенной длиной тела (столбец C) и ожидаемой, в соответствии с принятыми значениями коэффициентов (столбец E). Наконец, в ячейке F8 происходит вычисление суммы квадратов разниц, приведенных в столбце F.

Чтобы определить значения коэффициентов a и b , наилучшим образом соответствующих имеющемуся набору эмпирических данных, используется надстройка «Поиск решения» [39]. С ее помощью можно минимизировать значение ячейки F8 (сумму квадратов несоответствий), меняя значения ячеек F5 и F6 (значения коэффициентов линейного уравнения). То, как это производится в Microsoft Excel, показано на рис. 5.8, а результат такой оптимизации отражен на рис. 5.7. Заслуживает внимания, что коэффициенты линейного уравнения, полученные в Microsoft Excel и показанные на рис. 5.7,

идентичны таковым, полученным с помощью программы Statistica (рис. 5.4), а коэффициенты квадратичного уравнения на том же рис. 5.7 идентичны коэффициентам квадратичного уравнения, подобранными программой Statistica (рис. 5.6). Это не удивительно: аппроксимация эмпирических данных с использованием той или иной модели в программе Statistica проводится по умолчанию методом наименьших квадратов, которым мы воспользовались, применяя средства Microsoft Excel.

Используя данные, отраженные на рис. 5.7, можно установить, какая модель лучше описывает имеющиеся данные. Квадратичная модель сложнее, чем линейная, но ее соответствие имеющимся данным оказывается несколько более высоким.

Третья из моделей, протестированных на соответствие имеющимся эмпирическим данным на рис. 5.7, может быть названа моделью с двумя линейными зависимостями. Ее выбор связан с характерной формой возраст-размерных распределений, обсуждавшейся в пункте 5.2. Наблюдаемое разнообразие рассматривается как отражение (с определенной ошибкой, отражающей индивидуальную изменчивость) двух линейных зависимостей, идущих параллельно или расходящихся (при движении от меньших возрастов к большим). Эти две линейные зависимости рассматриваются как соответствующие относительно меньшим и относительно большим одновозрастным особям. Можно было бы назвать их мелкими и крупными, но такое обозначение подталкивало бы к тому, что как крупные воспринимались в целом более взрослые особи, чем мелкие, без учета их возраста.

В столбце К (рис. 5.7) вычисляется ожидаемая длина тела для относительно меньших особей, а в столбце М — для относительно больших. В столбцах L и N вычисляются квадраты несоответствий между эмпирическими и ожидаемыми данными, а в столбце O происходит выбор в пользу меньшей из величин, приведенной в столбцах L и N. Таким образом,

если особь на плоскости возраст-длина тела располагается ближе к линейной зависимости для меньших лягушек, она рассматривается как меньшая, а если ближе к зависимости для бóльших — как бóльшая. Наконец, в ячейке O8 вычисляется сумма квадратов несоответствий между эмпирическими данными и тем из двух ожидаемых значений, которое находится к ней ближе.

С использованием модуля «Поиск решения» осуществляется минимизация значения в ячейке O8 путем изменения значений ячеек L5, L6 и O5 и O6. Значения ячеек O5 и O6 определяют значения ячеек N5 и N6; если значения O5 и O6 будут неотрицательными (а такое условие вводится при поиске решения), скорость роста относительно бóльших особей будет не ниже, чем у относительно меньших. Результаты такой оптимизации показаны на рис. 5.7, а две полученные в ее ходе зависимости — на рис. 5.9. Результат аналогичного анализа, выполненного для *P. lessonae*, показан на рис. 5.10.

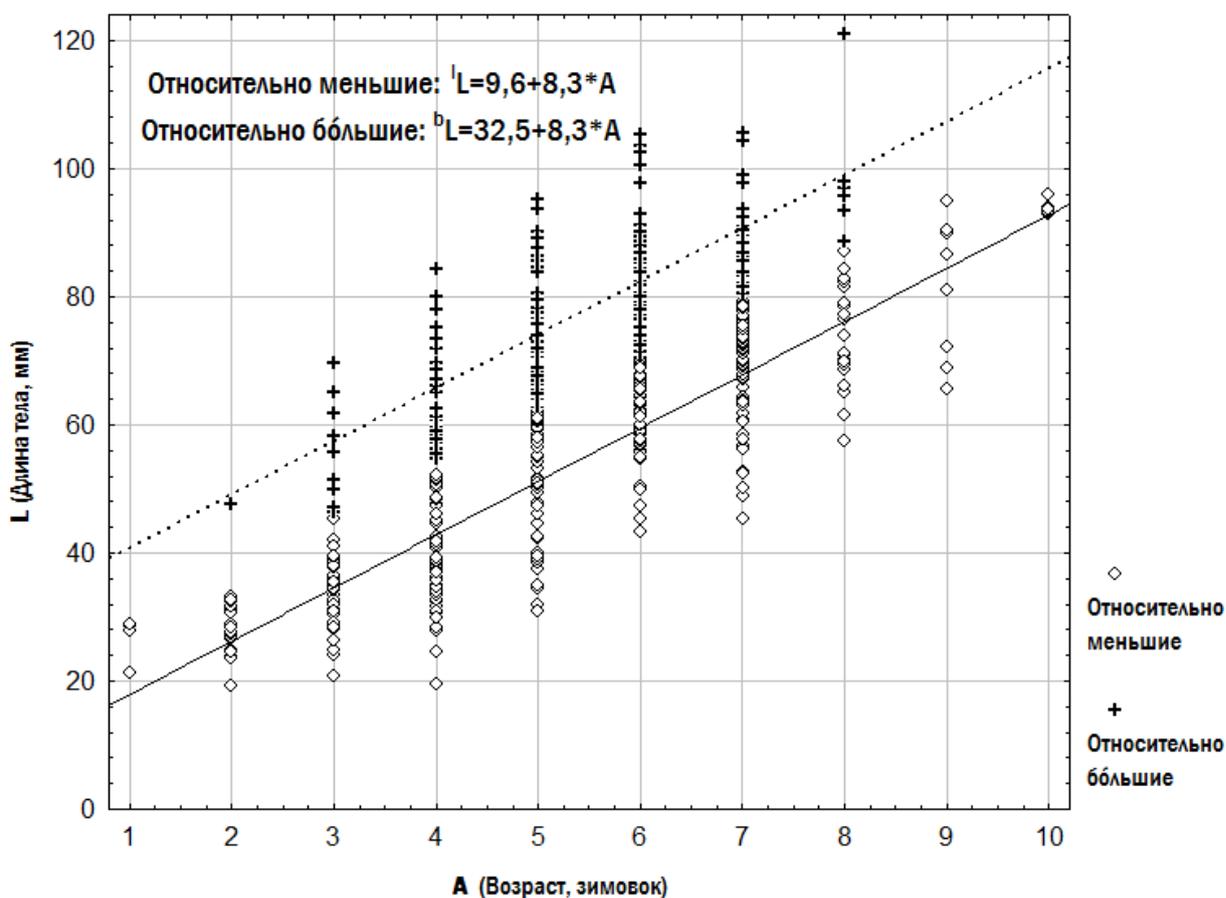


Рис. 5.9. Описание эмпирического разнообразия возраст-размерных соответствий *P. ridibundus* и *P. esculentus* при помощи модели с двумя

линейными зависимостями, соответствующими относительно меньшим и относительно бóльшим особям (уравнения указаны на графике)

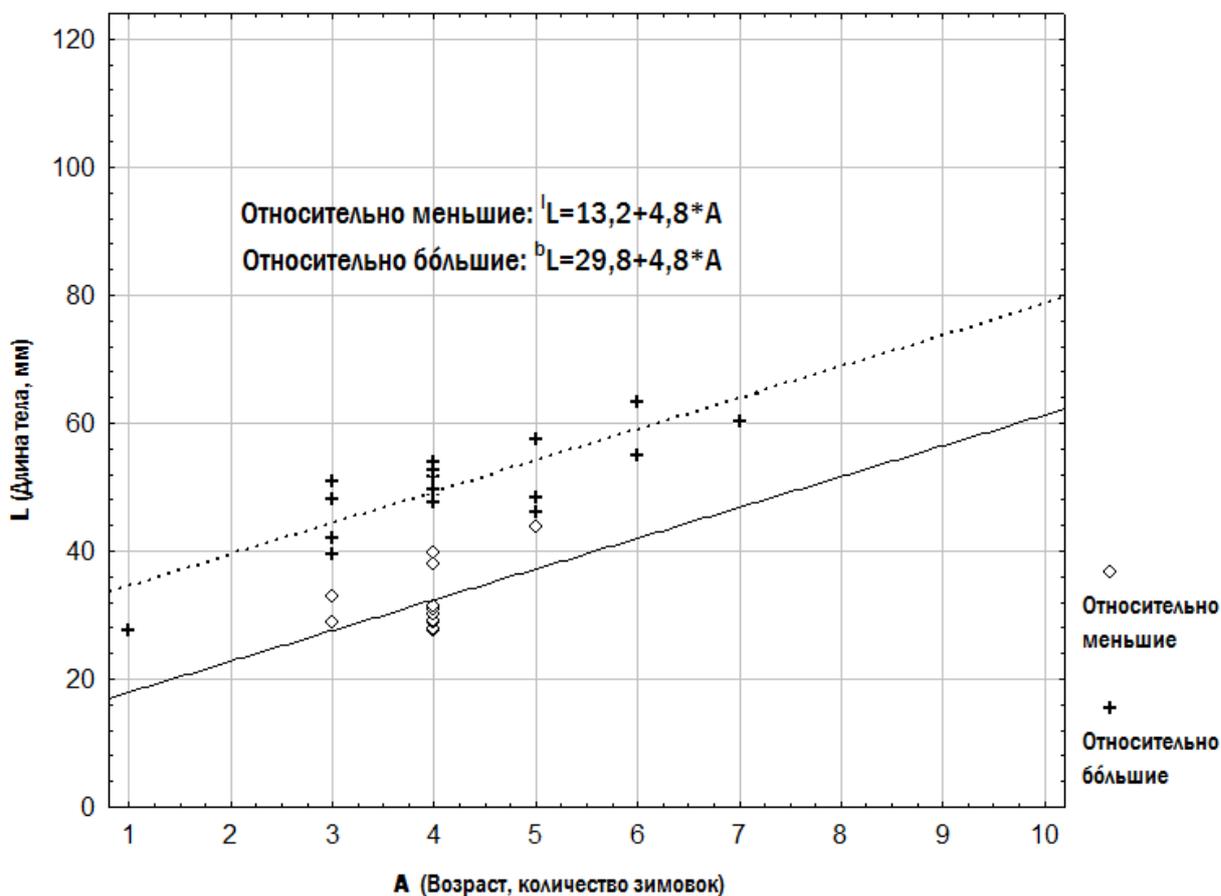


Рис. 5.10. Описание эмпирического разнообразия возраст-размерных соответствий *P. lessonae* при помощи модели с двумя линейными зависимостями, соответствующими относительно меньшим и относительно бóльшим особям (уравнения указаны на графике)

Обозначения, использованные на рис. 5.9 и 5.10, связаны с английскими словами lesser — меньший и bigger — больший.

5.4. Выбор оптимальной модели для описания возраст-размерного разнообразия зеленых лягушек

Модели, которые обсуждались в предыдущем пункте, отличаются по своей эффективности. Модель с двумя линиями регрессии дает лучший результат, чем модель с одной линией, но модель с тремя линиями — еще эффективнее (табл. 5.1).

Таблица 5.1.

Результаты аппроксимации эмпирических соответствий возраста (A) и длины тела (L) зеленых лягушек с помощью трех различных моделей

Модели для описания эмпирических данных	Аппроксимация	Сумма квадратов отклонений	
Линейная	$L = a + b \times A$	$L = 16,6 + 8,6 \times A$	105 087,5
Квадратичная	$L = a + b \times A + c \times A^2$	$L = -3,7 + 17,2 \times A - 0,8 \times A^2$	99 351,1
Две линейные зависимости для относительно меньших и относительно больших одновозрастных особей	${}^lL = {}^l a + {}^l b \times A;$ ${}^bL = {}^b a + {}^b b \times A$	${}^lL = 9,7 + 8,3 \times A;$ ${}^bL = 32,5 + 8,3 \times A$	34 906,5
Три линейные зависимости для относительно меньших, промежуточных и больших особей	${}^lL = {}^l a + {}^l b \times A;$ ${}^mL = {}^m a + {}^m b \times A;$ ${}^bL = {}^b a + {}^b b \times A$	${}^lL = 3,7 + 8,4 \times A;$ ${}^mL = 14,6 + 9,1 \times A;$ ${}^bL = 32,9 + 9,1 \times A$	17 559,7

Как уже указано, при аппроксимации зарегистрированного в нашем исследовании эмпирического разнообразия возраст-размерных соответствий лягушек, использованный нами алгоритм вычислял значения коэффициентов двух линейных зависимостей, минимизируя сумму квадратов расстояний от каждой точки до ближайшей к ней прямой. Мы задали ограничения, в соответствии с которыми ${}^b a \geq {}^l a$ и ${}^b b \geq {}^l b$ (обозначения см. в табл. 5.1). Модель с тремя линиями регрессии (табл. 5.1) построена аналогичным образом; в ней добавляется линия регрессии, соответствующая промежуточным (medium) по относительному размеру особям.

В целом, снижение «ошибки» (несоответствия эмпирических и теоретически ожидаемых данных) с увеличением количества предполагаемых линейных зависимостей совершенно неизбежно. В конечном счете, принимая количество рассматриваемых линейных зависимостей, равное половине количества точек, можно свести эту ошибку к нулю (каждая прямая пройдет через две точки, лежащие точно на ней). С другой стороны, такое описание будет очевидно избыточным. Оптимальное описание должно сочетать экономность (простоту предположений и их соответствие принятым представлениям) и эффективность (существенное снижение ошибки).

Для того, чтобы определить, до какого уровня следует усложнять модели, необходимо применить какой-то критерий. Специализированные руководства по биометрии рекомендуют в подобных случаях использовать информационные критерии Акаике (AIC) или Шварца (Schwartz, байесовский информационный критерий). Это безразмерные величины, не имеющие прямого математического содержания; при использовании этих критериев выбирают ту модель из рассмотренной совокупности, для которой значение этих критериев минимально (как выбирать между этими двумя критериями, строго говоря, непонятно) [97].

Вычисляются эти критерии так: $AIC = \ln(\sum \text{Err}^2/n) + 2*f/n$; $Schwartz = \ln(\sum \text{Err}^2/n) + f*\ln(n)/n$, где $\sum \text{Err}^2$ — сумма квадратов ошибки, n — число членов в выборке, f — число степеней свободы (число параметров, задаваемых в модели, используемой для описания эмпирического разнообразия).

Мы высчитали суммы квадратов ошибок и значения критериев Акаике и Шварца не только для показанных в табл. 5.1 моделей, но также для моделей с четырьмя, пятью и шестью линиями регрессии (рис. 5.11).

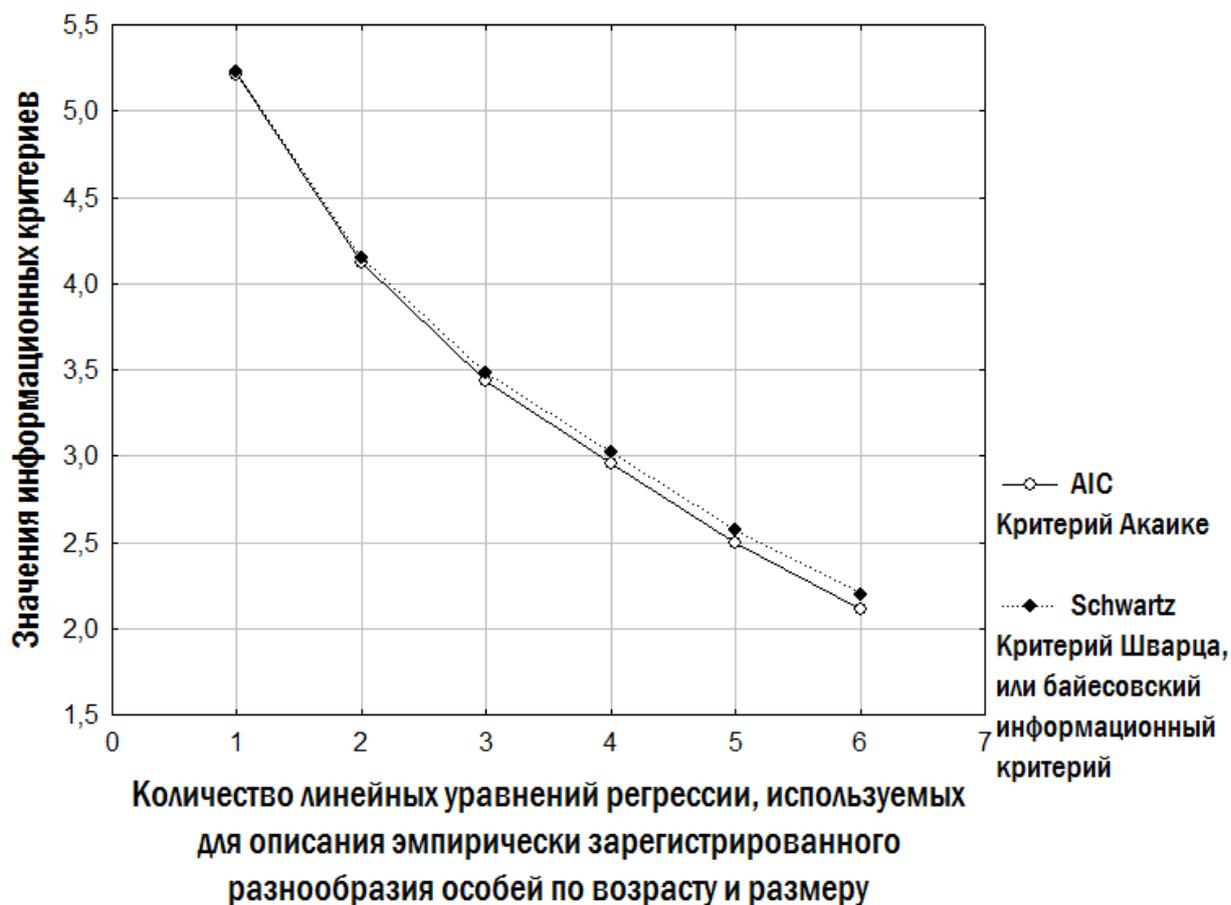


Рис. 5.11. Значения информационных критериев Акаике и Шварца, соответствующие различному количеству линий регрессии, используемому для описания эмпирического возраст-размерного разнообразия *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Можно убедиться, что по мере увеличения числа линий регрессии значения информационных критериев уменьшаются. Это свидетельствует о том, что снижение суммы квадратов ошибок остается более весомым, чем увеличение сложности модели. Снижение значений критериев замедляющееся; это означает, что на определенном уровне сложности модели оно достигнет минимума и начнет повышаться. Однако информационные критерии не могут отразить, имеет ли биологический смысл такое усложнение модели. К примеру, важно понять, полезно ли для изучения свойств изучаемого материала использование модели с шестью линиями регрессии, показанной на рис. 5. 12.

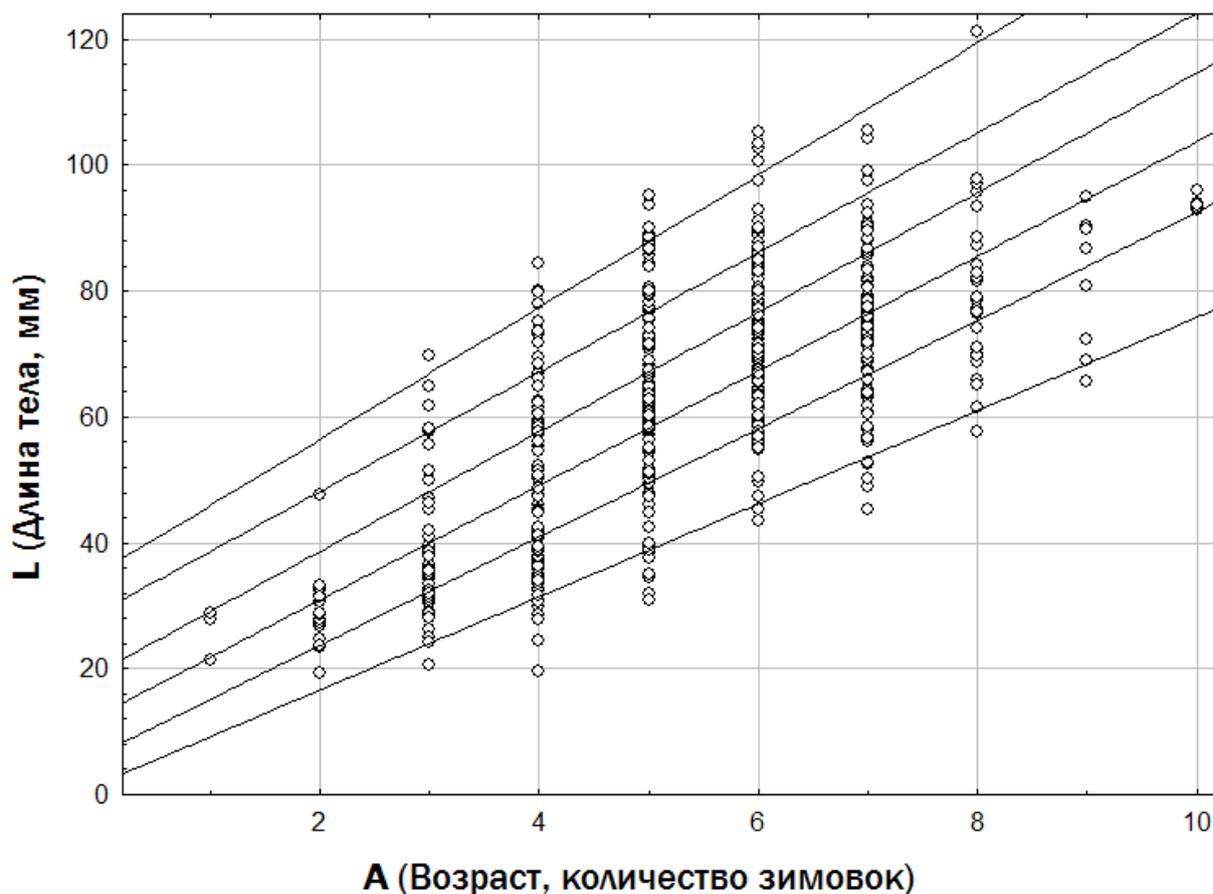


Рис. 5.12. Описание эмпирического разнообразия возраст-размерных соответствий *P. ridibundus* и *P. esculentus* при помощи модели с шестью линейными зависимостями

В отличие от модели, показанной на рис. 5.9, модель на рис. 5.12 представляется практически бесполезной. По нашему мнению, биологический смысл имеют модели с одной (для общей совокупности особей), двумя (для относительно меньших и относительно бóльших) и тремя (для меньших, бóльших и промежуточных). То, что использование критериев Акаике и Шварца приводит к биологически бессмысленному результату, говорит о том, что названные критерии неприменимы для решения интересующей нас проблемы.

Еще один подход для выбора моделей состоит в использовании критерия каменистой осыпи Кэттеля [112]. Согласно этому критерию, для описания эмпирических данных следует использовать модель такого уровня

детальности, которому соответствует наиболее острый перегиб зависимости суммы квадратов необъясненных ошибок от количества принимаемых в модели предположений. Этому критерию (рис. 5.13) соответствует модель с двумя линиями регрессии (рис. 5.9), которая и используется далее в данной работе.

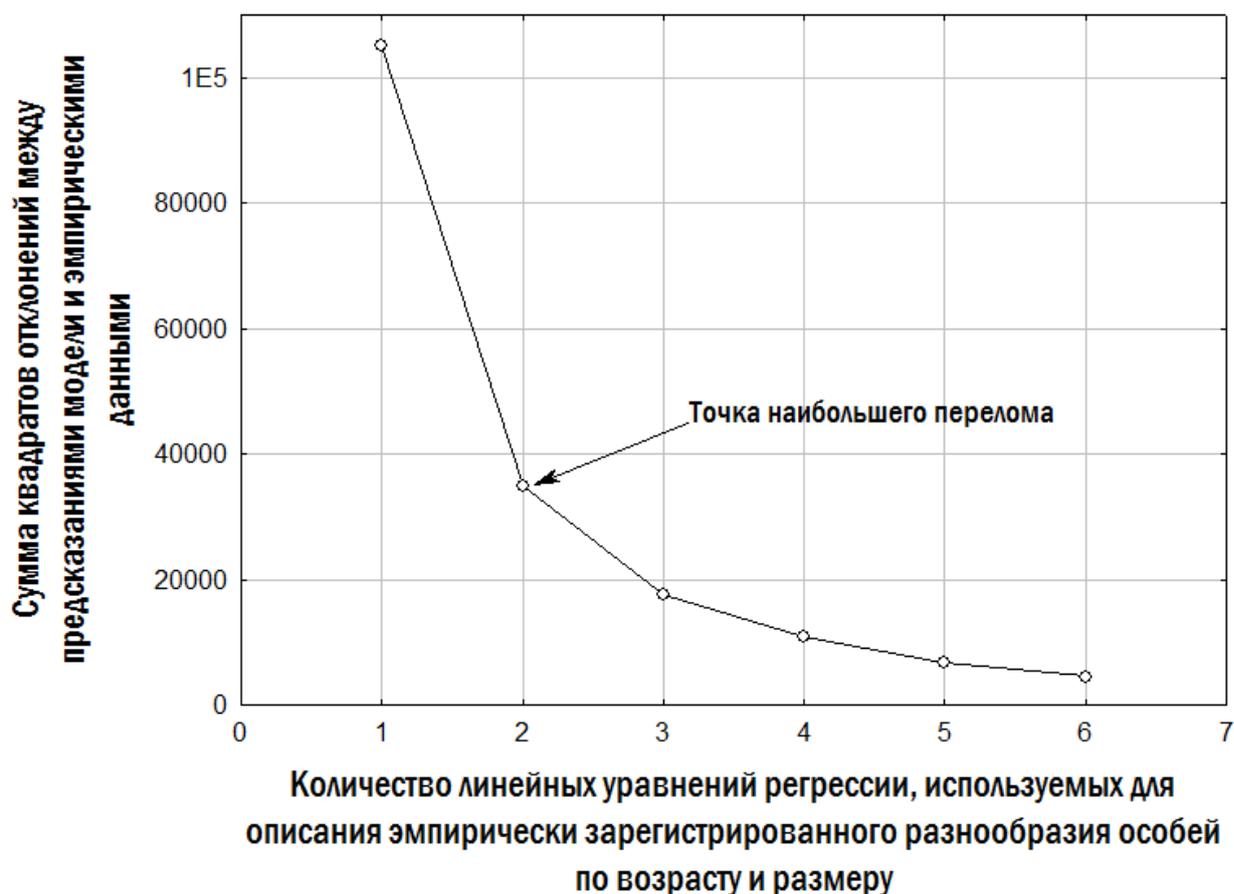


Рис. 5.13. Выбор сложности модели для описания эмпирически зарегистрированного разнообразия особей с помощью критерия каменной осыпи Кэттеля

5.5. Вычисление ростового показателя (G): меры, определяющей положение особи относительно линий регрессии для относительно меньших и относительно больших особей

Возвратившись к рис. 5.9 мы можем увидеть, что каждая точка, соответствующая особи, располагается выше или ниже по отношению к двум линиям регрессии, соответствующих относительно меньшим и относительно большим среди одновозрастных особей.

Чтобы сравнить скорость роста особей одинакового возраста, достаточно сравнить их длину тела. Сложнее сравнить размеры особей разного возраста. Для этого мы используем безразмерную величину, которую мы назвали ростовым показателем (G). Для облегчения интерпретации этой характеристики удобно, чтобы она была прямо пропорциональна размеру особи и принимала значение $+1$ для такой особи, соответствующая которой точка лежит на линии регрессии для больших особей, и -1 — для особи, точка, соответствующая которой, лежит на линии регрессии для меньших особей. Сформулированным условиям отвечает следующее уравнение:

$$G_{x(j)} = 2 \times (L_x - {}^lL_j) / ({}^bL_j - {}^lL_j) - 1.$$

Здесь $G_{x(j)}$ — ростовой показатель особи x возраста j , L_x — длина тела особи x , lL_j — ожидаемое значение длины особи возраста j , соответствующее линии регрессии для меньших (lesser) особей, а bL_j — ожидаемое значение длины особи возраста j , соответствующее линии регрессии для больших (bigger) особей.

Вычислив показатель G , мы можем установить характер его распределения. Суммарное распределение этой величины для всех особей *P. ridibundus* и *P. esculentus* показано на рис. 5.14.

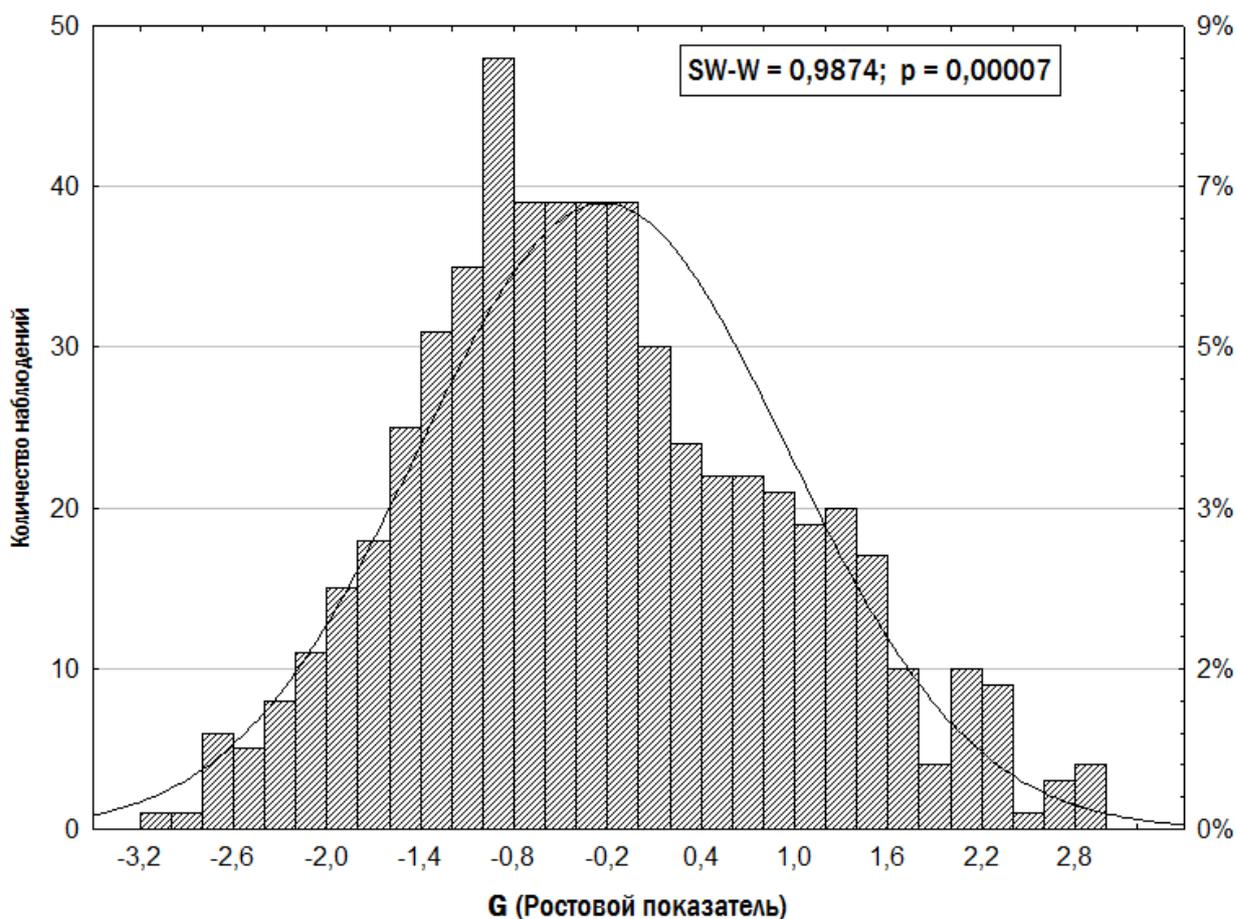


Рис. 5.14. Распределение значений ростового показателя G (пояснение в тексте) для всех особей *P. ridibundus* и *P. esculentus*. На графике нанесена линия аппроксимации полученного распределения нормальной зависимостью, и приведены результаты сравнения распределения с нормальным по Шапиро-Вилкоксоу

Хотя показанное на рис. 5.14 распределение значительно отличается от нормального, оно носит близкий к нормальному характер. Впрочем, такой его характер связан с тем, что на рис. 5.14 суммировано распределение обсуждаемого показателя для трех различных форм. Сравнение таких распределений для всех восьми изученных нами групп показано на рис. 5.14.

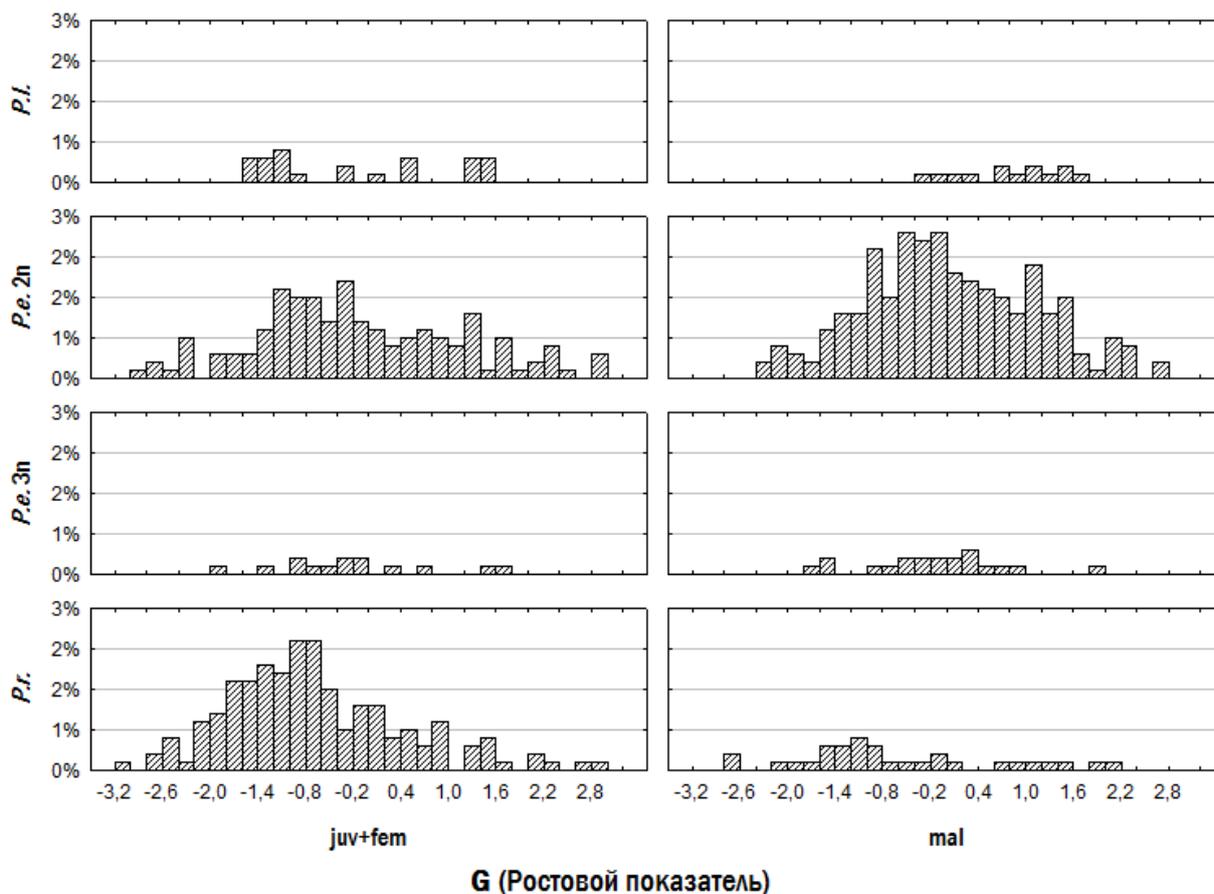


Рис. 5.15. Распределения значений ростового показателя G для всех восьми изученных групп представителей *Pelophylax esculentus* complex

По рис. 5.14 видно, что многие группы имеют «растянутые» распределения по ростовому показателю. Интересно определить, насколько значимо отличаются средние значения этого показателя для разных групп. Сделать это можно с помощью дисперсионного анализа.

5.6. Определение факторов, влияющих на ростовой показатель лягушек, с помощью дисперсионного анализа

Вычисленный нами ростовой показатель дает возможность сравнивать друг с другом разные группы особей. Для такого исследования вполне

подходят методы дисперсионного анализа. Хотя распределение изучаемой нами величины не является нормальным в математически строгом смысле, оно отличается от нормального не принципиально; дисперсионный анализ устойчив к такого рода отклонениям от нормальности [112].

Мы приведем результаты двух разных анализов. В одном вся изученная совокупность зеленых лягушек рассматривается совместно, и различия между лягушками из разных местообитаний не анализируются и не учитываются. Результаты такого анализа представлены в табл. 5.2 и на рис. 5.16

Таблица 5.2.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, рассматривающего влияние формы (*P.r.*, *P.e.* 2п и *P.e.* 3п) и пола (*juv*, *mal* и *fem*) на ростовой показатель G

	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Form	8,3	2	4,2	3,2	0,04
Sex	3,2	2	1,6	1,2	0,29
Form*Sex	1,2	4	0,3	0,2	0,93
Error	739,8	567	1,3		

Влияние формы лягушек на ростовой показатель оказалось значимым, а пола — незначимым. Как можно увидеть на рис. 5.16, ростовые показатели самок и самцов оказываются практически одинаковыми; небольшое отставание ювенильных особей не делает влияние этого фактора значимым.

В некоторой степени парадоксальным является характер влияния формы (генотипа) на ростовой показатель G. Гибриды опережают по нему представителей родительского вида. Напомним, что это означает, что среди гибридов чаще встречаются особи, характер роста которых лучше описывается линией регрессии для относительно больших особей. В

конечном счете, это означает, что в одном и том же возрасте гибриды чаще имеют более крупные размеры, чем представители родительского вида.

Ускоренный рост диплоидных гибридов можно было бы трактовать как проявление гетерозиса (гибридной силы; [26]). Однако и развитие триплоидных гибридов тоже оказывается ускоренным, по сравнению с представителями родительского вида, что, безусловно, является феноменом, требующим своего объяснения. Парадокс состоит в том, что триплоидные гибриды получают три генома, которые эволюционировали у диплоидных родительских видов. Одним из следствий полиплоидизации является увеличение количества ДНК, приходящегося на клетку, и, вероятно, увеличение минимального времени между делениями клетки τ [17].

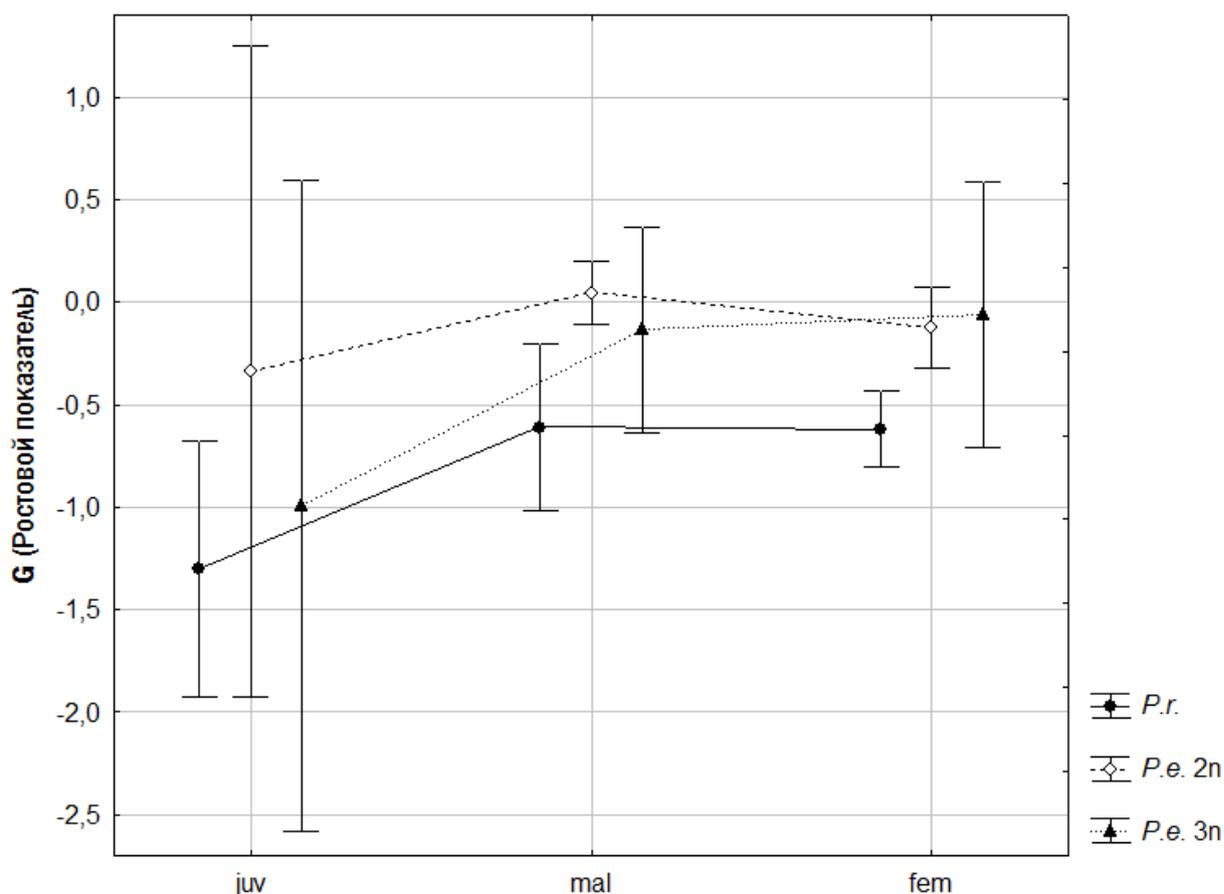


Рис. 5.16. Результаты дисперсионного анализа (табл. 5.2)

Может ли описанный выше результат объясняться неравномерностью состава изученной совокупности лягушек? Такую возможность необходимо проверить. В показанном в табл. 5.2 и на рис. 5.16 анализе мы использовали данные о росте лягушек из разных местообитаний. Чтобы убрать влияние фактора различия местообитаний, следует сравнить рост разных форм из тех локалитетов, в которых представлены все сравниваемые нами генотипы, причем таких, из которых изучены наиболее представительные выборки лягушек.

Этим условиям удовлетворяют два наиболее хорошо изученных нами местообитания, находящиеся в непосредственной близости от биологической станции Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина: Гайдары и Иськов пруд. Результаты дисперсионного анализа выборок из этих двух местообитаний представлены в таблице 5.3 и на рис. 5.17 и 5.18.

Таблица 5.3.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа, рассматривающего влияние локалитета (Гайдары и Иськов пруд), формы (*P.r.*, *P.e.* 2n или *P.e.* 3n) и пола (mal и juv+fem) на ростовой показатель зеленых лягушек

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Form	12, 1	2	6,0	5,5	0,005
Localitet	5,0	2	2,5	2,3	0,10
Sex	1,8	1	1,8	1,6	0,21
Form*Localitet	4,7	4	1,2	1,1	0,38
Form*Sex	4,3	2	2,1	1,9	0,15
Localitet**Sex	1,2	2	0,6	0,5	0,58
Form*Localitet*Sex	4,6	4	1,2	1,0	0,39
Error	422,1	381	1,1		

Как видно в табл. 5.3, влияние местообитаний оказалось достаточно существенным, хотя и не достигает критического значения уровня значимости ($p=0,10$). Влияние формы (генотипа) лягушек в этих условиях подтвердилось, и его значимость (вследствие однородности выборки) только возросла (рис. 5.17).

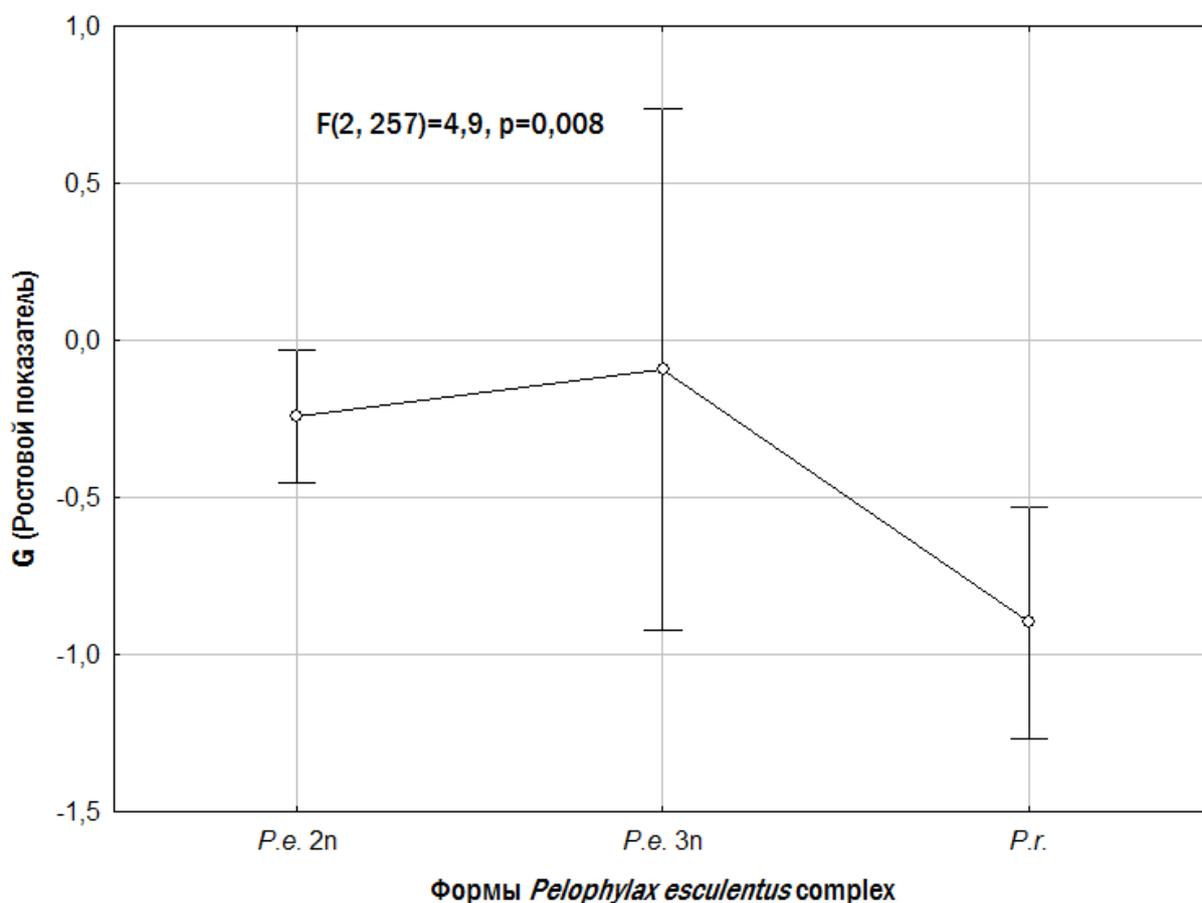


Рис. 5.17. Сравнение значений ростового показателя для разных форм лягушек из Гайдар и Иськова пруда (см. табл. 5.3)

Мы можем утверждать, что наш вывод о более низком значении ростового показателя (т.е. меньших размерах в одном и том же возрасте) представителей родительского вида отражает особенности роста сравниваемых форм лягушек, а не специфику формирования изученной нами совокупности форм лягушек.

Еще одно обстоятельство, отраженное на иллюстрациях этого пункта, заключается в том, что отрицательные значения параметра G (ростового показателя) встречаются чаще, чем положительные.

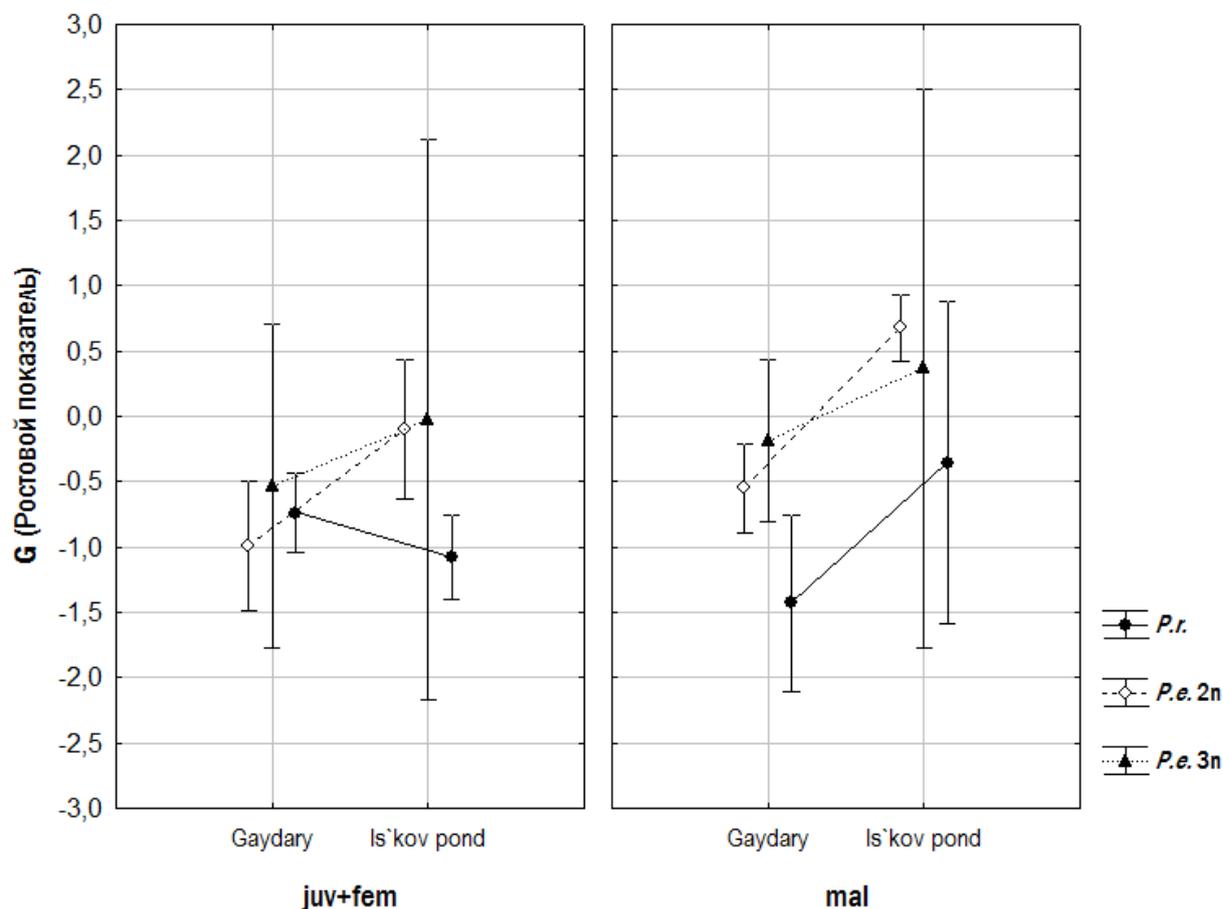


Рис. 5.18. Сравнение объединенной группы самок и неполовозрелых особей с самцами по результатам трехфакторного дисперсионного анализа (табл. 5.3)

Поскольку ростовой показатель G высчитывается в зависимости от положения особей относительно линий регрессии, которые соответствуют относительно меньшим и относительно бóльшим особям, его среднее значение не обязательно должно быть равно 0. На рис. 5.9 и 5.15 можно увидеть, что точки, соответствующие скороспелым лягушкам, расположены более «рыхло». В конечном счете это приводит к тому, что среднее значение ростового показателя, вычисленное для всей исследованной нами

совокупности лягушек, ближе к линии регрессии для относительно мелких особей и соответствует -0,22.

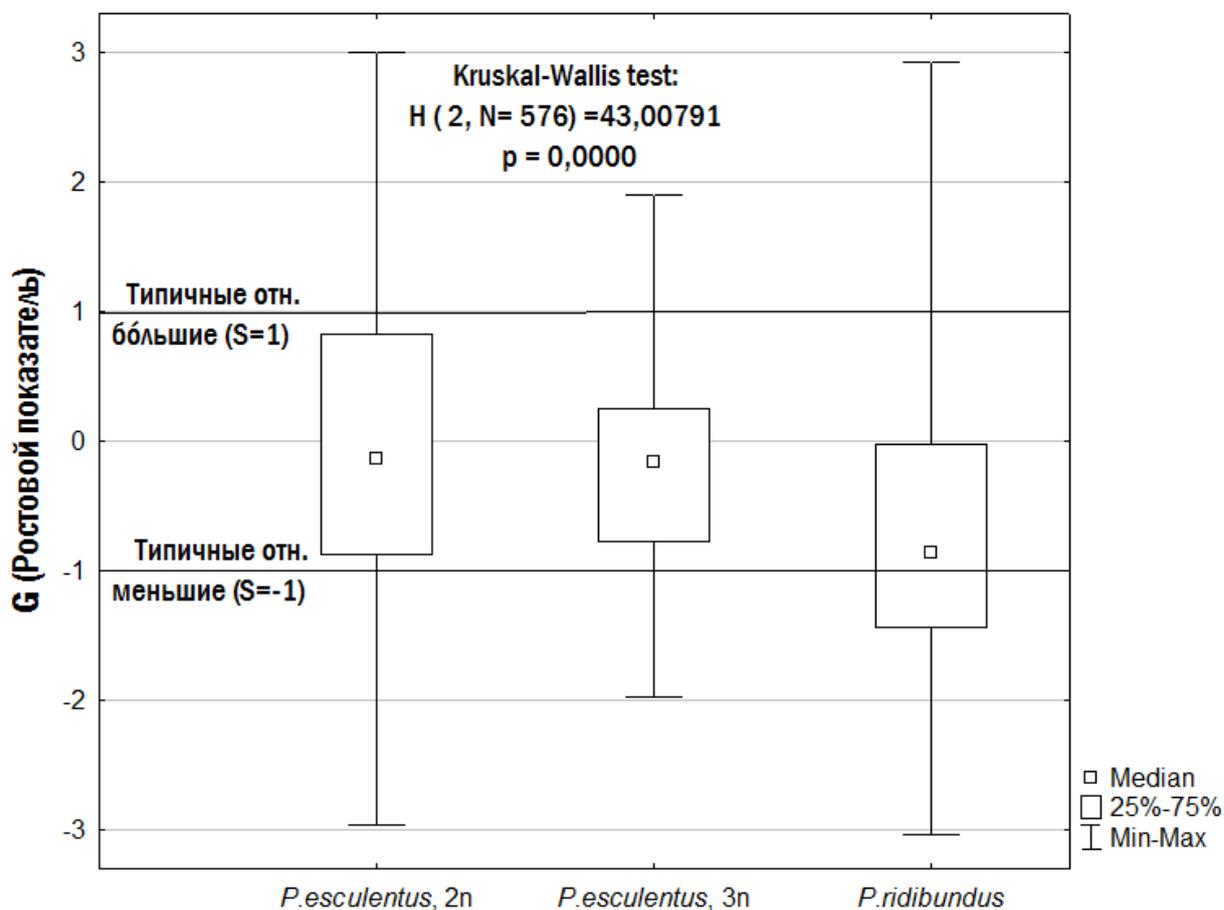


Рис. 5.19. Сравнение значений ростового показателя (G) у трех рассмотренных форм зеленых лягушек

5.7. Краткие результаты главы 5

Данная глава посвящена выполнению третьей из задач, стоящих перед диссертационным исследованием: описанию размерного разнообразия одновозрастных особей. Поставленная задача выполнена.

Показано, что для разных групп представителей возраст-размерные распределения оказываются подобными. Для описания этих эмпирически полученных распределений могут быть использованы различные модели.

Эти модели могут сравниваться по нескольким параметрам, среди которых -- остаточная ошибка (часть зарегистрированного разнообразия особей, которая не объясняется моделью), математическая сложность, а также биологическая осмысленность. С использованием критерия каменистой осыпи Кэттеля показано, что оптимальным вариантом для зарегистрированного разнообразия является модель с двумя линейными уравнениями регрессии -- для относительно больших и относительно меньших (в одном и том же возрасте) особей. Для обозначения того, к какой из линий регрессии ближе особь, предложено использовать безразмерную величину, названную ростовым показателем (G).

Материалы данной главы отражены в публикациях [106, 107, 108, 109, 110] и вошли в отчет по научно-исследовательской теме ХНУ имени В. Н. Каразина [88].

ГЛАВА 6.

ПОПУЛЯЦИОННОБИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ РАЗМЕРНЫХ ГРУПП ОДНОВОЗРАСТНЫХ ЛЯГУШЕК

6.1. Индивидуальные кривые роста представителей *Pelophylax esculentus* complex

Показанные на рис. 5.9 линии регрессии описывают не динамику индивидуального роста каждой особи, а разнообразие особей, наблюдаемое в выборках из ГПС. Как было указано в главе 3, скелетохронологические данные предоставляют возможность для ретроспективной оценки скорости роста. Такая оценка основывается на вполне обоснованном предположении о том, что соотношение между диаметром фаланги пальца и длиной тела особи на протяжении ее жизни остается постоянным. Набор линий склеивания, сохраняющийся в периостальной кости фаланги пальца, позволяет получить оценки размеров тела особи во время тех зимовок, когда эти линии склеивания образовывались. Примеры индивидуальных кривых роста показаны на рис. 6.1.

Лягушки, индивидуальные кривые роста которых показаны на рис. 6.1, пронумерованы в порядке уменьшения длины их тела (на момент исследования). Данные о них приведены в табл. 6.1. Они отобраны по следующему принципу. 9 из них (№№5-13) — это все особи из 612 изученных, для которых измерены длины 7 линий склеивания (и, соответственно, можно установить длину тела на протяжении 7 последовательных зимовок). Все эти особи принадлежали к группе относительно меньших (табл. 6.1). Среди относительно бóльших особей нет не только таких, у которых было бы описано 7 последовательных линий

склеивания, но даже нет таких, у которых этих линий 6. По 5 таким линиям найдено только у 4 особей, рост которых ближе к линии регрессии, соответствующей относительно бóльшим особям. Именно эти лягушки и показаны на рис. 6.1 (№№ 1-4). Таким образом, на рис. 6.1 показаны особи, являющиеся наибольшими «долгожителями» в своей категории (причем 9 из них являются наибольшими «долгожителями» среди всех изученных лягушек).

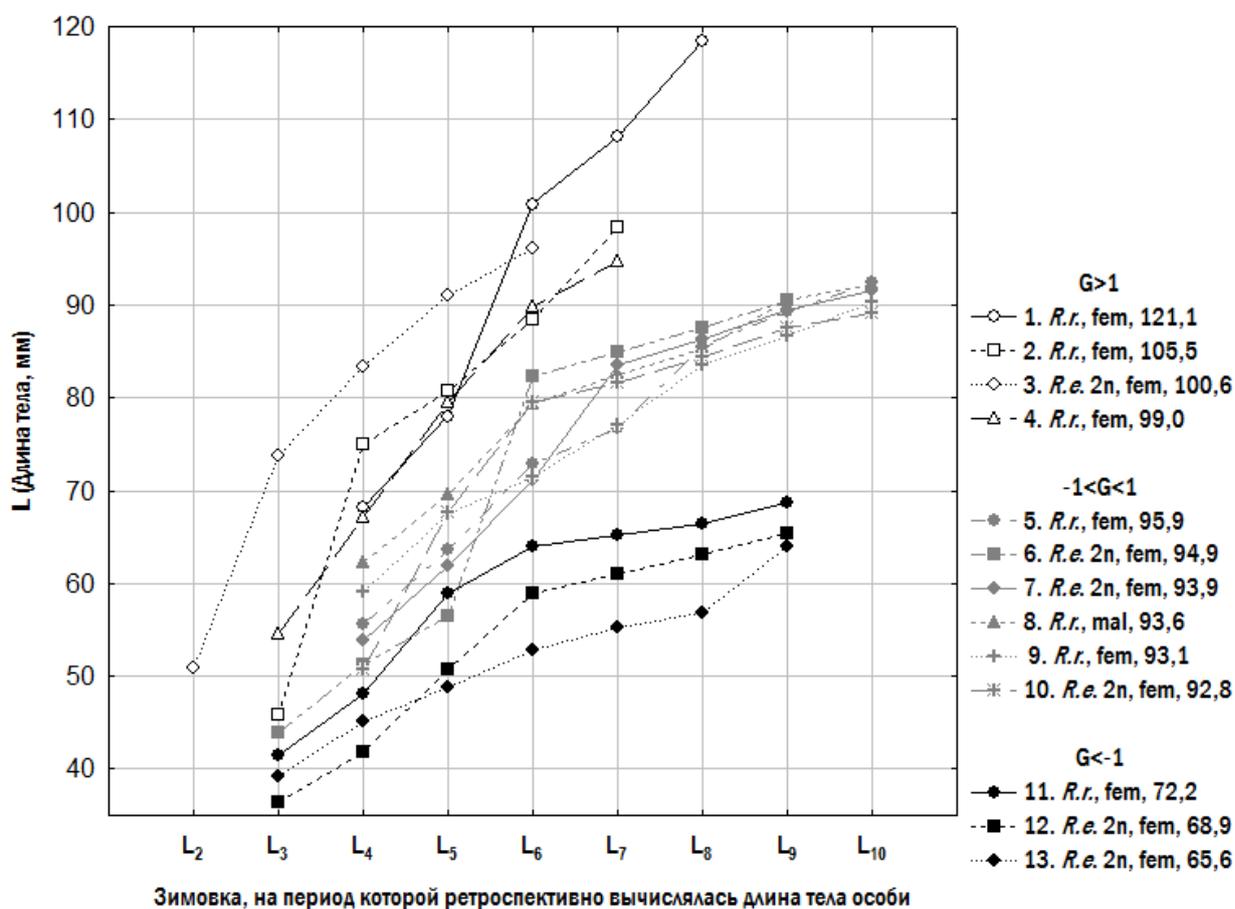


Рис. 6.1. Индивидуальные динамики роста лягушек-«долгожителей», информация о которых представлена в табл. 6.1

Обращает на себя внимание, что лягушки, рост которых показан на рис. 6.1, образуют три отдельные группы. Для дальнейшего обсуждения результатов важно убедиться, что отраженные на этом рисунке результаты не являются артефактом (например, связанным с разным характером принятых нами решений о вероятном количестве полностью резорбированных линий).

Может ли то, что наибольшего возраста достигают особи, относящиеся к группе $-1 < G < 1$, быть следствием того, что для представителей этой группы мы предполагаем резорбцию трех, а не двух линий? Если бы мы предположили, что у этих лягушек резорбируется по 2 линии, их возраст следовало бы оценить в 9 лет, но яркие отличия в их динамике размеров сохранились бы все равно. Как видно по данным, приведенным в табл. 6.1, для этих лягушек характерно существенно более высокое значение размера эндоста и диаметра первой сохранившейся линии склеивания. Таким образом, наше решение о том, что у них резорбируется относительно большее число линий, чем у других лягушек, является вполне обоснованным.

Таблица 6.1.

Характеристики особей, рост которых показан на рис. 6.1

Номер	Форма	Пол	Длина	Год	Локалитет	Частично резорбированных линий	Полностью резорбированных линий	Всего резорбированных линий	Эндост	Первая линия	Возраст	Размерная группа	Ростовой показат.	Размерная группа
1	<i>P.r.</i>	fem	121,1	2011	Иськов пруд	0	3	3	54	76	8	бóльшие	2,9	$G > 1$
2	<i>P.r.</i>	fem	105,5	2011	Иськов пруд	0	2	2	42,5	51	7	бóльшие	2,3	$G > 1$
3	<i>P.e. 2n</i>	fem	100,6	2015	Нижний Добр. пруд	0	1	1	26,5	40	6	бóльшие	2,6	$G > 1$
4	<i>P.r.</i>	fem	99,0	2013	Нижний Добр. пруд	2	0	2	46	50,5	7	бóльшие	1,7	$G > 1$
5	<i>P.r.</i>	fem	95,9	2012	Жовтневе	0	3	3	59,5	72,5	10	меньшие	-0,7	$-1 < G < 1$
6	<i>P.e. 2n</i>	fem	94,9	2013	Нижний Добр. пруд	2	0	2	41,5	51	9	меньшие	-0,1	$-1 < G < 1$
7	<i>P.e. 2n</i>	fem	93,9	2013	Нижний Добр. пруд	2	1	3	56	67,5	10	меньшие	-0,9	$-1 < G < 1$
8	<i>P.r.</i>	mal	93,6	2009	Липцы	2	1	3	53,5	89,5	10	меньшие	-0,9	$-1 < G < 1$
9	<i>P.r.</i>	fem	93,1	2013	Нижний Добр. пруд	1	2	3	65	74	10	меньшие	-1,0	$-1 < G < 1$
10	<i>P.e. 2n</i>	fem	92,8	2013	Нижний Добр. пруд	2	1	3	55,5	63,5	10	меньшие	-1,0	$-1 < G < 1$
11	<i>P.r.</i>	fem	72,2	2014	Гайдары	1	1	2	43	53,5	9	меньшие	-2,1	$G < -1$
12	<i>P.e. 2n</i>	fem	68,9	2007	Верхний Добр. пруд	2	0	2	47	51	9	меньшие	-2,4	$G < -1$
13	<i>P.e. 2n</i>	fem	65,6	2007	Верхний Добр. пруд	2	0	2	45	49	9	меньшие	-2,6	$G < -1$

Разделение показанных на рис. 6.1 особей является следствием того, что изученные нами «долгожители» делятся на некрупных (около 70 мм) с

длинной историей роста, отраженной в трубчатых костях, соответствующих группе $G < -1$; крупных (90–100 мм) с длинной историей роста, соответствующих группе $-1 < G < 1$, и очень крупных (до 120 мм) с более короткой историей роста, соответствующих группе $G > 1$. То, что для особей из разных групп предполагается разное количество резорбированных линий — следствие, а не причина различия между сравниваемыми особями.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что среди «долгожителей» есть как *P. ridibundus*, так и диплоидные *P. esculentus* (триплоидов нет). Большинство из этих лягушек происходят из Нижнего и Верхнего Добрицких прудов, находящихся в заповедной зоне Национального природного парка «Гомольшанские леса». Вероятно, это связано с тем, что в этих прудах антропогенное воздействие на лягушек и среду их обитания минимально. Интересно, что в одном случае в число «долгожителей» вошел самец.

Анализируя показанную на рис. 6.1 динамику, можно увидеть, что в разные годы лягушки росли с разной скоростью. Для того, чтобы оценить эти отличия более подробно, надо от рассмотрения размеров тела лягушек перейти к рассмотрению их годовых приростов.

6.2. Индивидуальные динамики годовых приростов представителей *Pelophylax esculentus* complex

На рис. 6.2 показана динамика годовых приростов для тех же лягушек, которых рассматривали на рис. 6.1 и в табл. 6.1. Приросты показывают увеличение длины тела лягушки за год, отнесенное к ее длине в предыдущий год, т.е. $g_i = (L_i - L_{i-1}) / L_{i-1}$.

Обращает на себя внимание то, что для скороспелых лягушек, относящихся к группе $G > 1$, характерна очень высокая скорость роста в

возрасте 3-4 года. Именно с ней связано то, что эти лягушки достигают относительно больших размеров. Резкое снижение скорости роста можно рассматривать как симптом достижения лягушкой половой зрелости.

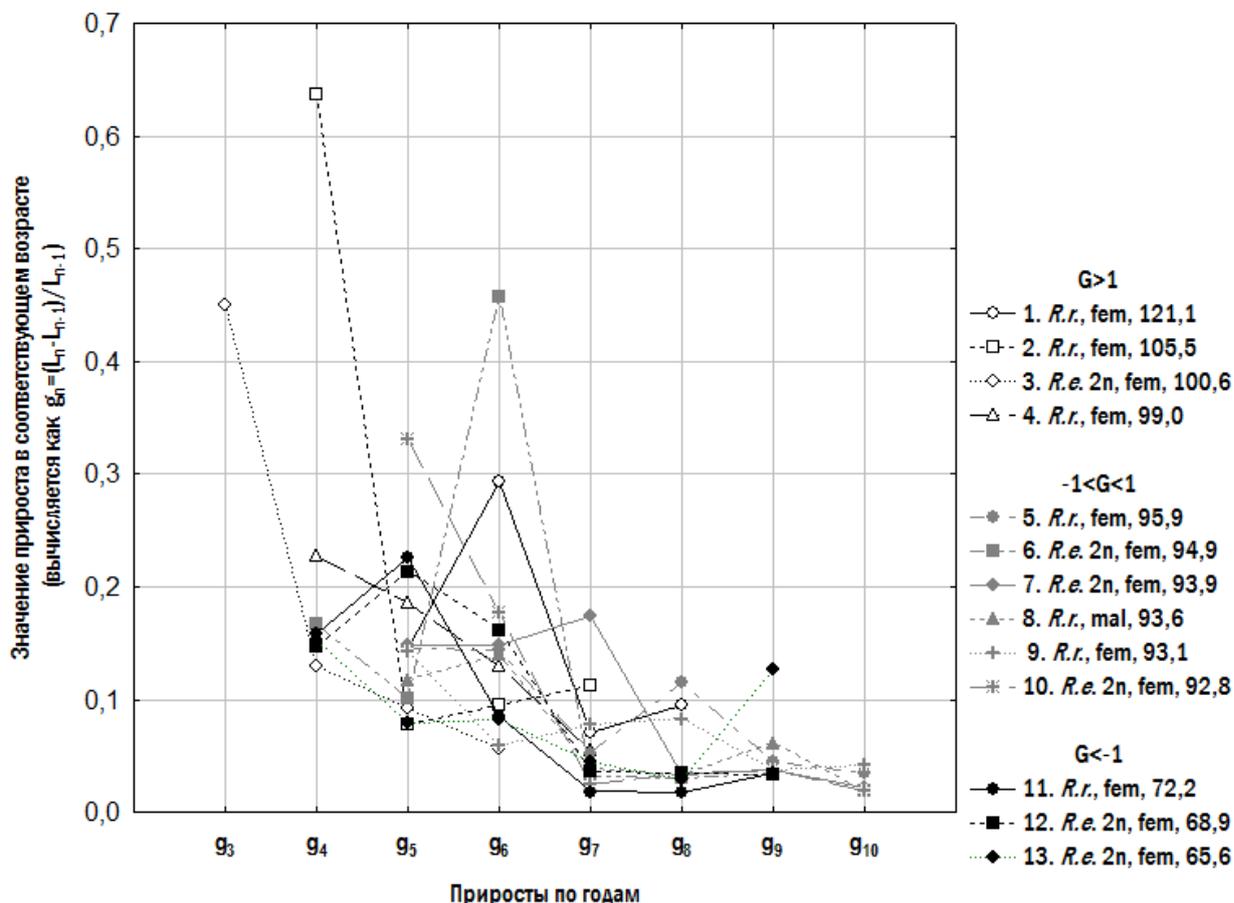


Рис. 6.2. Индивидуальная динамика годовых приростов тех же лягушек, что и на рис. 6.1 и в табл. 6.1

Опираясь на представление о компромиссном характере жизненного цикла [3,139], можно предположить, что до достижения половой зрелости полученная организмом энергия тратится на рост, а после ее достижения — перераспределяется между ростом и размножением, т.е. на рост приходится меньше энергических затрат. Естественно, это рассуждение основывается на предпосылке, которая сама требует доказательства: на том предположении, что возможности для получения энергии год от года остаются примерно одинаковыми, вне зависимости от смены благоприятных годов неблагоприятными и вне зависимости от роста и взросления самой особи.

Чтобы лучше оценить влияние принадлежности лягушек к ростовым группам и получить более контрастную картину, рассмотрим обобщенную динамику роста лягушек с выраженными особенностями роста, исключив из рассмотрения «промежуточную» группу, для которой $-1 < G < 1$. На рис. 6.3–6.6 показаны лягушки, относящиеся к группам $G > 1$ (рис. 6.3 и 6.5) и $G < -1$ (рис. 6.5 и 6.6), самки (рис. 6.3 и 6.4) и самцы (рис. 6.5 и 6.6). В показанные на этих рисунках группы особей включили всех представителей *P. ridibundus* и *P. esculentus*, для которых приросты можно определить не менее, чем для 4-х последовательных годов. Для относительно бóльших самцов (отличающихся меньшей продолжительностью жизни) указаны особи, для которых приросты можно определить хотя бы для 3-х лет. Все графики приведены в одинаковом масштабе.

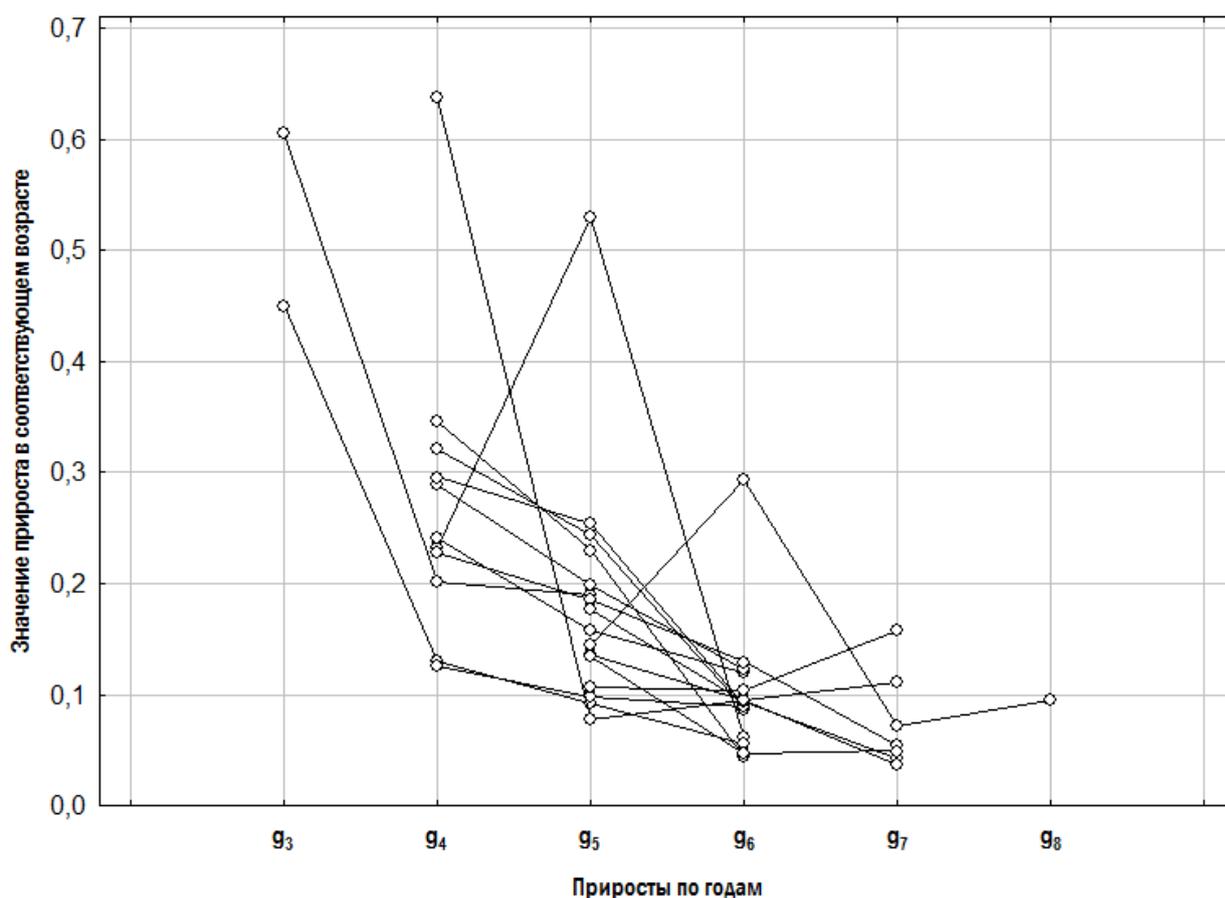


Рис. 6.3. Индивидуальная динамика годовых приростов у ярко выраженных представителей группы относительно бóльших ($G > 1$) самок *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Прежде всего, внимание на себя обращает то обстоятельство, что для относительно меньших особей характерны значительно более низкие максимальные значения приростов, чем для относительно бóльших.

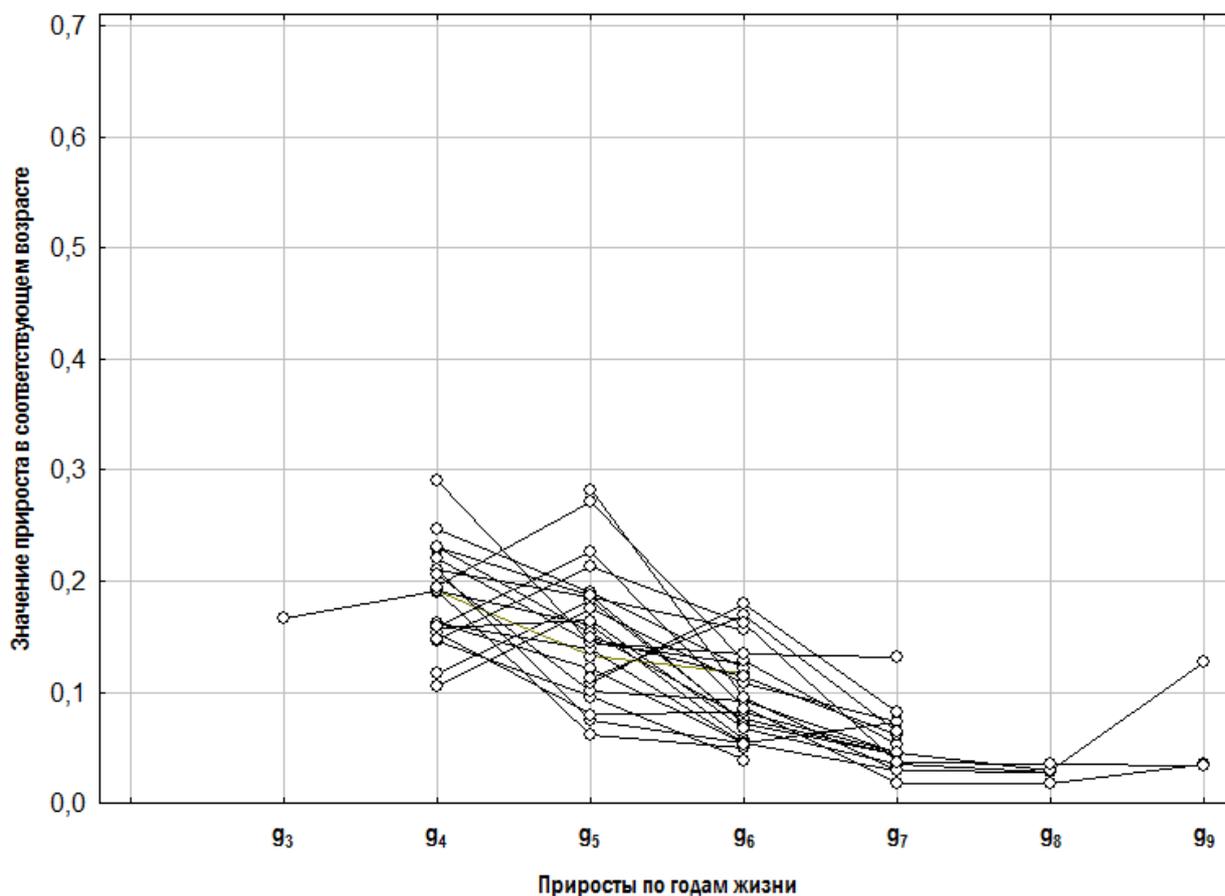


Рис. 6.4. Индивидуальная динамика годовых приростов у ярко выраженных представителей группы относительно меньших ($G < -1$) самок *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Для многих лягушек из группы относительно бóльших типичная форма динамики приростов предусматривает резкое снижение скорости роста после максимального значения, достигавшегося в возрасте 3 или 4 года. Иной достаточно часто реализуемый вариант роста относительно бóльших особей — достижение максимума приростов в возрасте 5–6 (самки) или 5 (самцы) лет.

Для дальнейшего обсуждения важно, что относительно меньшие и относительно бóльшие особи (особенно самцы) демонстрируют различную

продолжительность жизни. Среди относительно бóльших самцов многие особи демонстрируют приросты, превышающие 40%, на четвертом году жизни (рис. 6.5). Ни одна из особей с такой высокой скоростью роста на 4-м году жизни не дожила до 7-й зимовки; единственная особь, дожившая до 7 лет, имела не настолько высокую скорость роста. Поскольку изученные нами выборки лягушек формировались неизбирательно с точки зрения характера их роста и их возраста (мы исследовали выборки из естественных местообитаний, а характер их роста и их возраст устанавливался апостериорно, по результатам исследования), мы можем заключить, что особи, демонстрировавшие быстрый рост на 4-м году жизни имеют мало шансов дожить до возраста в 7 и более лет.

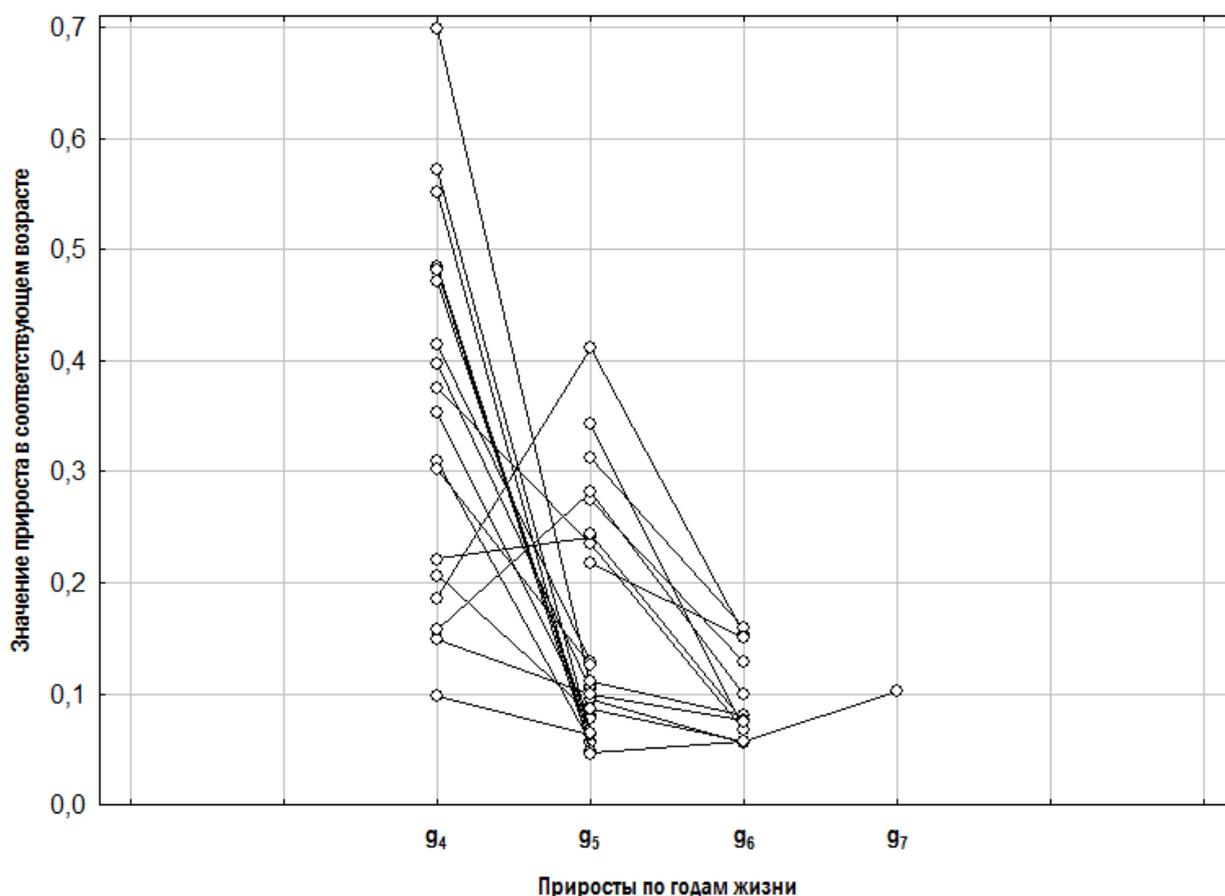


Рис. 6.5. Индивидуальная динамика годовых приростов у ярко выраженных представителей группы относительно бóльших ($G > 1$) самцов *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Напротив, относительно меньшие самцы достаточно часто доживают до 7-й, 8-й и даже, в одном случае, 10-й зимовки, но никогда не демонстрируют такие высокие скорости роста на предыдущем этапе. Даже среди относительно меньших самцов те особи, которые имели относительно высокие приросты на 2-м, 4-м и 5-м годах, не принадлежат к числу тех, которые продемонстрировали максимальную продолжительность жизни.

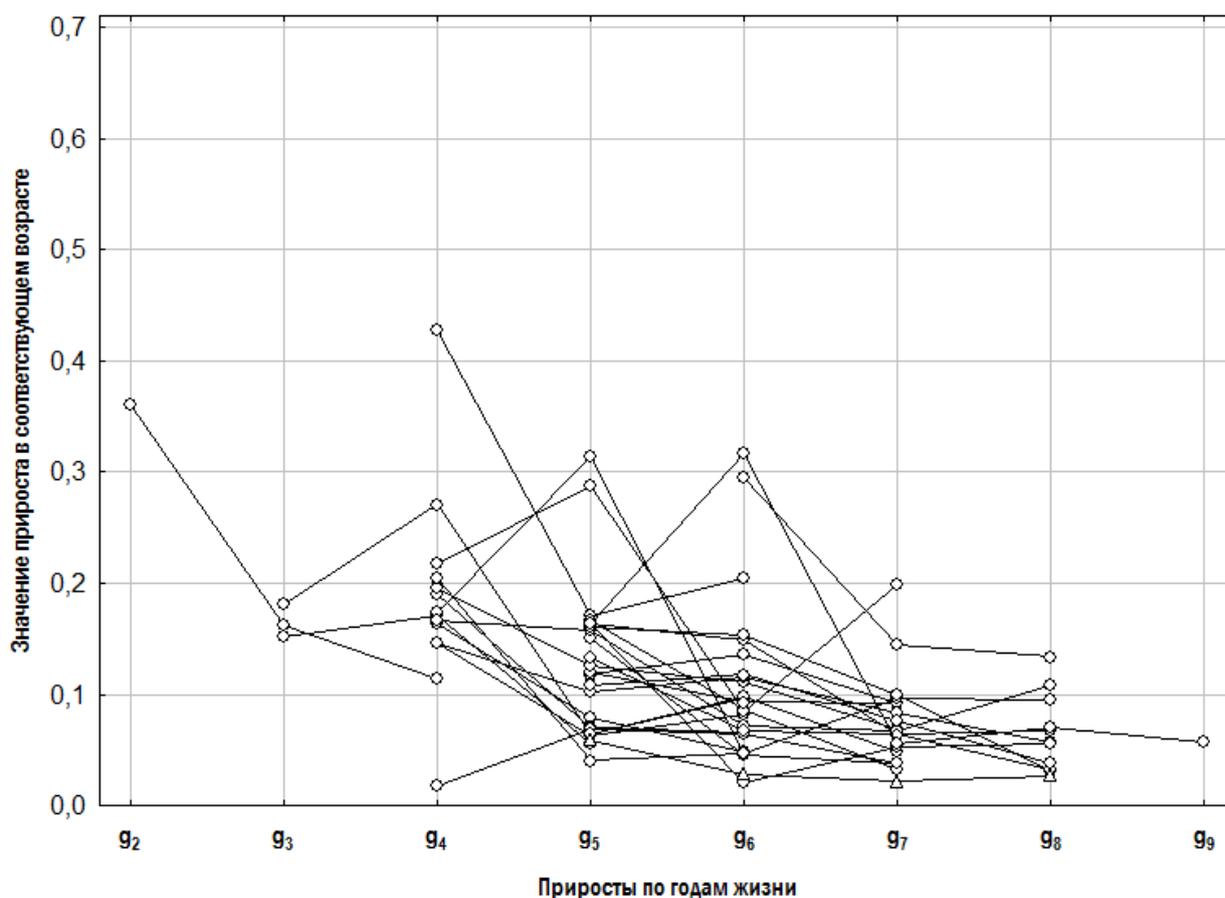


Рис. 6.6. Индивидуальная динамика годовых приростов у ярко выраженных представителей группы относительно меньших ($G < -1$) самцов *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Сказанное означает, что уже на этапе 4-й зимовки определяется не только тип роста особи, но и ее шансы на долгую будущую жизнь. Чтобы подтвердить этот неожиданный для нас вывод, мы провели сравнение приростов на 4-м году жизни у лягушек, проживших жизнь различной продолжительности.

6.3. Сравнение зеленых лягушек разных размерных групп по их приростам на 3-м и 4-м году жизни и по продолжительности жизни

Анализ индивидуальной динамики приростов показал, что величина прироста на 4-м году жизни обладает определенной прогностичностью, характеризуя не только принадлежность к той или иной размерной группе, но и вероятную продолжительность жизни. Приросты 3-го года, вероятно, являются еще более информативными, но, к сожалению, их удастся определить лишь для тех лягушек, у которых резорбировано не более одной линии (чтобы вычислить приросты 3-го года, нужно вычислить отношение линии 3-го года к линии 2-го года). Собранный нами база данных позволяет сравнить размеры приростов на 4-м году жизни у особей, достигших того или иного возраста. Эти результаты показаны на рис. 6.7.

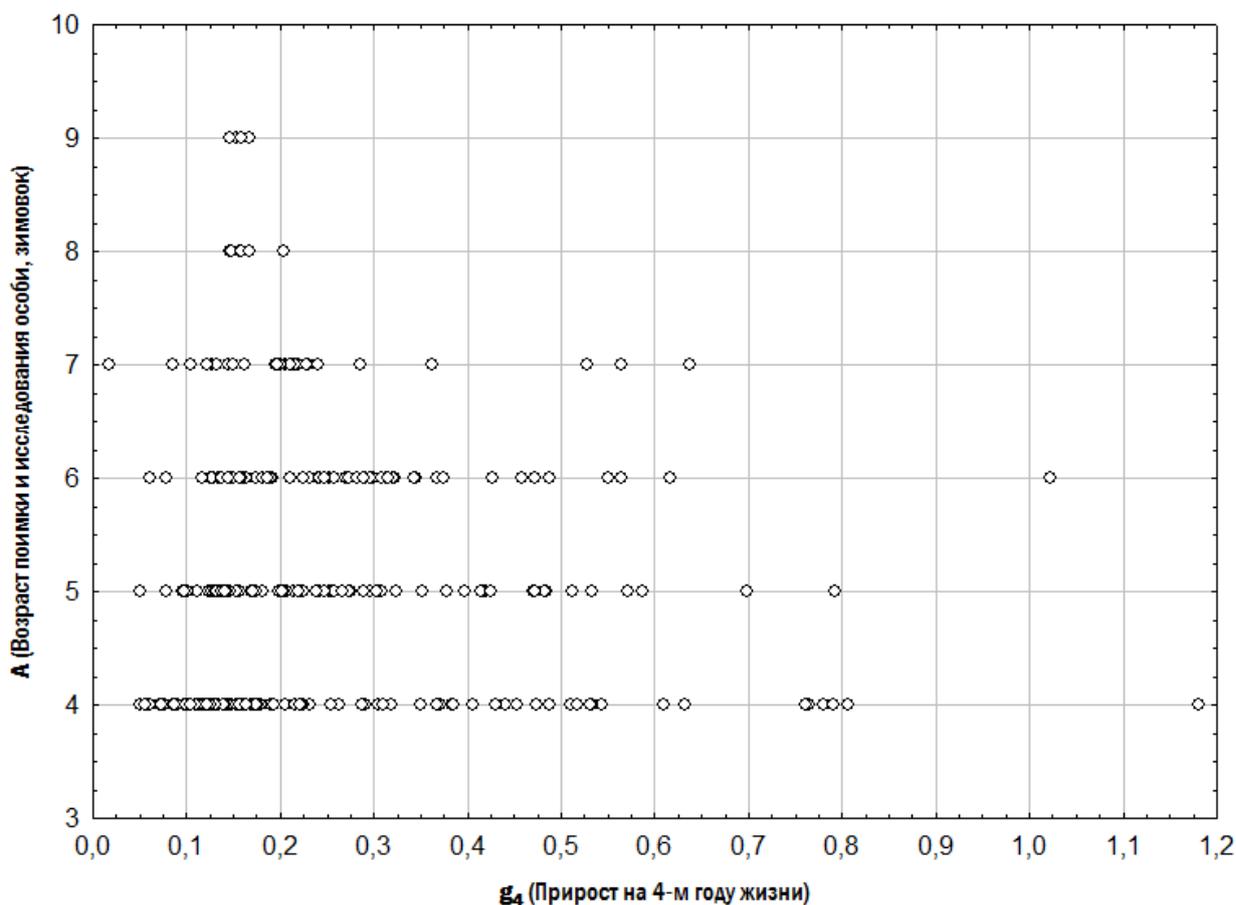


Рис. 6.7. Возраст, до которого доживали особи *P. ridibundus* и *P. esculentus* с различными приростами на 4-м году жизни

По рис. 6.7 можно убедиться в выводе, к которому мы пришли в предыдущем пункте. Несмотря на то, что половина изученных нами особей имела приросты 4-го года, превышающие 0,21, ни одна из них не дожила до возраста 8 лет. Многие из лягушек в возрасте 4-5 лет имеют невысокие значения рассматриваемых приростов, но то, что они пойманы и исследованы в этом возрасте, не означает, что они не могли прожить дольше.

Оценка значимости зарегистрированного нами эффекта сталкивается с определенными сложностями. Дело в том, что диапазоны значений приростов 4-го года, характерного для лягушек разных возрастов в существенной степени пересекаются. Мы использовали сравнение эмпирических распределений значений 4-го прироста, зарегистрированных для лягушек разного возраста, с теоретическими распределениями, построенными на основании предположения о том, что значения приростов 4-го года не связаны с возрастом (программа Statistica проводит такое сравнение автоматически при вычислении непараметрического рангового критерия Краскела-Уоллиса). Результаты такого сравнения показаны на рис. 6.8.

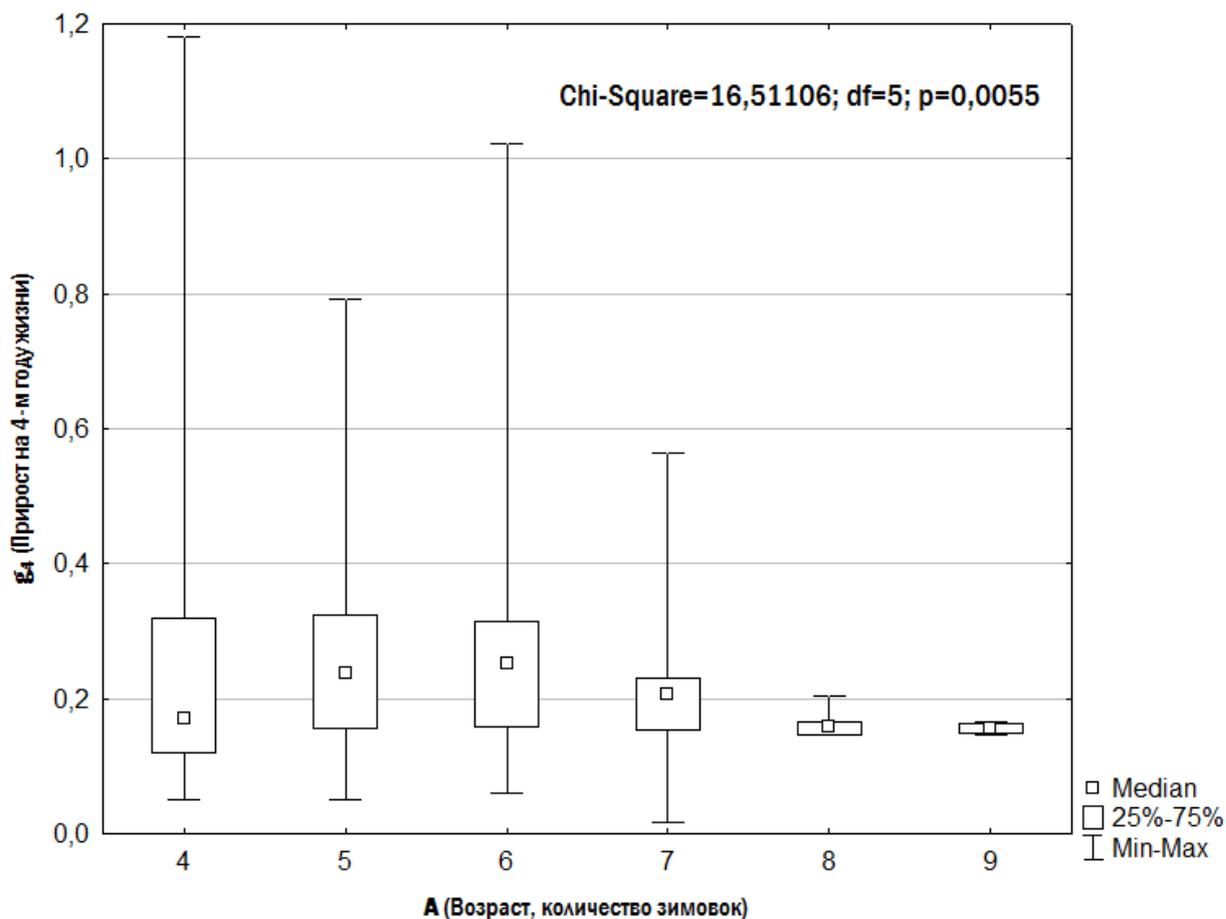


Рис. 6.8. Сравнение *P. ridibundus* и *P. esculentus* разных возрастов по их приростам на 4-м году жизни. Зависимость приростов от достигнутого лягушкой возраста значима ($p=0,0056$)

Кроме того, можно убедиться, что величина приростов 3-го и 4-го года жизни тесно связана с выделенными нами в прошлой главе размерными группами.

Наконец, можно убедиться, что самые старые особи в изученной нами выборке относятся к группе меньших по размеру (рис. 5.9). Среди особей старше 6 лет возраст относительно меньших значимо ($p=0,045$ при сравнении по Манну-Уитни) превышает возраст относительно бóльших.

Таблица 6.2.

Сравнение относительных приростов на 3-м и 4-м годах жизни относительно меньших и относительно бóльших одновозрастных особей

Показатель	Относительно меньшие особи	Относительно бóльшие особи	р (по Манну-Уитни)
Медианное значение прироста на 3-м году	$l_{g^{me_3}} = 0,170$	$b_{g^{me_3}} = 0,450$	0,001
Медианное значение прироста на 4-м году	$l_{g^{me_4}} = 0,176$	$b_{g^{me_4}} = 0,288$	0,000007

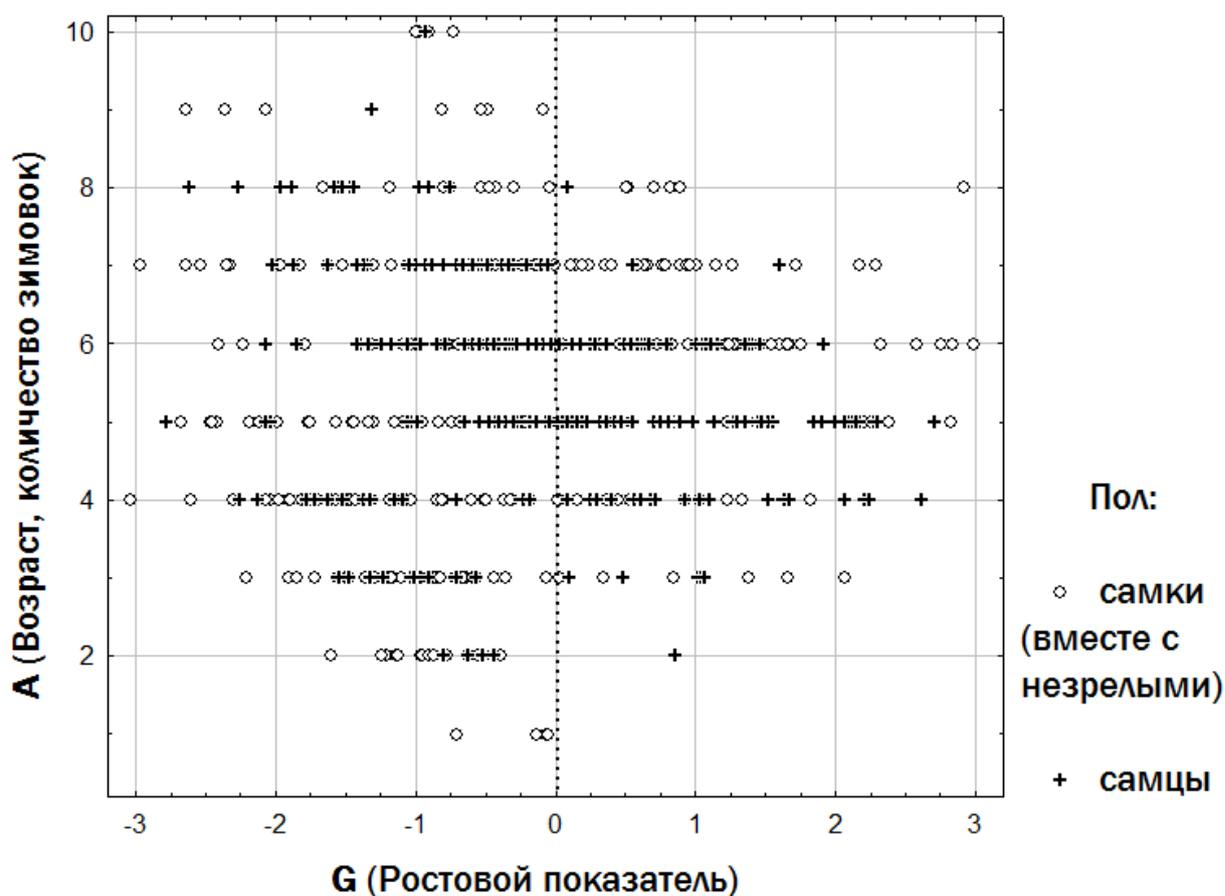


Рис. 6.9. Зависимость достигнутого возраста от ростового показателя, характерная для *P. ridibundus* и *P. esculentus*, имеет достаточно специфичную форму: у «облака» точек «срезаны» правые углы

6.4. Факторы, влияющие на величину годовых приростов представителей *Pelophylax esculentus* complex

Использованный нами подход позволяет оценить разные факторы, влияющие на годовые приросты изученных нами лягушек. Для этого нами собрана отдельная база данных о зарегистрированных нами годовых приростах. Каждая запись в такой базе данных соответствует отдельному годовому приросту. Признаками такого прироста являются его величина, особь, у которой он зарегистрирован, ее форма, пол, возраст, ростовой показатель (G), а также год, когда этот прирост был зарегистрирован. Такая организация базы данных позволяет проводить дисперсионный анализ, исследуя влияние различных факторов на ежегодные приросты.

Один из результатов такого анализа показан на рис. 6.10. Можно убедиться, что характерные различия между относительно меньшими и относительно большими особями проявляются на протяжении всей отраженной в их кости части их онтогенеза.

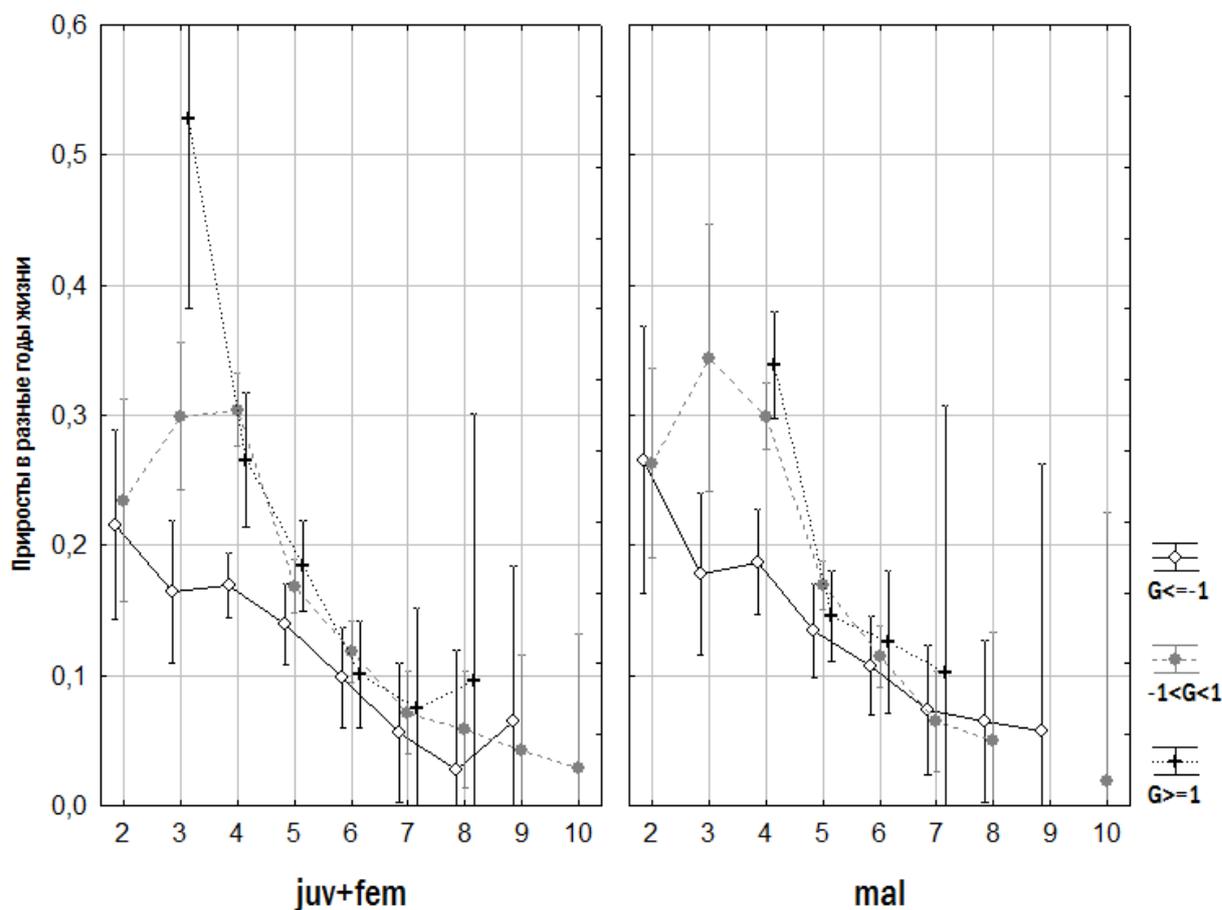


Рис. 6.10. Динамика ежегодных приростов, характерных для *P. ridibundus* и *P. esculentus*, относящихся к разным размерным группам. На оси абсцисс указан возраст (отдельно для объединенной группы неполовозрелых особей и самок и для самцов)

Перспективным является исследование связи приростов зеленых лягушек и динамики климатических факторов. На рис. 6.11 показано, как изменялись приросты 6-го года (определенные для наибольшего количества исследованных нами особей) в разные годы наблюдений.

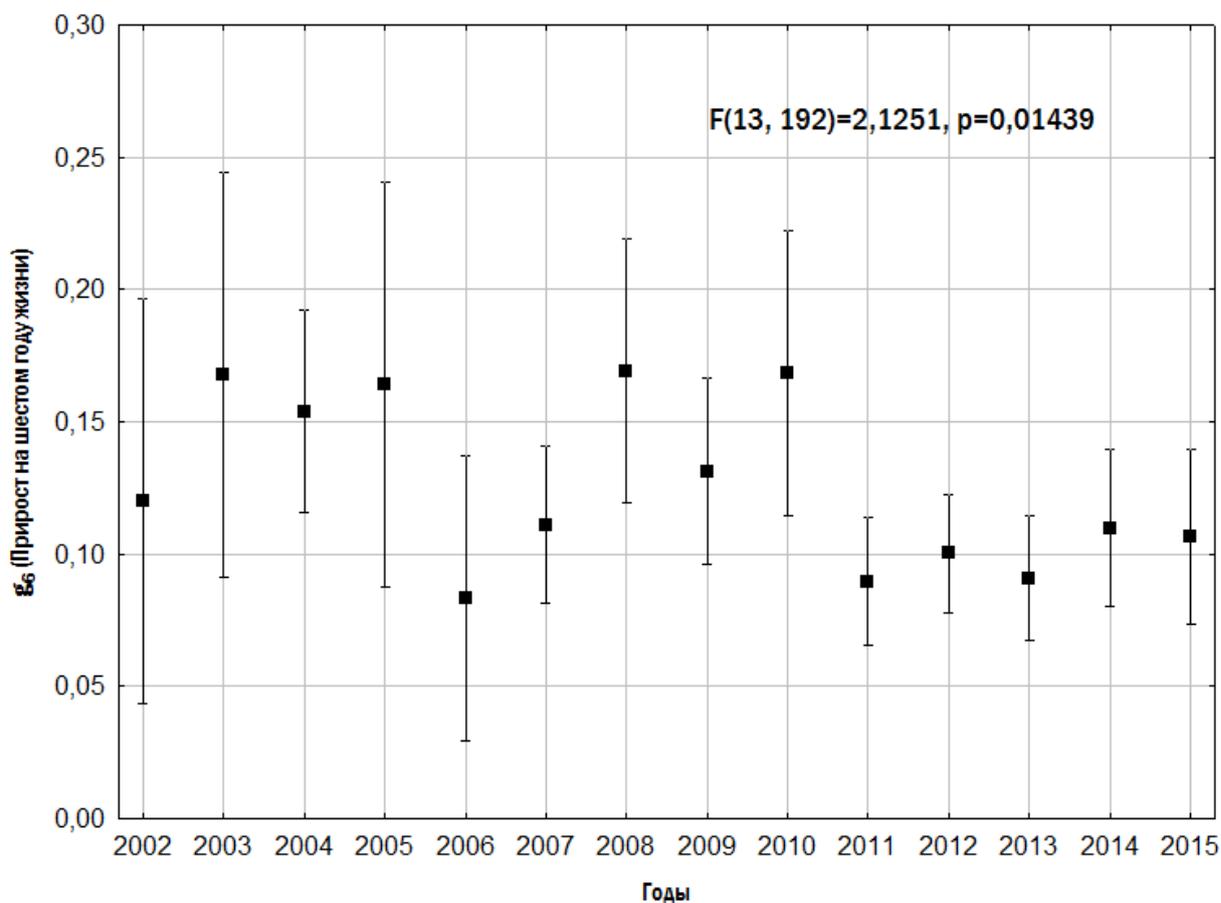


Рис. 6.11. Средние значения приростов 6-го года *P. ridibundus* и *P. esculentus*, наблюдавшиеся в течение 14 календарных лет

6.5. Сравнение зеленых лягушек разных размерных групп по возрасту, в котором они начинают участвовать в размножении

Для оценки времени созревания изучаемых нами лягушек могут быть использованы три группы данных.

Первый способ оценки времени наступления половой зрелости связан с изучением динамики роста особей в течение их жизни. До того, как особь начинает участвовать в нересте, вся полученная ей энергия, не затраченная на текущие потребности жизнедеятельности, тратится на ее рост и развитие. После того, как особь приступает к размножению, существенная часть затрат

энергии (особенно у самок) оказывается связанной с размножением, и ее рост должен замедляться. Определив момент замедления роста в течение жизни особи, мы можем предположить, что он соответствует возрасту, в котором она начинает «инвестировать» не только в себя, но и в своих потомков. Подобный анализ можно выполнить по данным, представленным на рис. 6.12.

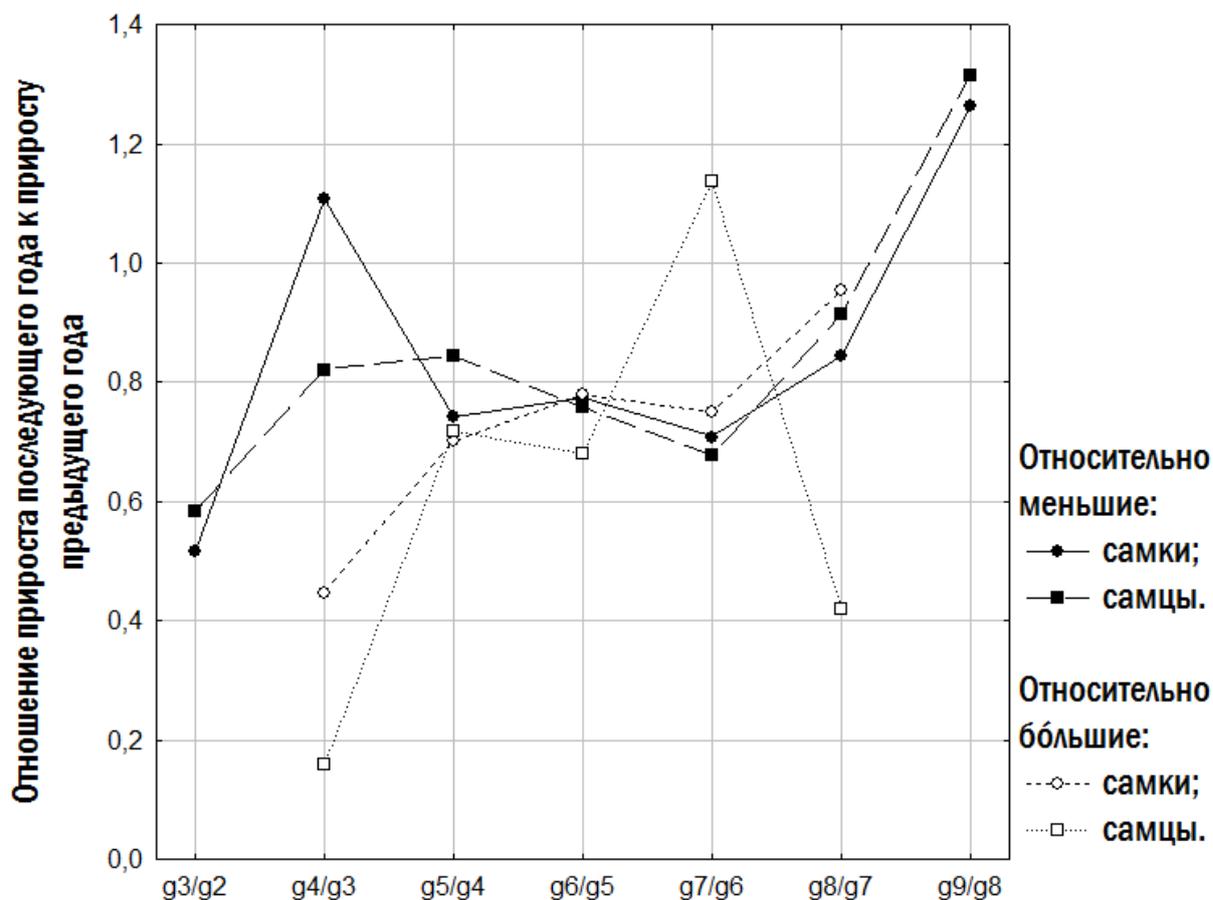


Рис. 6.12. Изменения средних отношений годовых приростов для двух последовательных годов жизни у самок и самцов групп, выделенных по относительным размерам одновозрастных особей

Снижение показанной на рис. 6.12 величины (отношения прироста в последующем году к приросту в предшествующем) означает замедление скорости роста в определенном возрасте, а значения, большие чем 1 — ускорение роста. На основании показанных на рис. 6.12 данных можно установить, что среди относительно меньших особей замедление роста у

самок происходит на 4-м году жизни, а у самцов — на 5-м и 6-м; среди относительно бóльших особей у самок — на 6-м году жизни, а у самцов — на 5-м (снижение на 8-м году связано с тем, что показанное на рисунке значение вычислено по единственному самцу из этой группы, пережившему 8-ю зимовку).

Второй способ оценки начала участия особей в размножении связан с анализом их возрастного состава в собранных на нересте выборках. Исследованных нами лягушек собирали на местах нереста во время нереста; единственное исключение было сделано для незрелых особей. Если лягушки младших возрастных классов представлены в наших сборах меньше, чем представители старших, это означает, что во время нереста они находятся не на нерестилищах, а где-то в другом месте. С этой точки зрения, возрасту, в котором все особи впервые принимают участие в нересте, должен соответствовать максимум на показанных на рис. 6.13 гистограммах. Сокращение следующих по численности возрастных классов связано, в первую очередь, с их смертностью.

Бóльшие самцы приходят на нерест в полном составе раньше, чем меньшие: в 5 лет, а не в 6 (рис. 6.13). Бóльшие самки приходят позже, чем меньшие: в 6 лет, а не в 4. Эти результаты полностью соответствуют тем, которые были получены с использованием предыдущего метода оценки начала участия в размножении (рис. 6.12).

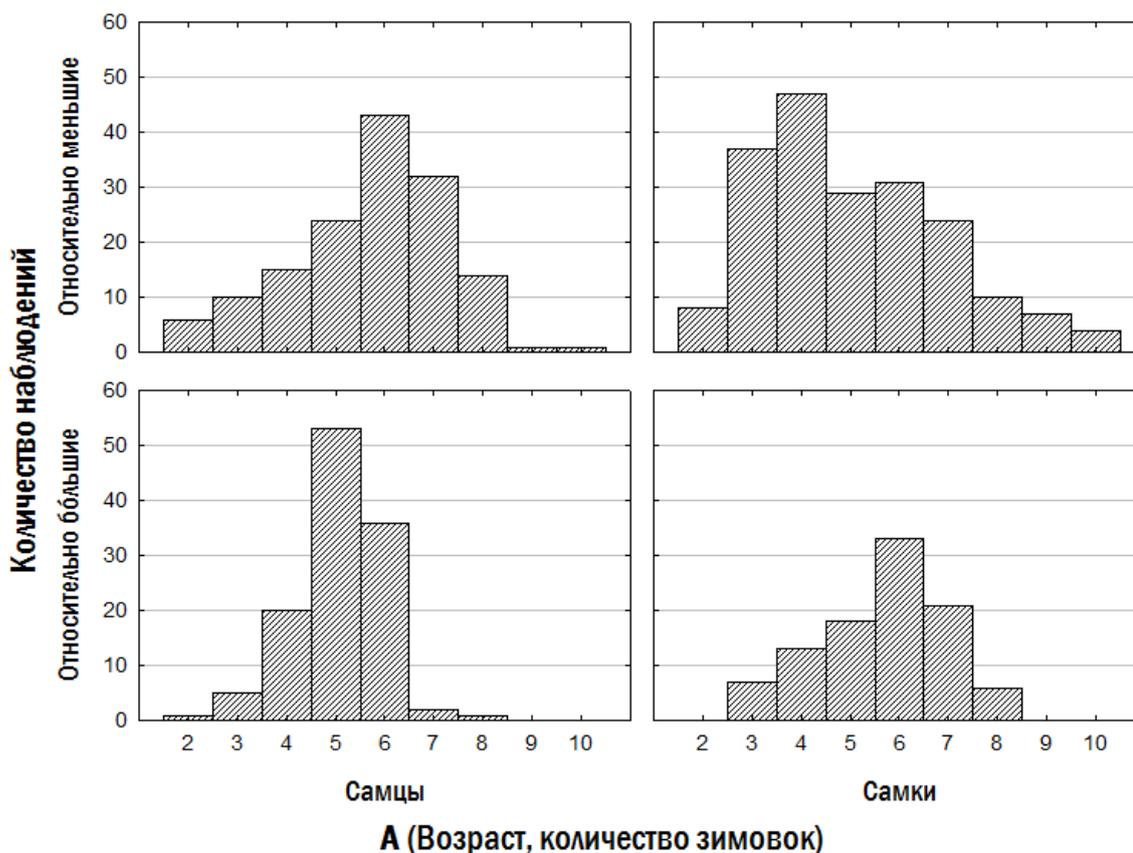


Рис. 6.13. Распределение лягушек в изученной нами выборке по полу и характеру роста

Наконец, третий способ определения срока созревания особей — определение наличия или отсутствия сформированных гамет у особей определенного возраста. О.В. Бирюк в ходе кариогенетического исследования определила наличие или отсутствие сформированных сперматозоидов в семенниках 37 молодых самцов всех трех рассматриваемых в данной работе форм (*P. ridibundus*, диплоидов и триплоидов *P. esculentus*). Среди 25 двухлеток сперматозоиды не производил 21, среди 9 трехлеток — 5. Все три изученных четырехлетних самца производили сперматозоиды. Интересно, что среди двух- и трехлеток те, которые производили сперматозоиды, были мельче (незначимо), чем те, что еще не приступили к их продукции [149].

Резюмируя сказанное, мы можем установить, что, по всей видимости, физиологическое достижение половозрелости у всех лягушек в изученном

нами регионе происходит к возрасту 3-4 года. Тем не менее, к полноценному участию в нересте (сопровождаящееся присутствием на местах нереста и существенными затратами энергии на размножение) большинство лягушек переходит существенно позже.

6.6. Сравнение зеленых лягушек разных размерных групп по плодовитости самок

На следующем шаге нашего исследования мы должны сравнить выделенные нами размерные группы особей по плодовитости самок.

Ростовой показатель (G) значимо связан с плодовитостью самок: коэффициент непараметрической корреляции Спирмана r_s равен 0,34 ($p=0,009$). Уравнение регрессии, описывающее связь плодовитости (F) от возраста (A) имеет для относительно меньших самок вид $F = -1325 + 335 \times A$, а для относительно бóльших — $F = 179 + 316 \times A$ (рис. 6.14).

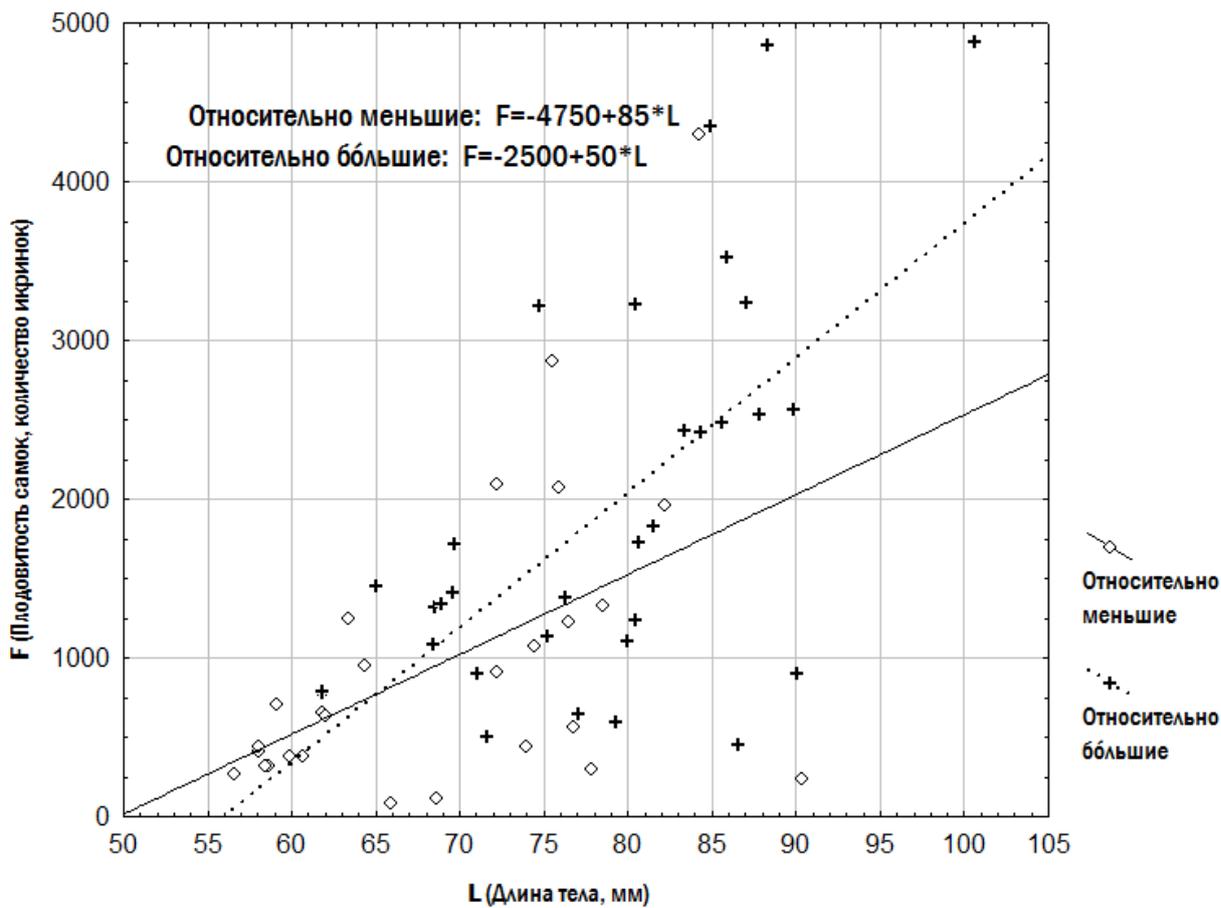


Рис. 6.14. Зависимость плодовитости от возраста для двух размерных групп *P. ridibundus* и *P. esculentus*

Сравнивая плодовитость самок из двух размерных групп (рис. 8) для тех возрастов, по которым мы можем провести сравнение (5, 6 и 7 лет), мы можем убедиться, что и средние значения, и медианы откладываемого количества икринок у относительно бóльших самок в два-три раза выше, чем у относительно меньших самок того же возраста.

Плодовитость самок — важнейший показатель, определяющий биологический успех особи. Двух-трехкратная разница по этому важнейшему показателю представителей двух выделенных нами размерных групп подчеркивает глубокие отличия между ними.

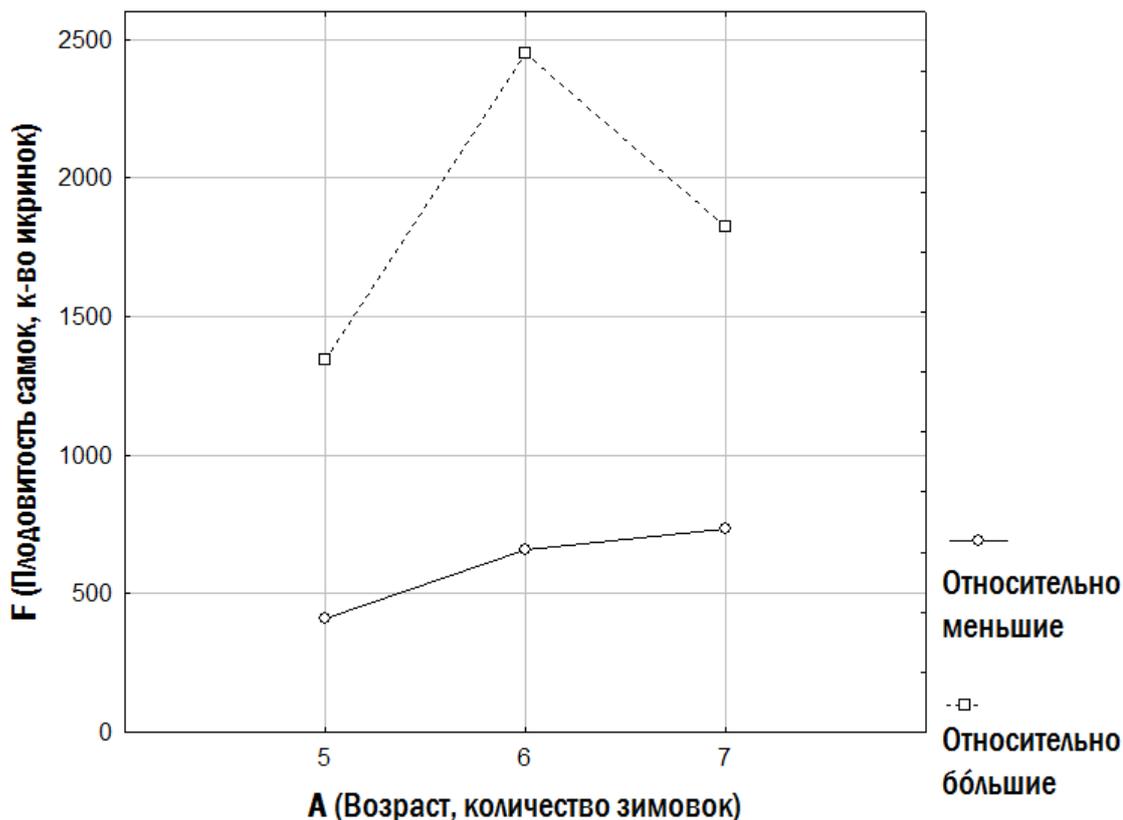


Рис. 6.15. Медианы количества икринок, откладываемых самками двух размерных групп

Интересной проблемой, нуждающейся в прояснении, является то, в какой мере бóльшая плодовитость относительно бóльших самок является следствием их более крупных размеров, а в какой — проявлением того, как они распределяют ресурсы на рассматриваемом этапе своего жизненного цикла. На рис. 6.16 показана зависимость плодовитости самок от ростового показателя. Можно увидеть, что по своему размеру кладки лягушек могут быть отчетливо подразделены на две группы: немногочисленные (менее 2000 икринок) и многочисленные (более 2000 икринок, до 5000). И относительно меньшие, и относительно бóльшие самки производят немногочисленные кладки, но только относительно бóльшие самки производят многочисленные кладки.

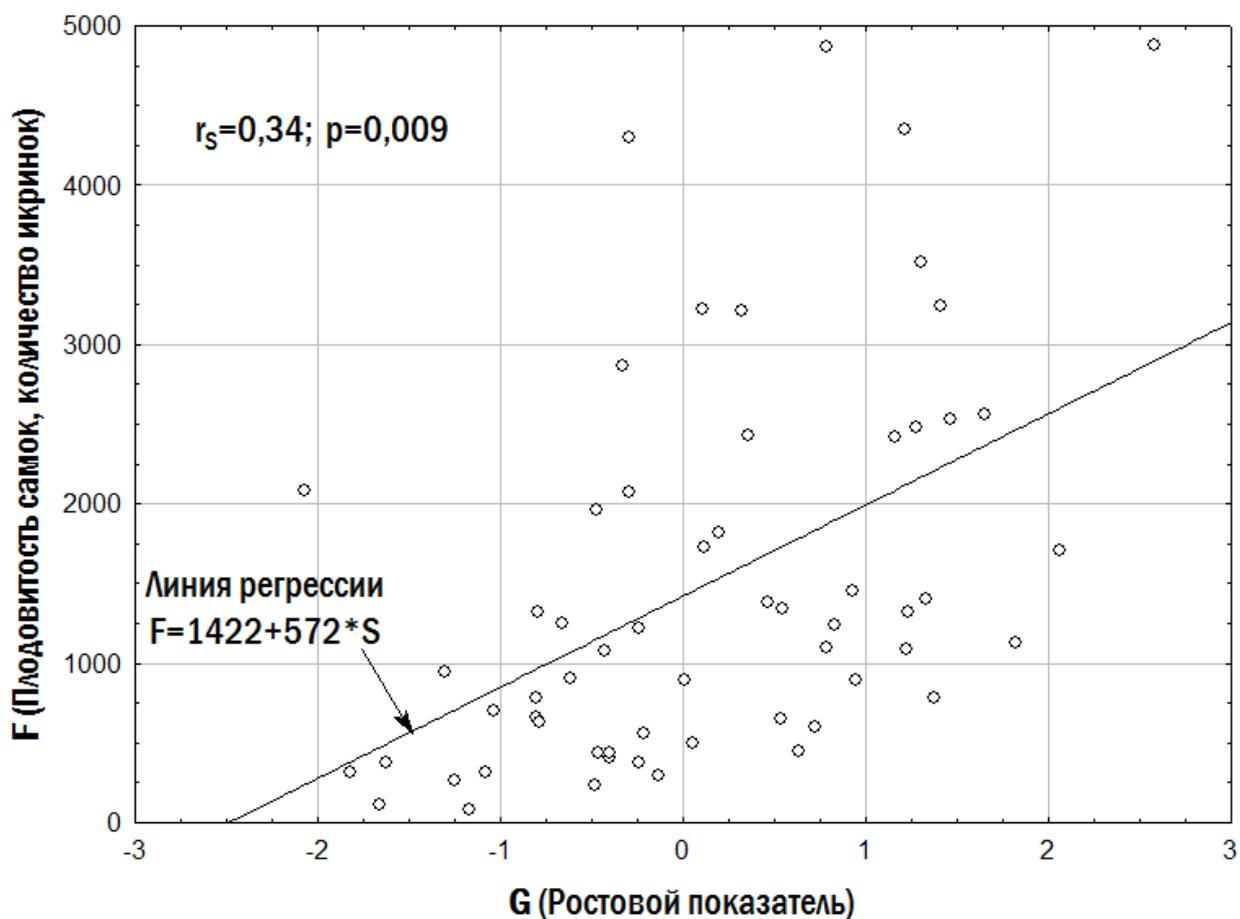


Рис. 6.16. Зависимость плодовитости самок от значения их размерного показателя (G)

Обращает на себя внимание также отсутствие совсем немногочисленных кладок (менее 400-500 икринок) у относительно бóльших самок ($G > 0$).

Имеющихся в нашем распоряжении данных недостаточно для окончательного описания наблюдаемого феномена, но на основании рис. 6.16 можно предположить, что относительно бóльшие самки в некоторые из годов своей жизни производят особо многочисленные кладки. Можно предположить, что значительные затраты энергии, необходимые для такого «рывка» должны снижать шансы на дальнейшее выживание особи. Это может быть одной из причин пониженной продолжительности жизни относительно бóльших самок.

6.7. Краткие результаты главы 6

Высокие приросты на 4-м году жизни значительно уменьшают шансы особи на длительную последующую жизнь (на доживание до возраста, превышающего 7 лет).

Показано, что представители разных размерных групп лягушек отличаются по характерным для них индивидуальным кривым роста; зарегистрирована неравномерность роста лягушек на протяжении их жизни. Наиболее существенный вклад в отличия между относительно бóльшими и относительно меньшими особями вносит различие приростов 3-го и 4-го годов; эти отличия статистически значимы. Показано, что среди особей старше 6 лет преобладают особи, относящиеся к относительно меньшим. Между двумя размерными группами лягушек зарегистрированы отличия по возрасту, в котором они начинают участвовать в нересте. Физиологическая зрелость (при которой организм лягушки способен производить гаметы) может наступать раньше, чем особь начинает принимать полноценное участие в нересте. Зарегистрировано статистически значимое отличие между самками двух размерных групп в их плодовитости: относительно бóльшие особи характеризуются в 2-3 раза более высокой плодовитостью (за один сезон размножения) чем относительно меньшие.

Материалы данной главы отражены в публикациях [15] и частично вошли в отчет по научно-исследовательской теме ХНУ имени В. Н. Каразина [88]. Кроме того, описанные в данной главе исследования выполнены в соответствии с научно-исследовательской темой ДНУ имени Олеся Гончара и ХНУ имени В. Н. Каразина «Определение статуса и разработка стратегии охраны глобально редких видов животных водных и околоводных экосистем в Украине».

ГЛАВА 7.
ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ
ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПОДДЕРЖАНИИ
УСТОЙЧИВОСТИ ГЕМИКЛОНАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ
PELOPHYLAX ESCULENTUS COMPLEX

7.1. Концепция внутрипопуляционных онтогенетических стратегий (ВОС)

Как было указано в главе 1, представления о видовых стратегиях имеют почти такой же возраст, что и сама экология; их история восходит к Г. Спенсеру, который в 1870 г. не только высказал вполне современно звучащие идеи об относительной независимости поддержания собственного существования и размножения, но даже иллюстрировал их на поныне используемом примере слонов и мышей [68]. Несмотря на столь внушительную историю этой концепции, общепринятые представления о том, что такое стратегия в биологии, не достигнуты до сих пор.

Для нашей работы необходимо выработать используемое нами определение понятия «стратегия» в биологии, которое было бы согласовано с общей традицией использования этого понятия. На основании упомянутых в главе I источников мы можем установить, что понятие «стратегия» связано с такими обстоятельствами:

- стратегии являются механизмом решения долгосрочных задач, в широком смысле — способом адаптации к среде;
- стратегии могут быть жесткими (быть неким алгоритмом, который реализуется без обратной связи с состоянием среды) или гибкими (корректироваться в зависимости от ситуации, которая складывается по мере их реализации);

— необходимость в стратегии возникает в ситуациях, когда субъект должен учитывать одновременно несколько целей, определяя последовательность их достижения или их относительную важность с точки зрения решения основной цели;

— стратегии могут быть рациональными (осознанными или неосознанными), т.е. результатом планирования, и врожденными; шахматист, который вначале добивается позиционного перевеса, а потом атакует противника, реализует рациональную стратегию; лягушка, которая до определенного возраста растет и развивается, а после его достижения тратит основную энергию на размножение, реализует врожденную онтогенетическую стратегию;

— существует иерархия стратегий; их можно разделить на общие и частные; в биологии стратегии отдельных особей могут рассматриваться как варианты реализации видовой стратегии.

Итак, стратегии являются способом адаптации. Стратегии человеческого поведения возникают вследствие рационального планирования или бессознательной интеграции предшествовавшего опыта. Причина биологических стратегий — предшествовавший отбор. Биологическая стратегия — эволюционно выработанный компромисс между разнонаправленными векторами отбора, которые можно рассматривать как приоритеты оптимизации поведения или жизненного цикла особи. Биологические стратегии — частный случай адаптивных компромиссов по А. П. Расницыну.

Таким образом, сформулируем определение. **Стратегия (в биологии) – иерархия приоритетов, проявляющихся в комплексе адаптаций организма (экологическая стратегия), его развитии (онтогенетическая стратегия) или поведении (стратегия поведения, этологическая стратегия).**

Внутрипопуляционная стратегия – один из дискретных или объединенных в континуум вариантов реализации видоспецифичной стратегии, встречающихся у представителей одной популяции (или аналогичной биосистемы, например — ГПС).

Примером дискретной внутрипопуляционной стратегии могут быть стратегии самца и самки у большинства раздельнополых организмов. Их дискретность (наличие отчетливого разрыва между поддерживаемыми отбором мужской и женской стратегиями) не означает идентичности стратегий всех самцов и самок; как известно, мужское или женское поведение тоже может быть в большей или меньшей мере маскулинизированным или феминизированным. В то же время оптимальный компромисс между теми приоритетами, которые упоминал Спенсер (обеспечение собственной жизнеспособности и размножение) не является дискретным; выбор между этими приоритетами (и для самок, и для самцов) представляет собой некий континуум.

Важно выработать методы, позволяющие отличить проявления объединенных в континуум проявлений ВОС от неизбежных проявлений разнообразия особей внутри популяции по всем характеристикам, по которым их можно сравнивать друг с другом. В совокупности однородных особей неизбежно будут возникать более или менее плодовитые, более или менее жизнеспособные. Причиной этих отличий могут быть не различные ВОС, а просто действие случайности. Как отличить эффекты случайного шума от проявлений ВОС, прорывающихся через случайные искажения?

С нашей точки зрения, тут возможен единственный критерий — отклонения существенных популяционнобиологических характеристик, связанных с относительной важности учитываемых стратегией приоритетов, должны быть связаны друг с другом. В ряде случаев эта связь будет проявляться в виде трейд-оффа (непреодолимой отрицательной корреляции), в иных случаях — в статистически значимой корреляции или в статистически

значимых отличиях между группами, выделенными на основании отличий по одному из параметров. Во всех этих случаях изменчивые характеристики), потенциально отражающие ту или иную иерархию приоритетов, будут формировать характерные синдромы (комплексы связанных признаков). В таком случае эти синдромы можно рассматривать как характерные проявления ВОС.

7.2. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии, связанные с размерными группами одновозрастных представителей *Pelophylax esculentus* complex

В главе 6 мы убедились, что размерные группы особей (которые мы выделили в главе 5) тесно связаны с определенным синдромом признаков, отражающим разное соотношение приоритетов поддержания собственного существования и размножения (табл. 7.1).

Таблица 7.1.

Сравнение внутривидовых онтогенетических стратегий (ВОС)
малоразмерности и крупноразмерности

Характеристики ВОС	Малоразмерность (undersized)		Крупноразмерность (oversized)	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Размеры	Относительно меньшие: ${}^1L = 9,7 + 8,3 \times A$		Относительно бóльшие: ${}^bL = 32,5 + 8,3 \times A$	
Скорость роста в 3–4 года	Относительно низкая: ${}^1g^{me}_3 = 0,170; {}^1g^{me}_4 = 0,176$		Относительно высокая: ${}^bg^{me}_3 = 0,450; {}^bg^{me}_4 = 0,288$	
Полноценное участие в нересте	Относительно раннее: с 4 лет	Относительно позднее: с 6 лет	Относительно позднее: с 6 лет	Относительно раннее: с 5 лет
Продолжительность жизни	Относительно высокая: до 10 лет		Относительно низкая: до 8 лет	
Плодовитость самок	Относительно низкая: $F = -1325 + 335 \times A$	–	Относительно высокая: $F = 179 + 316 \times A$	–
Количество сезонов размножения	Особо большое: до 7 лет	Относительно большое: до 5 лет	Особо малое: до 3 лет	Относительно малое: до 4 лет

Вероятно, самое существенное отличие между выделенными нами ВОС является то, которое отражено в последней строке табл. 7.1. Именно различие количества сезонов размножения является причиной остальных зарегистрированных нами особенностей ВОС.

7.3. Значение разнообразия внутрипопуляционных онтогенетических стратегий для устойчивости ГПС *Pelophylax esculentus* complex

Поскольку ВОС малоразмерности и крупноразмерности встречаются у зеленых лягушек, совместно обитающих в одной ГПС, мы рассматриваем это разнообразие как приспособление к внутрипопуляционным взаимодействиям. Для изучения его значения может быть полезно имитационное моделирование. Мы использовали описанную в главе 2 модель А. О. Леонова [215].

Мы рассматривали R-E-ГПС, состоящие из *P. ridibundus* и диплоидных *P. esculentus*, которые передают в гаметях женский геном *P. lessonae*. Для обозначения геномов *P. ridibundus* мы используем литеру R, а для обозначения геномов *P. lessonae* — литеру L. Мужские геномы обозначаются надстрочным знаком ^Y, а женские — ^X (гетерогаметным полом у зеленых лягушек является мужской; [202]). Клональный характер передачи генома обозначается заключением его символа в скобки. Используя эти обозначения, можно перечислить все типы скрещиваний, которые могут происходить в описываемой ГПС:

— воспроизводство родительского вида: $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{R} \times \text{♂}^{\text{X}}\text{R}^{\text{Y}}\text{R} \rightarrow \text{♀}\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{R} : \text{♂}\text{♂}^{\text{X}}\text{R}^{\text{Y}}\text{R};$

— скрещивание представителей родительского вида с гибридами, при котором все потомство состоит из гибридов: $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{X}}\text{R} \times \text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{(XL)}} \rightarrow \text{♀}\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{(XL)}};$
 $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{(XL)}} \times \text{♂}^{\text{X}}\text{R}^{\text{Y}}\text{R} \rightarrow \text{♀}\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{(XL)}} : \text{♂}\text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{(XL)}};$

— скрещивание гибридов с образованием нежизнеспособных представителей отсутствующего в данной ГПС родительского вида: $\text{♀}^{\text{X}}\text{R}^{\text{(XL)}} \times \text{♂}^{\text{Y}}\text{R}^{\text{(XL)}} \rightarrow \text{♀}\text{♀}^{\text{(XL)}}^{\text{(XL)}} \rightarrow \dagger$ [202, 123].

Трансформации описанной R-E-ГПС могут привести к одному из трех исходов:

исход № 1: переход к популяции *P. ridibundus*; вследствие исчезновения *P. esculentus*;

исход № 2: сохранение R-E-ГПС вследствие сосуществования *P. ridibundus* и *P. esculentus*;

исход № 3: гибель ГПС вследствие исчезновения в ней *P. esculentus*.

Если популяционнобиологические параметры *P. ridibundus* и *P. esculentus*, принимаемые при моделировании, идентичны, доля *P. esculentus* в ГПС непрерывно растет, вследствие их более эффективного воспроизводства. В таком случае трансформации R-E-ГПС приводят к исходу № 3. Такой результат означает, что представление об идентичности параметров жизнеспособности у *P. ridibundus* и *P. esculentus* не соответствует действительности. Если бы это предположение было справедливо, R-E-ГПС существовали бы относительно недолго и закономерно исчезали. В то же время нам известно, что такие системы широко распространены в бассейнах р. Мжа и р. Уды, правых притоков р. Северского Донца [203].

Мы предположили, что устойчивое сосуществование *P. ridibundus* и *P. esculentus* может объясняться более низкой жизнеспособностью *P. esculentus*. В соответствии с этим предположением, снижение жизнеспособности гибридов должно компенсировать преимущество в их воспроизводстве. Как показано на рис. 12, это предположение не оправдалось: в зависимости от соотношений смертности *P. ridibundus* и *P. esculentus* реализуется или исход № 1, или исход № 3.

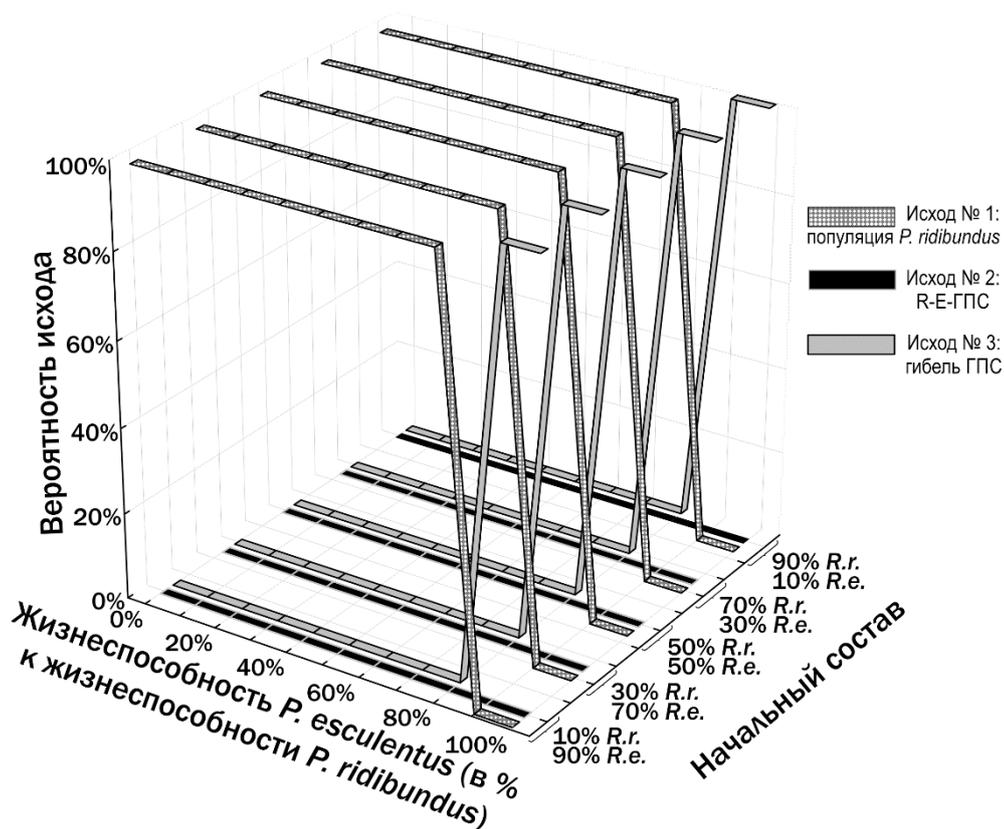


Рис. 7.1. Результаты моделирования трансформаций R-E-ГПС при предположении, что *P. ridibundus* и *P. esculentus* отличаются только по вероятности их гибели

Иной результат наблюдается в случае, если *P. ridibundus* и *P. esculentus* реализуют различные ВОС. На рис. 13 показаны результаты моделирования в том случае, если *P. ridibundus* реализует ВОС тугорослости, а *P. esculentus* — ВОС скороспелости [15]. В этом случае возникает зона соотношения жизнеспособностей двух форм, где возможно их устойчивое сосуществование.

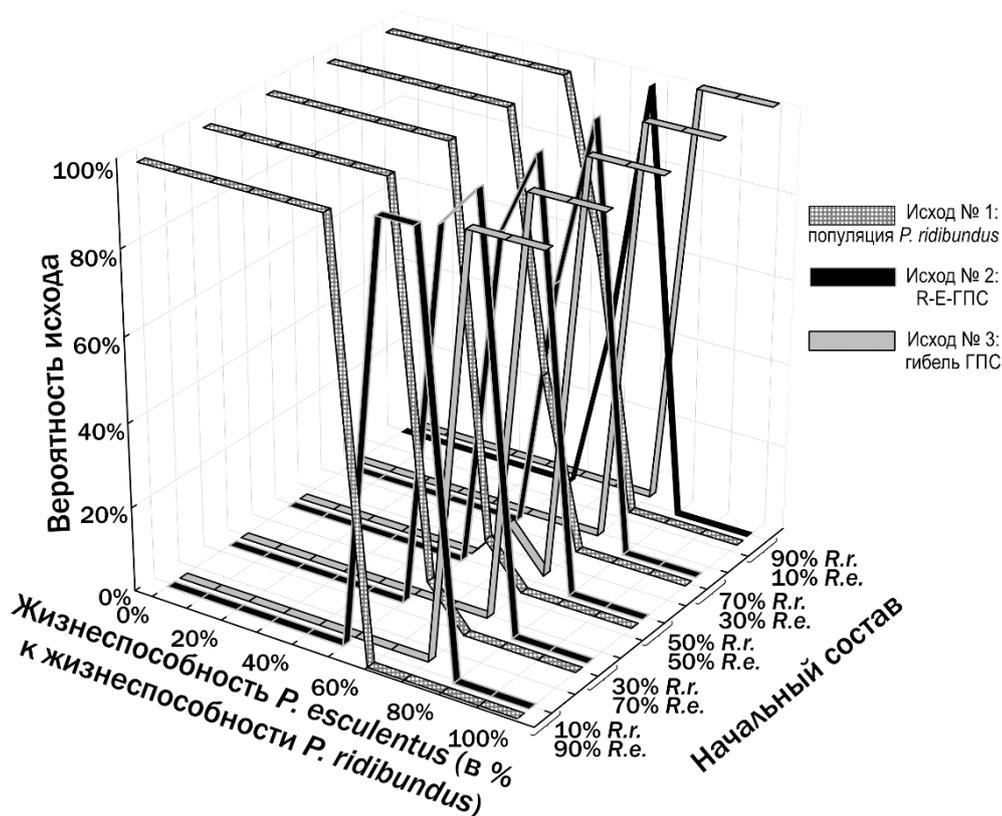


Рис. 7.2. Рис. 13. Результаты моделирования трансформаций R-E-ГПС при предположении, что *P. ridibundus* и *P. esculentus* отличаются по их ВОС

Мы предполагаем, что устойчивое существование R-E-ГПС связано с разнообразием внутривидовых онтогенетических стратегий особей в их составе.

Как показали исследования Д.А. Шабанова, на территории, которая названа им III субрегионом распространения зеленых лягушек в Левобережной Лесостепи Украины (Шабанов, 2015) широко распространены R-E-ГПС. III субрегион охватывает бассейны рек Мжа и Уды, а также некоторые прилегающие к р. Северский Донец территории в Волчанском и Печенежском районах Харьковской области. Мы предполагаем, что в широкое распространение R-E-ГПС вносят вклад три разные категории причин:

1. некоторые из R-E-ГПС неустойчивы и находятся в состоянии трансформаций, которые приведут их к или к состоянию популяции *P. ridibundus* или к гибели;

2. устойчивость некоторых из R-E-ГПС связана с тем, что в них распространены разные формы *P. esculentus*, передающие геномы обоих родительских видов; эффективность воспроизводства *P. esculentus* в таких системах понижена, однако они, при соблюдении ряда условий, могут оставаться устойчивыми (Шабанов, 2015);

3. разнообразие онтогенетических стратегий лягушек, входящих в состав R-E-ГПС может расширять зону их устойчивости и способствовать их стабилизации в тех условиях, когда ГПС, состоящие из особей, реализующих одинаковые стратегии, оказались бы неустойчивы и перешли бы в иное состояние.

7.4. Краткие результаты главы 7

Материалы, изложенные в этой главе, описывают выполнение последней из задач, поставленных перед данным диссертационным исследованием (установление возможного значения разнообразия одновозрастных особей для устойчивости их популяционных систем). Поставленные перед работой задачи выполнены.

Предложены рабочие определения понятия стратегии (в биологии) и внутривидовой онтогенетической стратегии (ВОС). Показано, что различия между группами особей внутри популяции можно рассматривать как проявление ВОС в том случае, если изменения ключевых признаков, связанных с основными приоритетами жизненного цикла (прежде всего — поддержанием собственной жизнеспособности и размножением) формируют характерные синдромы. Описаны синдромы признаков, характерных для ВОС крупноразмерности и малоразмерности. ВОС крупноразмерности оптимизирована на максимизацию плодовитости при малом ожидаемом

количестве сезонов размножения, а ВОС малоразмерности — на оптимизацию плодовитости в течение вероятной длительной жизни. С помощью экспериментов с использованием имитационной модели показано, что ГПС зеленых лягушек, в которой представители гибридов и родительских видов реализуют разные стратегии, приобретает зоны устойчивости, отсутствующие в том случае, если стратегии всех компонентов ГПС одинаковы. Высказана гипотеза, что различие ВОС у разных форм лягушек вносит вклад в устойчивость их ГПС.

Материалы данной главы отражены в публикациях [105, 215, 109, 110, 149, 2016] и частично вошли в отчет по научно-исследовательской теме ХНУ имени В. Н. Каразина [88]. Кроме того, описанные в данной главе исследования выполнены в соответствии с научно-исследовательской темой ДНУ имени Олеся Гончара и ХНУ имени В. Н. Каразина «Определение статуса и разработка стратегии охраны глобально редких видов животных водных и околоводных экосистем в Украине».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

ПЕРСПЕКТИВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной работе продемонстрировано, что разнообразие особей внутри одной популяции или ГПС можно рассматривать, как проявления внутривидовых онтогенетических стратегий (ВОС). С нашей точки зрения, главный аргумент в пользу этого предположения, — то, что изменчивость признаков, связанных с иерархией приоритетов особи, связанных с поддержанием ее собственного существования и с ее размножением, оказывается тесно связана. Исследуя с помощью имитационного моделирования следствия таких отличий, мы убедились, что они могут играть важную роль в поддержании устойчивого сосуществования конкурирующих форм. Однако принятие этих выводов означает, что перед нами встает целый ряд новых вопросов:

— в какой степени выбор онтогенетической стратегии определяется генотипом особи, а в какой — условиями, в которых она развивалась?

— какие воздействия, на каком этапе онтогенеза могут влиять на выбор особью ее онтогенетической стратегии?

— можно ли искусственно переключать онтогенетические стратегии, максимизируя продолжительность жизни (у малоразмерных особей) или продуктивность (у крупноразмерных)?

— как на гибридогенез в *Pelophylax esculentus* complex влияет разнообразие онтогенетических стратегий зеленых лягушек?

— насколько общий характер носят зарегистрированные нами стратегии?

— каким может быть значение различий онтогенетических стратегий конкурирующих видов для их сосуществования или конкурентного вытеснения в соответствии с принципом Гаузе?

— какова роль разнообразия внутривидовых онтогенетических стратегий в приспособлении популяций к меняющимся условиям биотопа и биоценоза?

В последнее время отмечается рост интереса к различиям особей по стратегиям их развития. К примеру, в недавней статье австралийских авторов [132] подчеркивается адаптивный характер ответа млекопитающих на недостаточное питание. Он заключается в замедлении роста, снижении плодовитости и увеличении продолжительности жизни. В конечном итоге, это приводит к возрастанию шансов особи на то, что она дождется «конца черной полосы» и улучшения условий. Надо подчеркнуть, что увеличение продолжительности жизни в ответ на сдерживающее (низкокалорийное) питание, открытое в 1935 г. Кливом Мак-Кеем [195], в течение нескольких десятилетий изучается школой экспериментальной геронтологии Института биологии Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина [151]. Интереснейшей проблемой является то, в какой мере гомологичны стратегии «сдерживаемого развития» у млекопитающих и стратегии малоразмерности у амфибий.

Автор выражает надежду, что данная работа будет способствовать поиску ответов на сформулированные здесь вопросы.

ВЫВОДЫ

1. Сравнение скелетохронологических данных, полученных при изучении разновозрастных амфибий из одного или близких местообитаний, позволяет выдвинуть обоснованные предположения о количестве периостальных линий склеивания, как сохранившихся в кости каждой особи, так и разрушенных в ходе расширения эндостальной части кости. Это предположение позволяет определить возраст каждой особи. По относительным размерам периостальных линий склеивания и наблюдаемым размерам особи можно установить динамику ее роста, отраженную в сохранившейся части периостальной кости. Эти данные могут быть использованы для количественной оценки важнейших популяционнобиологических характеристик. В результате скелетохронологического исследования представителей *Pelophylax esculentus* complex из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек удалось определить их максимальную продолжительность жизни (до 10 лет), динамику роста, возрастные распределения особей в составе нерестового стада и другие характеристики.

2. Межвидовые гибриды зеленых лягушек, для обозначения которых используется имя, аналогичное видовому, *Pelophylax esculentus*, имеют продолжительность жизни и темпы роста, близкие к таковым одного из родительских видов, *Pelophylax ridibundus*. Как диплоидные, так и триплоидные представители *Pelophylax esculentus* имеют значимо большие размеры, чем одновозрастные им представители *Pelophylax ridibundus*. Второй родительский вид, *Pelophylax lessonae*, характеризуется существенно меньшими темпами роста и меньшей продолжительностью жизни.

3. Возраст-размерное разнообразие представителей *Pelophylax esculentus* complex из одной или близких ГПС может быть описано с помощью модели, предусматривающей две линии регрессии: для относительно меньших и для относительно больших особей, имеющих одинаковый возраст. Такое описание дает возможность выделить группы особей, отличающихся по популяционнобиологическим особенностям, отражающим особенности их адаптации к среде.

4. Совместно обитающие относительно меньшие и относительно большие (в одном и том же возрасте) представители *Pelophylax esculentus* complex значительно отличаются по многим признакам: скорости роста в возрасте 3 и 4 года, продолжительности жизни, плодовитости самок, времени начала участия в нересте представителей обоих полов.

5. Наличие у относительно меньших и относительно больших зеленых лягушек одного возраста характерных синдромов (комплексов связанных признаков), характеризующих стратегии их адаптации, позволяет рассматривать эти синдромы как проявления внутривидовых онтогенетических стратегий (ВОС) малоразмерности и крупноразмерности. Малоразмерность характеризуется низкой скоростью роста, ранним началом участия в нересте самок и поздним — самцов, высокой продолжительностью жизни, низкой плодовитостью самок и повышенным количеством сезонов размножения, в которых принимает участие особь. Крупноразмерность характеризуется высокой скоростью роста, поздним началом участия в нересте самок и ранним — самцов, низкой продолжительностью жизни, высокой плодовитостью самок и меньшим количеством сезонов размножения, в которых принимает участие особь.

6. Различия онтогенетических стратегий конкурирующих друг с другом форм зеленых лягушек могут способствовать их устойчивому сосуществованию в одной гемиклональной популяционной системе.

Выдвинута гипотеза, согласно которой это явление вносит вклад в устойчивость R-E-ГПС, широко распространенных в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выполняла данную работу в сотрудничестве со многими коллегами: А. В. Кошуновым, М. А. Кравченко, Г. А. Мазепой, О. В. Михайловой (Бирюк), Е. В. Мелешко, А. А. Бондаревой, Т. С. Фоменко, М. В. Строиловым, С. Н. Литвинчуком, Л. Я. Боркиным, Ю. М. Розановым, М. В. Владимировой, Г. Н. Жолткевичем, А. О. Леоновым и другими.

Автор исполнена глубокой признательности к научному руководителю данной работы Д. А. Шабанову, который заинтересовал ее изучением зеленых лягушек в 2007 г., и с тех пор поддерживает и направляет ее исследования.

Всем названным и неназванным коллегам автор выражает свою искреннюю и глубокую благодарность.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Айвазян С. А. Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных / С. А. Айвазян, И. С. Енюков, Л. Д. Мешалкин. – М.: Финансы и статистика, 1983. – 471 с.
2. Бібік Ю. С. Залежність ступеня конденсації хроматину від плоїдності гібридів зелених жаб / Ю. С. Бібік, А. А. Бондарєва // "Молодь і поступ біології": збірник тез VIII Міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів. м. Львів.- 2012. - С. 122.
3. Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – . – Т. 1. – 1989. – 677 с.
4. Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – . – Т. 2. – 1989. – 477 с.
5. Бондарєва А. А. Чи впливають розмірні ефекти клітин диплоїдних та триплоїдних їстівних жаб на їх стійкість до гіпоксії? / А. А. Бондарєва, Т. І. Махній, Д. А. Шабанов // Біологія та валеологія. – 2010. – Вип. 12. – С. 10–15.
6. Бондарєва А. А. Порівняння деяких гематологічних показників диплоїдних та триплоїдних *Pelophylax esculentus* / А. А. Бондарєва, К. В. Сєдова, Д. А. Шабанов // Праці українського герпетологічного товариства. – 2013. – № 4. – С. 22–26.
7. Боркин Л. Я. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных / Л. Я. Боркин, И. С. Даревский // Ж. общ. биол. – М., 1980. – Т. 41, № 4. – С. 485–506.

8. Борозна О. С. Сравнение разных форм зеленых лягушек по морфологии и флуктуирующей асимметрии стоп / О. С. Борозна, А. К. Павлий // «Біологія: від молекули до біосфери». Матеріали Х Міжнародної конференції молодих учених, 2–4 грудня 2015 р., м. Харків. -2005/ – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2015. – 172 с.
9. Брюзгин В.Д. К методике исследования возраста и роста рептилий / В.Д. Брюзгин // ДАН СССР.- 1939. Т. 23. № 4. С. 402–404.
- 10.Вакуленко М. В. Исследование структуры популяционной системы зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Нижнего Добрицкого пруда Змиевского района Харьковской области / М. В. Вакуленко, Е. В. Мелешко, А. А. Хазеева // "Біологія: від молекули до біосфери". Матеріали IV Міжн. конф. мол. учених (Харків, 18–20 лист. 2014 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2014. – С. 126–127.
- 11.Вегерина А. О. Сравнение устойчивости сперматогенеза межвидовых полуклональных гибридов, *Pelophylax esculentus*, и обитающего совместно с ними одного из родительских видов, *Pelophylax ridibundus*. / А. О. Вегерина , О. В. Бирюк , Д. А. Шабанов // Праці українського герпетологічного товариства. - 2015. – № 5. – С 20-28.
- 12.Ведмедеря В. И. Некоторые данные о лягушках рода *Rana* в Харьковской области (по материалам Музея природы ХГУ) / В. И. Ведмедеря // Вестн. Харьк. ун-та. – 1984. – Т. 262. – С. 99–101.
- 13.Виноградова К. П.. Вивчення флуктуючої асиметрії річкового окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758) // К. П. Виноградова , Ю. В.Сақун , К. М. Белоусова , [и др.]/ Біологія та валеологія, 2012. - Вип. 14. - С. 9-17
- 14.Владимирова М.В. Имитационное моделирование расширенного итерированного варианта игры «Дилемма заключенного» / М.В. Владимирова, Т.В. Власова, Д.А. Шабанов // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: Математика, прикладна математика і механіка. — 2011 — № 960 — с. 55-68.

15. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии скороспелости и тугорослости: определение на примере бесхвостых амфибий / Д. А. Шабанов, А. В. Коршунов, Е. В. Мелешко [и др.] // Вестник Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина, серия "Биология". – 2014. – Вып. 22, № 1126. – С. 115 – 124.
16. Гребельный С. Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры / С. Д. Гребельный. – СПб.: ЗИН РАН, 2008. – 288 с.
17. Дабагян Н. В. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. / Н. В. Дабагян, Л. А. Слепцова // Объекты биологии развития. – 1975. – С. 442–462.
18. Дедух Д. В. Об определении кариотипов ооцитов представителей гибридогенетического *Pelophylax esculentus* complex путем изучения маркеров хромосом типа ламповых щеток / Д. В. Дедух, Г. А. Мазепа // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли IV Міжн. конф. мол. наук.. – Х.: ППВ «Нове слово», 2009. – С. 267–268.
19. Докинз Р. Эгоистичный ген / Р. Докинз. – М.: «Мир», 1993. – 317 с.
20. Екологія: уч. посібник / Ю.П. Бобильов, В.В. Бригадиренко, В. Л. Булахов [та ін.] – Харків: Фоліо, 2014. – 672с.
21. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / авт. тексту: Н. Б. Ананьева, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, Н. Л. Орлов. — М.: АБФ, 1998. — 576 с.
22. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / [ред. Хейер В. Р., Донелли М. А., Мак Дайермид Р. В. и др.]. – М.: КМК, 2003. – 380 с.
23. Изучение пloidности и размеров эритроцитов у неполовозрелых представителей *Pelophylax esculentus* complex / А. В. Темников, А. О. Вегерина, Е. В. Мелешко О. В. Михайлова // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VII Міжн. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2012. – С. 276–277.

24. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы / Д. А. Шабанов, А. И. Зиненко, А. В. Коршунов [и др.] // Вісник Харківського нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2006. – Вип. 3, № 729. – С. 208–220.
25. Изучение структуры гемиклональной популяционной системы зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Иськова пруда (Змиевской р-н, Харьковская обл.) / Ю. М. Баран, А. Г. Птушко, Е. А. Бешевец, Е. В. Мелешко // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VIII Міжн. конф. мол. учених (Харків, 3–6 груд. 2013 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2013. – С. 234–235.
26. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции / С.Г. Инге-Вечтомов. - М.: Высшая школа, 1989. - 591 с.
27. Исследование структуры популяционной системы зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Нижнего Добрицкого пруда Змиевского района Харьковской области / А. О. Михайленко, Д. В. Круговой, А. А. Клыса, Е. В. Мелешко // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VIII Міжн. конф. мол. учених (Харків, 3–6 грудн. 2013 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2013. – С. 256–257.
28. Исследование структуры популяционной системы зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Иськового пруда Змиевского района Харьковской области / Черепашук И. В., Кочнева Е. П., Лаврикова С. С., Левчук В. Д., Мищерикова В. О., Мелешко Е. В., Петлюк В. Д., Продченко Е. А., Смирнова А. И., Стоянов Р. О. // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли X Міжн. конф. мол. учених (Харків, 2–4 грудня 2015 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2015. – С. 185-186.
29. Исследование устойчивости гемиклональных популяционных систем гибридогенного комплекса зеленых лягушек при помощи имитационного моделирования / М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов,

- М. В. Владимірова [и др.] // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, Т. 1. – С. 51–64.
30. Исследование целостных свойств биосистем на примере имитационного моделирования гибридогенных популяционных систем зеленых лягушек / М. В. Владимірова, Г. Н. Жолткевич, А. А. Луцук, Д. А. Шабанов // Вісник Харківського національного університету. Серія «Математичне моделювання. Інформаційні технології. Автоматизовані системи управління» – 2007. – № 780. – С. 61–70.
31. История биологии с древнейших времен до начала XX века / Л. Я. Бляхер, Б. Е. Быховский, С. Р. Микулинский [и др.]; - М.: Наука, 1972. - 564 с.
32. Кечеджи А. Е. Сперматогенез у триплоидных *Pelophylax esculentus* (Amphibia, Anura) из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек (Украина, Харьковская область) / А. Е. Кечеджи, О. В. Михайлова, Д. А. Шабанов // Вісник Харківського нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2011. – Вип. 14, № 971. – С. 112–116.
33. Клевезаль Г.А., Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости / Г.А. Клевезаль, С.Е. Клейненберг. - М.: Наука. 1967. 142 с.
34. Клевезаль Г.А. О ретроспективной оценке индивидуальных особенностей роста млекопитающих по слоистым структурам дентина и кости / Г.А. Клевезаль // Онтогенез.- 1970. - 1 (4) – С. 262-272.
35. Клевезаль Г.А..Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях / Г.А. Клевезалью - М. Наука.- 1988. 285 с.
36. Клейненберг С.Е. К методике определения возраста амфибий / С.Е. Клейненберг, Э.М. Смирин // Зоол. журн. - 1969. - Т. 48., № 7. - С. 1090–1094.

37. Клемперт О. В. В необычной популяционной системе зеленых лягушек размер эритроцитов *Pelophylax esculentus* оказывается связан с полом / О. В. Клемперт, А. Ус // «Биология: від молекули до біосфери». Мат. VII Міжнар. конф. мол. науковців. – Х.: ФОП Шаповалова Т.М., 2012 – С. 260-261.
38. Козак Н. А. Определение доли триплоидов среди *Pelophylax esculentus* в НПП «Гомольшанские леса» и его окрестностях / Н. А. Козак, Ю. Д. Гладкова, М. Д. Кулымова // «Биология: від молекули до біосфери». Мат-ли VII Міжнар. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2012. – С. 261–262.
39. Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии) / А. В. Коросов. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. – 212 с.
40. Коршунов А. В. Преобразование популяционных систем зеленых лягушек как особая категория процессов естественного развития / А. В. Коршунов, М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов // Современные проблемы популяционной экологии: Материалы IX Междунар. научно-практ. экол. конф. – Белгород: Изд-во ПОЛИТЕРРА, 2006. – С. 101–102.
41. Коршунов А. В. Экологические особенности биотопического распределения представителей *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области / А. В. Коршунов // Вісник Харківського національного ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2008. – Вип. 8, № 828. – С. 48–57.
42. Коршунов А. В. Распространение и особенности экологии *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), прудовой лягушки (Amphibia, Ranidae) в Харьковской области / А. В. Коршунов // Zoocenosis–2009. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – Дніпропетровськ, ДНУ, 2009. – С. 271–273

43. Коршунов А. В. Экологические факторы, влияющие на распространение представителей *Pelophylax esculentus* complex в Харьковской области / А. В. Коршунов, Д. А. Шабанов // Биологический вестник. – 2009. – Т. 13, № 1–2. – С. 76–83.
44. Коршунов О. В. Екологічні закономірності розподілу *Pelophylax esculentus* complex у біотопах басейну верхньої течії ріки Сіверський Донець: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія» / О. В. Коршунов. – Дніпропетровськ, 2010. – 20 с.
45. Кравченко М. А. Устойчивость и преобразования популяционных систем *Rana esculenta* complex / М. А. Кравченко // Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея». – Москва, Изд-во ГДМ, 2007. – С. 85–87.
46. Кравченко М. А. Возможные пути трансформации популяционных систем *Pelophylax esculentus* complex (Ranidae, Anura, Amphibia) / М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2008. – № 1. – С. 15–20.
47. Кравченко М. А. Что нового можно узнать о зеленых лягушках при помощи имитационного моделирования? / М. А. Кравченко, А. А. Луцик, Д. А. Шабанов // «Биология: от молекулы до биосферы» Материалы III Международной конференции молодых ученых. – Харьков, 2008. – С. 9–11.
48. Кравченко М. А. Моделирование трансформаций гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с помощью рекуррентных разностных уравнений / М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – Вип. 12, № 920. – С. 70–82.

- 49.Кравченко М. О. Екологічна стійкість популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія» / М. О. Кравченко. – Дніпропетровськ, 2013. – 20 с.
- 50.Краткий толковый психолого-психиатрический словарь [Текст] / Под ред. Игишева, 2008
- 51.Кун Т.С. Структура научных революций // Т. С. Кун. – М. Прогресс. – 1977.
- 52.Куцин Д. Н. Структура нерестового стада и темпы роста азовской тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordmann, 1840) восточной части Таганрогского залива / Д. Н. Куцин // Вестник Астраханского государственного технического ун-та. Серия: Рыбное хозяйство, 2013. – Вып. 3. – С. 46–54.
- 53.Лада Г. А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему / Г. А. Лада // Флора и фауна Черноземья. – 1995. – С. 88–109.
- 54.Лада Г. А. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородской и Харьковской областях / Г. А. Лада // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. – Пенза, 1998. – С. 333–335.
- 55.Лаптий А. Ю. Исследование структуры гемиклональной популяционной системы зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) пруда пос. Жовтневое / А. Ю. Лаптий, С. А. Зюбрий, Е. В. Мелешко // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VIII Міжн. конф. мол. учених (Харків, 3–6 грудн. 2013 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2013. – С. 249–250.

56. Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии. Том. 1 / Лункевич В.В. - М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, 1960. - 480 с.
57. Майр Э. Принципы зоологической систематики / Э. Майр. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
58. Манило В. В. Исследование кариотипа съедобной лягушки (*Rana kl. esculenta*) из Харьковской области Украины / Манило В. В., Радченко В. И., Коршунов А. В. // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2007. — Вип. 21.— С. 68–73.
59. Марков А.В. Введение в науки о жизни. Курс лекций. Совместный бакалавриат ВШЭ и ЗШЭ./ Марков А.В. – 2011.
60. Маро А. Н. Могут ли условия развития головастика *Bufo bufo* определять темпы постметаморфического роста и созревания жаб? / А. Н. Маро, А. В. Шабанова, Д. А. Шабанов // Вопросы герпетологии. Мат-лы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб: 2008. – С. 274–280.
61. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины / Л. Я. Боркин, А. И. Зиненко, А. В. Коршунов [и др.] // Матеріали Першої конф. Українського Герпетологічного Товариства. – К.: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2005. – С. 23–26.
62. Медведев С. И. Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца / С. И. Медведев // Вестник зоологии. – 1974. – №1. – С. 50–59.
63. Мейнард Смит Дж. Эволюция полового размножения / Джон Мейнард Смит. – М.: Мир, 1981 – 272 с.
64. Мелешко Е. В. Оценка численности популяционной системы зелёных лягушек Исыкова пруда / Е. В. Мелешко, А. Д. Суворова // "Біологія:

- від молекули до біосфери". Мат-ли VI Міжн. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2011. – С. 472–473.
65. Мелешко Е. В. Оценка численности популяционной системы зеленых лягушек Иськова пруда Змиевского района Харьковской области / Е. В. Мелешко, Э. П. Мальченко // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VII Міжнар. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2012. – С. 267–270.
66. Мелешко О. В. Дослідження стану популяційної системи зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) Іськова ставка Зміївського району Харківської області / О. В. Мелешко, М. О. Кравченко // Вісник Прикарпатського національного ун-ту ім. Василя Стефаника. Серія: біологія. – Івано-Франківськ: Вид-во Прикарпатського національного ун-ту ім. Василя Стефаника, 2012. – Вип. XVII. – С. 90–94.
67. Мина М. В. Рост животных / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
68. Миркин М. Б. Основы общей экологии. / М. Б. Миркин, Л. Г. Наумова. – М.: Университетская книга, 2005. – 240 с.
69. Михайлова О. В. Мозаичность соматических тканей у головастиков представителей *Pelophylax esculentus* complex из окрестностей биостанции ХНУ / О. В. Михайлова // "Біологія: від молекули до біосфери". Мат-ли VI Міжн. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2011. – С. 252–253.
70. Михайлова О. В. Изучение сперматогенеза у диплоидных *Pelophylax esculentus* (Amphibia, Anura) при помощи кареоанализа в раздавленных препаратах / О. В. Михайлова, А. Е. Кечеджи, Д. А. Шабанов // Праці Українського герпетологічного тов-ва. – 2011. – № 3. – С. 120–127.
71. Михайлова О. В. Як оцінити популяційний вантаж, що пов'язаний з геміклональною гібридизацією в популяційних системах *Pelophylax*

- esculentus* complex? / О.В. Михайлова, О.С. Усова, Д.А. Шабанов // Біологія та валеологія. – Вип. 13 – Харків: ХДПУ, 2011. – С. 44–50.
72. Москалєв В. Б. Зависимость состава выборок зеленых лягушек от места и способа их сбора / В. Б. Москалєв, О. О. Каширин, Р. Г. Меламед // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VII Міжн. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2012. – С. 271–272.
73. Наследование родительских геномов гибридной формой *Rana “esculenta”* (Amphibia, Ranidae) / С. Ю. Морозов-Леонов, С. В. Межжерин, О. Д. Некрасова [и др.] // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 4. – С. 488–495.
74. Неортодоксальне видоутворення (гібридизація, менделєвське спадкування, поліплоїдія та сітчаста еволюція): вивчення на прикладі амфібій: звіт про науково-дослідну роботу / Д. Шабанов [та ін.] – Харків: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2010 – 126 с.
75. Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран. Земноводные / А. М. Никольский. – Петроград, 1918. – 310 с.
76. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов / Г. В. Никольский. – М.: Наука, 1965. – 379 с.
77. Нэш Дж. Бескоалиционные игры / Матричные игры / Дж. Нэш. – М.: Физматгиз, 1961. – С. 205–221.
78. О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии / [Л. Я. Боркин, О. С. Безман-Мосейко, Г. А. Мазепа и др.] // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2008. – № 1. – С. 3–8.
79. Определение соотношения диплоидов и триплоидов среди метаморфов зеленых лягушек в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax*

- esculentus* complex / А. О. Вегерина, Е. В. Мелешко, И. С. Пырина [и др.] // Вісник Харківського нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2013. – Вип. 18, № 1079. – С. 107–113.
- 80.Парамонова В. В. Устойчивость к гипоксии у представителей *Pelophylax esculentus* complex / В. В. Парамонова, В. В. Ковалев // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли ІХ Міжн. конф. мол. учених (Харків, 18–20 лист. 2014 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2014. – С. 133–134.
- 81.Петрик А. В. Сравнение количества фоторецепторов на единицу площади сетчатки диплоидной и триплоидной съедобной лягушки (*Pelophylax esculentus*) / А. В. Петрик, А. Н. Литвин // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VII Міжн. конф. мол. наук.. – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2012. – С. 273–274.
- 82.Популяционная система зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Иькова пруда в Змиевском районе Харьковской области: история изучения и оценка численности / Е. В. Мелешко, А. Д. Суворова, М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов // Биологический вестник. – 2010. – Т. 14, № 1. – С. 63–68.
- 83.Пустовалова Э. С. Пloidность головастиков зеленых лягушек из Иькова пруда и Корякова яра (Змиевской район Харьковской области) / Э. С. Пустовалова, Е. Д. Батуева, Т. С. Харченко // «Біологія: від молекули до біосфери». Матеріали Х Міжнародної конференції молодих учених. (Харків 2–4 грудня 2015 р)..– Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2015. – С. 183-184.
- 84.Пырина И. С. Определение ploидности метаморфов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex / И. С. Пырина, В. А. Сапожникова, А. А. Вегерина // «Біологія: від молекули до біосфери». Мат-ли VIII Міжн. конф. мол.

- учених (Харків, 3–6 грудн. 2013 р.). – Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2013. – С. 259–260.
85. Райзберг Б.А. Современный экономический словарь [Текст] / Б.А. Райзберг, Л.Ш. Лозовский, Е.Б. Стародубцева. — 2-е изд., испр. М.: ИНФРА-М., 1999. – 479 с.
86. Різноманіття зелених жаб (*Rana esculenta* complex) в Харківській області: морфологічний аспект вивчення / О. В. Коршунов, Т. В. Бабініч, О. І. Зіненко [та ін.] // Біологія та валеологія. – 2004. – Вип. 6. – С. 24–30.
87. Розмірна структура популяції сірих ропух (*Bufo bufo*) / І. В. Ачкасова, Л. А. Дьяченко, Я. Ю. Мякота [та ін.] // Біологія та валеологія. Зб. наук. праць. – 2001. – Вип. 4. – С. 41–46.
88. Розробка технологій отримання клонального потомства хребетних тварин шляхом схрещування напівклональних міжвидових гібридів (на прикладі зелених жаб): звіт про науково-дослідну роботу / Д. Шабанов [та ін.] – Харків: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2014 – 154 с.
89. Смириня Э.М. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) / Э.М. Смириня // Зоол. журн. - 1972. - Т. 51, №10. - С. 1529–1534.
90. Смириня Э.М. Об определении возраста и некоторых особенностях роста луговой ящерицы на Кавказе / Э.М. Смириня, А.Н. Макаров, В.Ф. Орлова, // Вид и его продуктивность в ареале. Мат-лы 4-го Всес. совещ. Ч. V. Свердловск. - 1984. - С. 36–37.
91. Смириня Э.М. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей / Э.М. Смириня, А.Н. Макаров // Зоол. журн. - 1987. - Т. 66, № 4. - С. 599–604.
92. Смириня Э.М. К вопросу об эфемерности мелких видов пустынных ящериц (на примере агамовых) / Э.М. Смириня, Н.Б. Ананьева // Зоол. журн. - 2001. - Т. 80, № 1. - С. 115–117.

93. Сомов Н. Н. Орнитологическая фауна Харьковской губернии / Н. Н. Сомов. – Харьков, 1897. – 680 с.
94. Стратегический менеджмент / Под ред. А. Н. Петрова. – СПб.: Питер, 2005. – 496 с.
95. Тарашук С. В. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) / С. В. Тарашук // Вестн. зоол. – 1985. – № 3. – С. 83–85.
96. Тарашук В. І. Фауна України: в 40 т. / В. І. Тарашук. – К.: Видавництво АН УРСР, 1959. – . – Т. 7: Земноводні та плазуни. – 1959. – 246 с.
97. Теоретические основы анализа данных. Теория вероятности и математическая статистика / Stat Soft. Портал знаний / - Режим доступа: <http://www.statistica.ru/theory/>
98. Терентьев П. В. Опыт обзора русских видов рода *Rana* / П. В. Терентьев // Тр. 2-го съезда зоологов СССР. – 1927. – С. 70–72.
99. Терентьев П. В. Определитель пресмыкающихся и земноводных СССР / П. В. Терентьев, С. А. Чернов. – Л., 1949. – 340 с.
100. Терентьев П. В. Характер географической изменчивости зеленых лягушек / П. В. Терентьев // Л.: Труды Петергофского биологич. института ЛГУ. — 1962. — С. 98–121.
101. Усова Е. Е. Скелетохронологическое определение возраста представителей зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из Харьковской области/ Усова Е. Е. // «Биология: от молекулы до биосферы». Материалы III Международной конференции молодых ученых (Харьков 18 – 21 ноября 2008 г.). – Х.: СПД ФО Михайлов Г.Г., 2008. – С. 396-397.
102. 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. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – Дніпропетровськ, ДНУ, 2009. – С. 278–280.
103. Усова Е.Е. Возрастная структура представителей гибридного комплекса зеленых лягушек в Харьковской области / Усова Е.Е. // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Мат. XI Междунар. научно-практич. экологич. конф. – Белгород, 2010. – С. 131.
104. Усова Е. Е. Определение естественной смертности половозрелых зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с использованием скелетохронологии / Е. Е. Усова // Вісник Харківського національного ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – Вип. 12, № 920. – С. 104–110.
105. 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.
106. 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.
107. 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 ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип. 20, № 1100. – С. 204–212.

108. Усова О. Є. Скелетохронологічне вивчення росту зелених жаб зі ставків Національного природного парку «Гомільшанські ліси» та його околиць / Усова О. Є. // Біологія та валеологія. — 2014. — Вип. 16. — С. 51–61.
109. Усова Е.Е., Кравченко М.А., Шабанов Д.А. Внутрипопуляционные онтогенетические стратегии у зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) // Вестник ХНУ, серия "Биология". 2015. Вып. 25. С. 213-227.
110. Устойчивость сперматогенеза и проявления отбора на клеточном и индивидуальном уровне у незрелых представителей *Pelophylax esculentus* complex / Бирюк О.В., Усова Е.Е., Мелешко Е.В., Шабанов Д.А. // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. 2016. 24(1), С. 193–202
111. Фоминых А. С. Формирование новых особенностей жизненного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема / А. С. Фоминых, С. М. Ляпков // Журнал общей биологии. — 2011. — Том 72, № 6. — С. 403–421.
112. Халафян А. А. Statistica 6. Статистический анализ данных / А. А. Халафян. — М.: ООО «Бином-Пресс», 2007. — 512 с.
113. Цитогенетические особенности эритроцитов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex / А. А. Бондарева, Ю. С. Бибик, С. М. Самило [и др.] // Вісник Харківського національного ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2012. — Вип. 15, № 1008. — С. 116–123.
114. Чернай А. В. Фауна харьковской губернии и прилежащих к ней мест, составленная по наблюдениям, сделанным во время ученой экспедиции, совершенной в 1848 и 1849 годах / А. В. Чернай // Фауна земноводных животных и рыб. — 1852. — Вып. 1. — 50 с.

115. Шабанов Д. А. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы / Д. А. Шабанов, А. И. Зиненко, А. В. Коршунов [и др.] // Вісник Харківського нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2006. — Вип. 3 (№ 729). — 208–220.
116. Шабанов Д. А. Гибридные лягушки *Rana esculenta*, производящие гаметы обеих родительских форм, – результат независимой клональной эволюции геномов? / Д. А. Шабанов // Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея». – 2007. – С. 199–201.
117. Шабанов Д. А. Материалы для изучения курса общей экологии с основами средоведения и экологии человека / Д. А. Шабанов, М. А. Кравченко. – Х.: ХНУ имени В. Н. Каразина, 2009. – 292 с.
118. Шабанов Д. А. Почему раздельнополые организмы вытесняют перекрестнооплодотворяющихся гермафродитов: раздельнополость как равновесие по Нэшу / Д. А. Шабанов // Мат. Междунар. науч. конф. посв. 80-летию со дня рожд. проф. А. П. Крапивного. – Х.: ХНУ им. В. Н. Каразина, 2009. – С. 38–49.
119. Шабанов Д. А. Які ж зелені жаби населяють Харківську область? Термінологічний і номенклатурний аспекти проблеми / Д. А. Шабанов, О. В. Коршунов, М. О. Кравченко // Біологія та валеологія.- 2009. – Вип. 11. –С. 116–125.
120. Шабанов Д. А. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? / Д. А. Шабанов, С. Н. Литвинчук // Природа. – 2010. – № 3. – С. 29–36.
121. Шабанов Д. Стратегии, которые мы не осознаём [Электронный ресурс] / Д. А. Шабанов // КомпьютерраOnline, 2011. – Режим доступа: <http://old.computerra.ru/own/shabanov/618992/>.

122. Шабанов Д. А. Гібридогенний комплекс зелених жаб як модель для вивчення багаторівневого добору / Д. А. Шабанов // Вісник Прикарпатського національного ун-ту ім. Василя Стефаника. Серія: біологія. – Івано-Франківськ: Вид-во Прикарпатського національного ун-ту ім. Василя Стефаника, 2012. – Вип. XVII. – С. 90 – 94.
123. Шабанов Д. А. Еволюційна екологія популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) Лівобережного лісостепу України: автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 — екологія / Д. А. Шабанов. – Дніпропетровськ, 2015. – 36 с.
124. Шабанова А. В. Предварительные результаты многолетнего изучения популяции (локальной группы размножения) серой жабы (*Bufo bufo*) / А. В. Шабанова, А. В. Коршунов, Д. А. Шабанов // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали IV Міжнародної наукової конференції. – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ., – 2007. – С. 406-408.
125. Шевченко Н. Н. Паразитофауна некоторых видов амфибий и водных рептилий в районе среднего течения р. Северного Донца / Н. Н. Шевченко // Проблемы паразитологии: Тр. II науч. конф. паразитологов УССР. – К., 1956. – С. 117–118.
126. Шевченко Н. Н. Гельминтофауна амфибий биоценоза долины Северского Донца в Харьковской области / Н. Н. Шевченко // Проблемы паразитологии: Тр. IV науч. конф. паразитологов УССР. – К., 1963. – С. 292–295.
127. Шевченко Н. Н. К гельминтофауне амфибий долины Северского Донца в Харьковской области / Н. Н. Шевченко // Краевая паразитология и природная очаговость трансмиссивных болезней: Респ. межвед. сб. – К., 1966. – С. 159–168.

128. Шевченко Н. Н. Паразитофауна озерной лягушки биоценоза Печенежского водохранилища и её динамика в разные годы / Н. Н. Шевченко, Л. К. Василевская // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. – К., 1975. – Ч. 2. – С. 283–284.
129. Эволюционно-генетические аспекты полуклонального воспроизводства гибридной формы *Rana kl. esculenta* (*Amphibia, Ranidae*) / С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, О. Д. Некрасова [и др.] // Науковий вісник Ужгородського ун-ту: Серія Біологія. – 2007. – Вип. 21. – С. 79–84.
130. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculentus* / А.Е. Виноградов, Ю.М. Розанов, И.А. Цауне, Л.Я. Боркин // Цитология. – 1988. – 30, № 6. – С. 691–697.
131. Экономика. Толковый словарь [Текст] / Издательство "Весь Мир".— М.: "ИНФРА-М", 2000.
132. Adler M. A. Why do the well-fed appear to die young? / M. A. Adler, R. Bonduriansky // BioEssays. — 2014. — Vol. 36, Iss. 5. — P. 439—450.
133. Amphibian Species of the World Database [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia>.
134. Apri M. Coexistence analysis of diploid and triploid hybrid water frogs / M. Apri, D. Suandi, E. Soewono // Symposium on Biomathematics (SYMOMATH 2013) 1587 (1), P. 28-33
135. Atlas des Amphibiens et Reptiles de France. Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle / Lescure J, de Massary J-C. Collection Inventaires & Biodiversité, Paris, 2012.
136. Avise J. C. Clonality: the genetics, ecology, and evolution of sexual abstinence in vertebrate animal / J. C. Avise. – New York: Oxford University Press, 2008. – 237 p.

137. Axelrod R. The evolution of cooperation.// Axelrod R. – New York: Basic Books. 1984. 256 p.
138. Barbuti R. Computational formal model of the invasiveness of eastern species in European water frog populations // R. Barbuti, P. Bove, A.M. Schettini, P. Milazzo, G. A Pardini / Software Engineering and Formal Methods Volume 8368 of the series Lecture Notes in Computer Science, 2014. Springer-Verlag New York. P. 329-344
139. Begon M. Ecology. From individuals to ecosystems. / M. Begon, C. R. Townsend, J. L. Harper. – Blackwell Publishing, 2006. – 738 p.
140. Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? / L. Berger // Ann. Zool. PAN. – 1964. – Vol. 22, № 13. – P. 245–261.
141. Berger L. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan / L. Berger // Ann. Zool. PAN. – 1966. – Vol. 23, № 11. – P. 303–324.
142. Berger L. Embryonal and larval development of F1-generation of green frogs different combinations / L. Berger // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1967. – № 12. – P. 123–160.
143. Berger L. Morphology of F₁ generation of various crosses within *Rana esculenta* complex / L. Berger // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1968. – Vol. 13. – P. 310–324.
144. Berger L. Viability, sex and morphology of F₂ generation within forms of *Rana esculenta* complex / L. Berger // Zool. Poloniae. – 1971. – Vol. 21. – P. 345–393.
145. Berger L. Genomic composition and reproduction of water frog populations (*Rana esculenta* Synklepton) near nature reserve Serrahn, GDR / L. Berger, R. Günther // Berlin, Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung. – 1988. – Vol. 28, № 4. – P. 265–280.
146. Berger L: On the origin of genetic systems in European water frog hybrids. / L. Berger // Zoologica Poloniae. – 1990. – Vol. 35. – P. 5-27.

147. Berger L. Persistence of all-hybrid water frog populations (*Rana kl. esculenta*) in northern Germany / L. Berger, W. Berger // *Genetica Polonica*. – 1994. – Vol. 35, № 1–2. – P. 73–80.
148. Berger L. European green frogs and their protection / L. Berger. // *Fundacja Biblioteka Ekologiczna*. – Poznan. – 2008. – P. 72.
149. Biriuk O. Composition and characteristic of subadult water frogs sample (*Pelophylax esculentus* complex) / Biriuk O., Usova O., Meleshko O [et al.] // *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, Latvia, September 24-25.2015) —2015— P. 8.
150. Bove P The role of deleterious mutations in the stability of hybridogenetic water frog complexes / P Bove , P Milazzo , R. Barbuti // *BMC Evolutionary Biology*, —2014. 14:107 doi:10.1186/1471-2148-14-107.
151. Bozhkov A. I. Caloric Restriction Diet Induces Specific Epigenotypes Associated with Life Span Extension / A. I. Bozhkov, Yu. V. Nikitchenko // *Journal of Nutritional Therapeutics*, 2013. – Vol. 2, № 1. – P. 30–39.
152. Bucci S. Lampbrush and mitotic chromosomes of the hemiclonally reproducing hybrid *Rana esculenta* and its parental species // Bucci S., Raghianti M., Mancino G., Berger L., Hotz H., Uzzell T. // *J. Exp. Zool. Suppl.*, - 1990. - V. 255, - P. 37-56.
153. Camerano L. Recherches sur les variations de la *Rana esculenta* et du *Bufo viridis* dans le Bassin de la Méditerranée / L Camerano // *Comptes Rendus de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*. Paris, 1882 ("1881"). –Vol. 10. P. 680–690.
154. Castanet J. Calcium et nature des zones de croissance cyclique dans l'os des Vertébrés poïkilothermes / J. Castanet, J.P. Gasc, F. Meunier, A. De Ricqlès // *C. R. Acad. Sci. Paris. Ser.*- 1970. D. V. 270. - P. 2853–2855.

155. Castanet J. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poïkilothermes: données comparatives et essai de synthèse / J. Castanet, F. Meunier, A. Ricqlès // *Bul. Biol. Fr. Belg.* – 1977. - V. 111. P. 18–3202.
156. Castanet J. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles / J. Castanet, E. Smirina // *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris* 13e Ser.- 1990. V. 11.- P. 191–196.
157. Charlebois R. L. Organization of the prokaryotic genome / R. L. Charlebois; [ed. Robert L. Charlebois]. – Washington: American Society for Microbiology, 1999. – 378 p.
158. Cayuela H. Multi-event models reveal the absence of interaction between an invasive frog and a native endangered amphibian / H. Cayuela, A. Besnard, P. Joly // *Biological Invasions*, 2013. 15: 1-12. DOI 10.1007/s10530-013-0427-x
159. Christiansen D. G. Gamete types, sex determination and stable equilibria of all-hybrid populations of diploid and triploid edible frogs (*Pelophylax esculentus*). / D. G. Christiansen // *BMC evolutionary biology*. — 2009. — Vol. 9. — DOI: 10.1186/1471-2148-9-135.
160. Coexistence of diploid and triploid hybrid water frogs: population differences persist in the apparent absence of differential survival / Christiansen D. G., Jakob C., Arioli M., Roethlisberger S., Reyer H.-U.// *BMC Ecology* . — 2010, 10:14. DOI: 10.1186/1472-6785-10-14
161. Cytological maps of lampbrush chromosomes of European water frogs / D. Dedukh, G. Mazepa, D. Shabanov, S. Litvinchuk, L. Borkin, A. Saifitdinova, A. Krasikova // 18th International Chromosome Conference (Manchester, 29 August – 2 September 2011). Speaker abstracts. – P. 48–49.
162. Cytological maps of lampbrush chromosomes of European water frogs (*Pelophylax esculentus* complex) from the Eastern Ukraine / D. Dedukh,

- G. Mazepa, D. Shabanov [et al.] // BMC Genetics. – 2013. – Vol. 14. – P. 26–46.
163. Darimont C.T., Carlson S.M., Kinnison M.T. et al. Human predators outpace other agents of trait change in the wild / C.T. Darimont, S.M. Carlson, M.T Kinnison [et al.] // PNAS. – 2009. – Vol.106, No 3. – P. 952–954.
164. Dedukh D. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid european water frogs // D. Dedukh, S. Litvinchuk, J Rosanov [et al.] // PLoS ONE . — 2015. 10: e0123304.
165. Dubois A. Klepton and Synklepton: two new evolutionary systematix categories in zoology / A. Dubois, R. Gunter // Zool. Jb. Syst. – 1982. – Bd. 109. – P. 290–305.
166. Dubois A. List of European species of Amphibians and Reptiles: will we soon be reaching “stability”? / A. Dubois // Amphibia–Reptilia. – 1998. – Vol. 19, № 1. – P. 1–28.
167. Ebendal T. Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (*Rana esculenta* complex) / T Ebendal // *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin.* – 1979 — Vol. 55. – P. 143-152.
168. Ebendal T. Ploidy and immunological distance in Swedish water frogs (*Rana esculenta* complex) / T Ebendal, T Uzzell // Amphibia-Reptilia. – 1982 – Vol. 3. – P. 125-133
169. Eikhorst R. Der Laich des Teichfrosches *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 in einer reinen Bastardpopulation (Anura: Ranidae)/ R Eikhorst // *Salamandra* . –1987– Vol. 23. – P. 122-131.
170. Evidence for integrity of parental genomes in the diploid hybridogenetic water frog pelophylax esculentus by genomic in situ hybridization / A. Zaleśna, L. Choleva, M. Ogielska [et al.] // Cytogenetic and Genome Research. — 2011. — Vol. 134, No. 3. — P. 206–212.

171. Kula M., Bońkowska K., Ogielska M., Kierzkowski P., Zaleśna A., Cebrat S. Evolution of genomes in the hybridogenetic populations modelled by the Penna model / M. Kula, K. Bońkowska, M. Ogielska [et al.] // 2009. arXiv:0903.2960 [q-bio.GN]
172. Fitzinger L. J. F. J. Systema reptiliun / L. J. F. J. Fitzinger. – Vindobonae [Wien]: Braumüller et Seidel, 1843. – 106 p.
173. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in northeastern Ukraine / Biriuk O. V., Shabanov D. A., Korshunov A. V., Borkin L. J., M. [et al.] // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2016 – Vol. 54, №2 –doi:10.1111/jzs.12132.
174. Genetic diversity and distribution patterns of diploid and polyploid hybrid water frog populations (*Pelophylax esculentus* complex) across Europe // A. Hoffmann, J. Plötner, N. Pruvost [et al.] // Molecular Ecology. – 2015. – Vol. 24, Issue . –17. – P. 4371–4391.
175. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry / A. E. Vinogradov, L. J. Borkin, R. Günther, J. M. Rosanov // Genome. – 1990. – Vol. 33, № 5. – P. 619–627.
176. Gubányi A. Morphological analysis of two Hungarian water frog (*Rana lessonae-esculenta*) populations / A Gubányi, Z Korsós // *Amphibia-Reptilia*. – 1992. – Vol. 13(3). – P. 235-242.
177. Günther R. Untersuchungen der Meiose bei Männchen von *Rana ridibunda* Pall., *Rana lessonae* Cam. und der Bastardform "*Rana esculenta*" L. (Anura) / R. Günther // Biologisches Zentralblatt. – 1975. – Bd. 94, N. 3. – P. 277–294.
178. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels / S. N. Litvinchuk, G. O. Mazepa, R. A. Pasynkova, A. Saidov, T. Satorov, Yu. A. Chikin, D. A. Shabanov,

- A. Crottini, L. J. Borkin, J. M. Rosanov, M. Stöck // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2011. – Vol. 49, № 3. – P. 233–239.
179. Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* / S. Heppich // Z. zool. Syst. Evolut. -forsch. — 1978. — Vol. 16. — P. 27–39.
180. Heppich S. Premeiotic chromosome doubling after genome elimination during spermatogenesis of the species hybrid *Rana esculenta* / S. Heppich, H. G. Tunner, J. Greilhuber // Theor. Appl. Genet. — 1982. — Vol. 61. — P. 101–104.
181. Hemelaar A.S.M., van Gelder J.J. Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from The Netherlands and their use for age determination / A.S.M. Hemelaar, J.J. van Gelder // Neth. J. Zool. - 1980. V. 30. - P. 129–135.
182. Hellriegel B. Factors influencing the composition of mixed populations of a hemiclinal hybrid and its sexual host / B. Hellriegel, H.-U. Reyer // Journal of Evolutionary Biology. — 2000. — Vol. 13 — P. 906–918.
183. Holenweg Peter A.-K. Survival in adults of the water frog *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta* / A.-K. Holenweg Peter // Canadian Journal of Zoology, 2001, 79(4):652-661.
184. Holm S. A simple sequentially rejective multiple test procedureA / S Holm // Scandinavian Journal of Statistics. – 1979.Vol. – 6 (2) – P. 65–70.
185. Klevezal, G.A. Layers in the hard tissues of mammals as a record of growth rhythms of individuals. In W.F. Perrin & A.C. Myrick (eds), Age determination of toothed whales and sirenians / G.A Klevezal, // Cambridge - 1980 –P. 89-94. (Rep. Intern. Whaling Comm. Spec. Iss. 3).

186. Klevezal G.A.. Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history/ G.A. Klevezal / A.A.Balkema. Rotterdam. – 1996. –P. 274.
187. Lardner B. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* / B. Lardner, J. Loman / Oecologia. – 2003. – № 442. – P. 541–546.
188. Laurenti J. N. Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austracorum, quod autoritate et consensu / J. N. Laurenti — Vienna, Joan. Thomae, 1768. — 217 p.
189. Linné C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata / C. Linné //Tomus I.- Laurentii Salvii, Holmiae, - 1758. – P. 823.
190. MacArthur R. H. The Theory of Island Biogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson. – Princeton University Press, 1967. – 224 p.
191. Marunouchi J. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica*./ Marunouchi J, Kusano T, Ueda H // Current Herpetol. – 2000.- Vol. . 19, – P. 81–89.
192. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine / L. J. Borkin, A. V. Korshunov, G. A. Lada [et al.] // Russian Journal of Herpetology. – 2004. – Vol. 11, № 3. – P. 194–213.
193. Mayer M. Composition of twenty green frog populations (*Pelophylax*) across Bavaria, Germany / M. Mayer, O. Hawlitschek, A. Zahn, F. Glaw // *Salamandra*. – 2013.№ 49(1). – P. 31-44.
194. Maynard Smith J. Evolution and the Theory of Games / J. Maynard Smith. – Cambridge University Press, 1982. – 222 p.

195. McCay C. M. The effect of retarded growth upon the length of life span and upon the ultimate body size / C. M. McCay, M. F. Crowell, L. A. Maynard // J. Nutr. – 1935. – Vol. 10. – P. 63–79.
196. Meleshko O. V. The study of three hemiclinal population systems *Pelophylax esculentus* complex from the Seversko-Donetskiy center of green frogs diversity / O. V. Meleshko, O. V. Korshunov, D. A. Shabanov // Вісник Харківського національного ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». – 2014. – Вип. 20, № 1100. – С. 153–158.
197. Molecular characterization of a centromeric satellite DNA in the hemiclinal hybrid frog *Rana esculenta* and its parental species / M. Ragghianti, F. Guerrini, S. Bucci [et al.] // Chromosome — 1995. — Vol. 3. — P. 497–506.
198. Pallas, P. S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs/ P. S Pallas, // Theil 1. St. Pétersbourg: Gedruckt bey der Kayserlichen Academie der Wissenschaften. 1771.
199. Peabody F.E. A Kansas drought recorded in growth zones of a bullsnake / F.E. Peabody // Copeia. . – 1961. № 2. - P. 91–94. Annual growth zones in living and fossil vertebrates // J. Morph. V. 108. - P. 11–62.
200. Persson L., Amundsen P.-A., De Roos A. M. et al. Culling prey promotes predator recovery – alternative states in a whole-lake experiment // Science. – 2007. – Vol.316. – P. 1743–1746.
201. Petter Rousseaux A. Recherches sur la croissance et la cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica*(Lacépède) / A. Petter Rousseaux // Terre et Vie.- 1953. - V. 100. - P. 175–223.
202. Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche / J. Plötner. – Bielefeld: Laurenti – Verlag, 2005. – 161 p.
203. Pruvost N.B.M. Gamete production patterns, ploidy, and population genetics reveal evolutionary significant units in hybrid water frogs

- (*Pelophylax esculentus*) / Pruvost NBM, Hoffmann A, Reyer H-U // *Ecol Evo.* - 2013.-№ 3(9). – P. 2933-2946.
204. Quilodran C. S, Montoya-Burgos J. I, Currat M. Modelling interspecific hybridization with genome exclusion to identify conservation actions: the case of native and invasive *Pelophylax* waterfrogs / C. S. Quilodran, Montoya-Burgos J. I., Currat M // *Evolutionary Applications* – 2015 (8) - P. 199–210.
205. Regnier V. Structures spécifiques des peuplements en grenouilles du complexe *Rana esculenta* de divers milieux de l'Ouest de la France/ V. Regnier, A. Neveu // *Acta Oecologica.* - 1986, **7**(1). P. 3-26.
206. Reyer H.-U. Low proportions of reproducing hemiclinal females increase the stability of a sexual parasite-host system (*Rana esculenta*, *R. lessonae*) / H.-U. Reyer, M.-O. Walti, A. Battig [et al.] // *Journal of Animal Ecology.* — 2004. — Vol. 73. — P. 1089–1101.
207. Roitberg E.S. Age and size composition of some populations of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* (Sauria, Lacertidae) from eastern North Caucasus / E.S. Roitberg, E.M. Smirina / *Scientia Herpetologica.* Barcelona. – 1995. – P. 224–228.
208. Saint Girons H. Croissance et fécondité de *Vipera aspis* (L.) / Saint Girons H. // *Vie et Milieu.* V. 8. P. 265–286. – 1965. Les critères d'âge chez les reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages / Saint Girons H. // *Terre et la Vie.* - 1957.V. 112. P. 342–358.
209. Saint Girons H. Démographie comparée de deux populations de *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) / H. Saint Girons, J. Castanet, S.D. Bradshaw, J.P. Baron // *Rev. Ecol. (Terre Vie).*- 1989 V. 44. P. 361–386.
210. Schempp W. Chromosome banding in amphibia VI. Brdu-replication patterns in anura and demonstration of XX/XY sex chromosomes in *Rana esculenta* / W. Schempp, M. Schmid. // *Berl. Chromosoma* 1981. —V. 83 — P. 697–710 .

211. Schroder E.E. Age estimation, growth rates and populations structure in Missouri bullfrogs / E.E. Schroder, T.S. Baskett // *Copeia*.- 1968. № 3. P. 583–592.
212. Schultz R. L. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates / R. L. Schultz // *Amer. Natur.* – 1969. – Vol. 103. – P. 605–619.
213. Semlitsch R.D. Competition Among Tadpoles of Coexisting Hemiclones of Hybridogenetic *Rana esculenta*: Support for the Frozen Niche Variation Model. / R.D. Semlitsch, H. Hotz, G.-D. Guex // *Evolution*. – 1997 – Vol. 51, № 4. – P. 1249-1261
214. Senning W.C. A study of age determination and growth of *Necturus maculosus* based on the parasphenoid bone / Senning W.C. // *Am. J. Anat.*- 1940.– Vol. . 66. – P. 483–494.
215. Shabanov D. 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 [et al.] // 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, Latvia, September 24-25.2015a). —.2015 — P. 37.
216. Shabanov D. Sustainable coexistence of the parental species and hemiclinal interspecific hybrids is provided by the variety of ontogenetic strategies / D. Shabanov, O. Usova, M Kravchenko [et al.] // *Herpetological Facts Journal*. 2015. — Vol . — 2. — P. 35–43.
217. Simmons D. J. Circadian aspects of bone biology. In: Hall B K (ed.) *Bone (bone growth—A)*. / D. J. Simmons // CRC Press, Boca Raton, - 1992 - P. 91–128.

218. Smirina E.M. Some results of the studies of growth in Anura./ E.M. Smirina // Prague: Studies in Herpetology, Rocek Z. (ed), - 1986. - P. 263-266.
219. Smirina E.M. Age determination and longevity in amphibians./ E.M. Smirina // Gerontology, 1994. - V. 40. - P 133-146.
220. Smirina E.M. Aging, longevity, and growth of the desert monitor (*Varanus griseus*) / E.M. Smirina, A.Yu. Tsellarius // Rus. J. Herpetology, 1996. —V. 3. — P. 130-142.
221. Som C. The Effect of Assortative Mating on the Coexistence of a Hybridogenetic Waterfrog and Its Sexual Host / C Som , B.R Anholt , H-U Reyer . // The American Naturalist. —2000. 156 (1). — P. 34–46.
222. Som C. Demography and evolution of pure hybridogenetic frog (*Rana esculenta*) populations / C. Som, H.-U. Reyer // Evolutionary Ecology Research, — 2006. Vol . —8. — P. 1235–1248
223. Som C. Mutation accumulation and fitness effects in hybridogenetic populations: a comparison to sexual and asexual systems / C. Som, H.C. Bagheri, H.-U Reyer // BMC Evol Biol. 2007 May 21;7:80.
224. Som C., Reyer H.-U. Hemiclonal reproduction slows down the speed of Muller's ratchet in the hybridogenetic frog *Rana esculenta* / C. Som, H.-U. Reyer // J Evol Biol. —2007 Mar;20(2):650-60.
225. Thireau M. Analyse descriptive et biométrique de la colonne vertébrale du serpent marin *Enhydrina schistosa* Daudin (Hydrophiines). Caractères vertébraux des Hydrophiides / Thireau M. // Bul. Mus. Nat. Hist. —1967. —Vol. 39. — P. 1044–1056.
226. The Amphibian tree of life / D. R. Frost, T. Grant, J. N. Faivovich [et al.] – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 2006. – 370 p.
227. The ploidy and genetic structure of hybrid population of water frogs *Pelophylax esculentus* complex (Amphibia, Ranidae) of Ukraine fauna

- / S. V. Mezhzherin, S. Yu. Morozov-Leonov, O. V. Rostovskaya [et al.] // Cytology and Genetics. – 2010. – Vol. 44, № 4. – P. 212–216.
228. Thirion J-M. Guide des Reptiles et Amphibiens de France. / J-M Thirion, P: Evrard. Paris: Editions Belin, 2012. – 223 p.
229. Tunner H. G. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation / H. G. Tunner // Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch. – 1974. – Bd. 12, № 4. – P. 309–314.
230. Tunner H. G. Genome exclusion and two strategies of chromosome duplication in oogenesis of a hybrid frog / H. G. Tunner, S. Heppich-Tunner // Naturwissenschaften. – 1991. – Vol. 78, № 1. – P. 32–34.
231. Uzzell T. M. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenic associate *Rana esculenta* / T. M. Uzzell, L. Berger // Proc. Acad. nat. Sci. Phila. – 1975. – Vol. 127. – P. 13–24.
232. Vinogradov A. E. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry / A. E. Vinogradov, L. J. Borkin, R. Günther [et al.] // Genome. — 1990. — Vol. 33, № 5. — P. 619–627.
233. Vinogradov A.E. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal / A.E. Vinogradov, L.J. Borkin, P Günther [et al.] // Hereditas. – 1991.Vol – 114. – P. 245–251.
234. Vlasova T. Simulation of the Expanded Iterated Version of the Prisoner's Dilemma Game Recognisers – In: V. Ermolayev et al. (eds.) Proc // T.Vlasova, M.Vladymyrova, D.Shabanov / 7-th Int. Conf. ICTERI 2011. – CEUR-WS.org/Vol-716, ISSN 1613-0073, 2011. – P. 82-86.
235. Warren J.W. Growth zones in the skeleton of recent and fossil vertebrates: Diss. Abstr. Ph.D./ J.W. Warren. – Los Angeles, Calif., 1963. P. 908.

ПРИЛОЖЕНИЕ А.

РЕЗУЛЬТАТЫ СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЧЕСКОГО ОПИСАНИЯ ЛЯГУШЕК

N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	20,7	27,9	32	32,2	32,5	32,7	32,7	33,2	33,4	35	35,9	36,4	37	37,6	37,9	38,7	38,8	39,3	41	41,2	42	42,1
Year	2014	2008	2009	2014	2008	2008	2014	2008	2008	2008	2011	2014	2011	2011	2008	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008
Loc¹	1	5	25	1	5	5	1	5	5	5	3	1	3	3	5	5	25	5	5	5	8	5
Fert																						
Rez	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	2	1	2
E_{min}	19	42	25	23	38	25	19	30	20	27	32	24	30	33	25	30	42	35	36	32	25	27
E_{max}	21	46	30	21	38	27	23	30	24	28	34	28	34	36	30	34	45	37	41	43	27	42
I_{1min}	30	51	27	43	45	34	31	—	40	34	37	31	34	42	45	37	48	37	44	39	37	42
I_{1max}	33	54	32	35	45	42	39	—	52	38	42	37	44	47	45	44	52	42	51	53	42	53
I_{2min}	34	57	33	50	53	38	34	—	—	37	42	38	40	44	—	—	54	41	52	48	48	48
I_{2max}	41	64	46	39	57	48	46	—	—	43	52	48	49	57	—	—	63	44	58	56	57	61
I_{3min}	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{3max}	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	43	61	33	42	58	51	37	42	40	42	42	41	40	44	48	54	54	59	56	61	48	59
P_{max}	46	67	46	52	64	62	49	44	52	46	52	53	49	57	50	62	63	63	63	68	57	73
Del	0	1	0	1	2	0	1	2	1	1	2	1	2	2	1	0	2	1	2	0	0	0
R	0	2	1	1	2	1	1	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
A	3	4	3	3	4	3	3	2	3	3	4	3	4	4	3	3	4	4	4	4	3	4
Strat	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
G	-2,21	-2,31	-1,22	-1,21	-1,9	-1,16	-1,16	-0,39	-1,1	-0,96	-1,61	-0,84	-1,51	-1,46	-0,71	-0,64	-1,36	-1,31	-1,16	-1,15	-0,35	-1,07

¹ Расшифровка значений переменной Loc (локалитет) приведена в приложении Б

Приложение А. Продолжение

N	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	44,7	45,2	45,3	45,3	45,4	46	46,4	47,4	47,5	47,8	49	49,5	49,9	50,1	50,2	50,4	50,7	50,8	51,7	52,7	54,7	55
Year	2009	2011	2008	2014	2014	2014	2008	2014	2009	2014	2014	2014	2014	2004	2014	2014	2004	2009	2013	2014	2013	2012
Loc	8	3	5	1	1	1	5	15	8	1	1	1	3	14	18	1	21	8	5	18	16	3
Fert																						
Rez	1	0	0	2	1	1	1	0	2	0	2	0	0	0	0	1	2	0	1	2	0	0
E_{min}	23	37	34	24	23	28	33	41	33	31	24	24	25	38	30	29	36	43	38	34	23	43
E_{max}	40	40	41	28	27	41	43	45	35	32	37	38	28	38	39	35	37	49	47	41	32	47
l_{1min}	46	43	64	26	26	42	51	46	41	43	30	44	33	52	38	39	45	69	44	43	28	51
l_{1max}	51	52	75	31	28	54	63	52	55	46	44	58	43	61	49	43	47	79	52	56	39	53
l_{2min}	62	52	—	31	30	45	—	54	57	46	34	48	43	61	47	42	68	—	47	51	38	57
l_{2max}	65	65	—	32	33	64	—	63	76	54	57	67	55	68	60	52	80	—	64	64	49	68
l_{3min}	—	—	—	36	37	48	—	—	—	49	43	54	—	—	56	46	—	—	54	57	44	61
l_{3max}	—	—	—	38	38	68	—	—	—	59	62	71	—	—	71	57	—	—	68	74	57	76
l_{4min}	—	—	—	37	39	—	—	—	—	—	47	—	—	—	60	47	—	—	—	61	—	—
l_{4max}	—	—	—	45	48	—	—	—	—	—	66	—	—	—	76	60	—	—	—	77	—	—
l_{5min}	—	—	—	39	41	—	—	—	—	—	50	—	—	—	63	—	—	—	—	68	—	—
l_{5max}	—	—	—	49	51	—	—	—	—	—	68	—	—	—	79	—	—	—	—	80	—	—
l_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
l_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
l_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
l_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	62	52	65	42	44	51	64	54	57	51	53	57	45	61	66	49	68	69	57	72	47	61
P_{max}	65	65	78	52	52	72	76	63	76	64	73	74	59	68	83	63	80	79	74	83	62	76
Del	1	2	2	0	0	1	1	2	0	2	0	2	1	2	2	1	0	3	1	0	1	2
R	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	2
A	4	4	3	7	6	5	3	4	4	5	7	5	3	4	7	6	4	4	5	7	4	5
Strat	L	L	L	L	L	L	B	L	L	L	L	L	B	L	L	L	L	L	L	L	B	L
G	-0,84	-0,8	-0,06	-2,97	-2,23	-1,45	0,03	-0,61	-0,6	-1,3	-2,64	-1,15	0,34	-0,37	-2,54	-1,79	-0,32	-0,31	-0,96	-2,32	0,03	-0,67

Приложение А. Продолжение

N	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	55	56,6	56,8	57,6	58,1	58,3	58,4	58,5	58,5	58,6	59,9	60	60	60,2	60,4	61,8	61,8	61,8	62,2	63	63,1	64
Year	2012	2013	2013	2012	2014	2012	2015	2009	2014	2014	2014	2012	2013	2009	2004	2014	2014	2014	2012	2012	2012	2012
Loc	3	5	5	16	15	1	1	8	18	1	15	3	5	29	21	15	15	15	3	3	16	3
Fert					410		317			321	382					660	779	786				
Rez	0	2	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
E_{min}	44	33	41	37	56	24	32	37	33	39	58	51	45	48	47	53	53	39	42	56	40	49
E_{max}	50	39	45	50	56	31	36	42	37	53	56	65	53	50	54	65	66	37	54	68	48	62
I_{1min}	56	45	46	47	71	31	35	45	40	47	71	59	51	62	70	57	59	59	57	61	46	61
I_{1max}	66	46	53	67	87	35	42	50	49	63	87	71	66	67	86	71	71	64	68	76	56	76
I_{2min}	60	53	52	54	103	33	41	68	44	57	101	66	63	81	—	66	64	—	63	66	49	69
I_{2max}	73	58	63	76	110	46	51	87	62	74	113	83	83	97	—	83	83	—	77	82	61	86
I_{3min}	—	58	57	—	—	44	54	—	52	61	—	69	68	—	—	69	68	—	66	71	56	—
I_{3max}	—	69	72	—	—	59	63	—	68	78	—	89	85	—	—	89	89	—	82	88	68	—
I_{4min}	—	62	60	—	—	46	56	—	64	63	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	82	76	—	—	61	76	—	70	83	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	68	—	—	—	—	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	95	—	—	—	—	79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	60	73	63	54	104	48	63	68	59	66	103	69	70	81	70	70	69	60	66	71	56	69
P_{max}	73	101	82	76	113	67	81	87	74	87	113	89	90	97	86	90	90	67	82	88	68	86
Del	3	0	1	2	3	0	2	0	2	2	3	3	1	1	1	3	3	2	3	3	2	3
R	3	2	2	2	3	1	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	2	3
A	5	7	6	4	5	5	7	4	6	6	5	6	6	5	4	6	6	3	6	6	5	5
Strat	L	L	L	B	L	L	L	B	L	L	L	L	L	L	B	L	L	B	L	L	B	B
G	-0,67	-1,98	-1,24	0,28	-0,4	-0,38	-1,82	0,36	-1,09	-1,08	-0,24	-0,96	-0,96	-0,21	0,53	-0,8	-0,8	1,38	-0,77	-0,7	0,04	0,12

Приложение А. Продолжение

N	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	65	65	65,3	65,6	65,9	66,1	67,6	68,4	68,6	68,9	69,4	69,6	69,7	70,4	71,6	72,2	72,3	74	74	75,2	76	76,8
Year	2004	2014	2004	2007	2014	2009	2012	2015	2014	2007	2012	2014	2014	2013	2015	2014	2013	2013	2015	2015	2013	2013
Loc	21	15	21	6	18	1	3	5	18	6	3	15	15	5	5	1	5	5	1	5	5	1
Fert		1450			79			1088	118			1407	1711		500	911			440	1134		
Rez	0	0	0	2	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1	0
E_{min}	37	48	66	38	31	61	54	35	33	43	47	46	37	52	31	36	38	54	47	31	46	27
E_{max}	37	54	67	52	36	69	68	47	51	51	61	55	38	60	44	41	46	58	54	44	60	35
I_{1min}	60	69	78	44	46	72	64	58	56	46	60	71	54	61	44	42	46	60	54	43	65	32
I_{1max}	67	86	86	54	61	83	85	77	65	56	74	87	66	82	55	49	57	64	67	54	72	38
I_{2min}	—	—	90	51	56	—	68	65	63	54	66	—	—	72	57	51	58	71	62	55	75	38
I_{2max}	—	—	101	62	73	—	93	89	77	63	86	—	—	93	76	60	71	88	79	76	97	50
I_{3min}	—	—	97	54	58	—	74	—	72	62	69	—	—	81	65	59	61	77	64	—	80	44
I_{3max}	—	—	126	68	84	—	102	—	91	80	97	—	—	98	84	71	74	97	88	—	105	58
I_{4min}	—	—	—	56	67	—	—	—	77	75	—	—	—	—	65	65	—	80	66	—	83	—
I_{4max}	—	—	—	76	88	—	—	—	97	90	—	—	—	—	95	80	—	99	95	—	112	—
I_{5min}	—	—	—	58	69	—	—	—	79	78	—	—	—	—	—	72	—	83	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	80	93	—	—	—	101	93	—	—	—	—	—	85	—	101	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	60	—	—	—	—	81	80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	82	—	—	—	—	104	97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	70	—	—	—	—	—	83	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	90	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	60	70	99	72	73	106	74	70	85	88	69	72	61	83	70	76	64	85	69	61	87	48
P_{max}	67	86	131	92	97	128	102	93	109	105	97	88	68	100	99	88	78	105	98	80	116	62
Del	2	3	3	0	1	3	3	2	1	0	3	3	2	2	2	1	2	1	3	2	2	2
R	2	3	3	2	2	3	3	2	2	2	3	3	2	3	2	2	2	3	3	2	3	2
A	3	4	6	9	7	4	6	4	8	9	6	4	3	6	6	7	5	8	7	4	7	5
Strat	B	B	L	L	L	B	L	B	L	L	L	B	B	L	B	L	B	L	L	B	L	B
G	1,66	0,93	-0,5	-2,65	-1,17	1,03	-0,29	1,23	-1,66	-2,36	-0,14	1,33	2,07	-0,05	0,05	-0,62	0,84	-1,19	-0,46	1,82	-0,29	1,23

Приложение А. Продолжение

N	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	76,8	77,1	77,4	77,8	79,3	80,0	80,1	80,5	80,9	81,5	81,9	82,2	83,4	83,9	84,3	84,9	84,9	85,6	86,6	86,8	87,2	88
Year	2014	2015	2013	2014	2014	2015	2015	2015	2013	2013	2004	2004	2015	2012	2015	2011	2015	2015	2014	2012	2012	2009
Loc	18	5	5	18	18	5	5	5	5	5	22	21	5	16	5	7	5	5	18	16	16	1
Fert	561	648		296	596	1100		1240					2432		2416		4352	2484	446			
Rez	1	0	1	0	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E_{min}	44	31	50	45	32	30	32	32	50	48	47	52	30	48	32	32	28	37	49	46	44	67
E_{max}	47	44	61	49	35	36	32	37	58	56	53	57	37	61	38	49	31	41	51	62	53	68
I_{1min}	66	44	67	68	52	34	38	35	57	52	66	63	34	57	39	46	32	42	68	74	56	90
I_{1max}	82	55	87	82	61	45	41	46	66	66	76	88	46	79	45	64	37	45	85	97	75	105
I_{2min}	67	57	71	71	62	51	46	51	76	58	78	68	50	68	51	63	39	50	69	83	64	114
I_{2max}	90	76	105	91	72	57	52	55	109	78	90	91	59	88	60	85	46	58	90	118	83	142
I_{3min}	69	65	74	73	66	53	54	56	79	66	87	74	55	77	64	75	52	59	72	—	67	—
I_{3max}	96	84	107	97	82	60	62	60	112	91	102	95	64	101	74	107	78	66	98	—	91	—
I_{4min}	72	65	—	75	70	59	56	59	82	74	—	86	60	81	70	78	57	68	75	—	74	—
I_{4max}	98	95	—	99	86	72	74	68	120	97	—	102	74	112	80	112	81	72	99	—	104	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	82	—	89	64	—	—	—	—	—	—	—	80	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	103	—	105	83	—	—	—	—	—	—	—	108	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	75	70	77	78	73	62	59	62	91	87	87	90	66	84	75	78	60	72	79	83	82	134
P_{max}	102	98	114	104	91	75	75	74	130	121	102	106	88	116	82	115	83	76	103	118	112	154
Del	2	2	2	3	0	2	2	2	2	1	3	3	2	3	2	2	2	2	3	3	3	3
R	3	2	3	3	2	2	2	2	3	3	3	3	2	3	2	2	2	2	3	3	3	3
A	7	6	6	7	6	6	6	6	7	8	6	8	7	7	6	6	6	6	7	5	8	5
Strat	L	B	B	L	B	B	B	B	B	L	B	L	B	B	B	B	B	B	B	B	L	B
G	-0,22	0,53	0,56	-0,13	0,73	0,79	0,8	0,83	0,14	-0,53	0,95	-0,47	0,36	0,4	1,16	1,21	1,21	1,28	0,64	2,11	-0,04	2,21

Приложение А. Продолжение

N	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	88,1	88,5	88,7	89,8	89,9	90	90	90	90,4	90,9	91,1	92,5	92,8	93,5	93,8	93,9	94,9	95,1	95,7	97	97,6	100,6
Year	2012	2012	2012	2013	2015	2012	2012	2012	2014	2013	2012	2013	2013	2013	2011	2013	2013	2012	2013	2013	2011	2015
Loc	16	16	16	5	5	16	16	3	18	5	16	5	5	5	7	5	5	16	5	5	7	5
Fert					2565				239													4880
Rez	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	2	2	0	1	0	0	0
E_{min}	47	49	46	57	33	48	47	35	58	46	50	50	50	40	52	48	37	52	51	48	50	21
E_{max}	56	62	62	58	41	64	61	44	71	58	64	62	61	58	58	64	46	60	57	60	55	32
I_{1min}	52	69	60	63	41	63	57	57	66	74	63	77	57	71	68	63	47	66	61	61	76	37
I_{1max}	63	89	74	72	47	83	70	70	80	90	80	100	70	80	72	72	55	86	76	81	80	43
I_{2min}	72	79	66	71	50	72	63	63	71	84	72	87	75	78	75	70	54	77	71	72	80	53
I_{2max}	78	104	87	89	64	102	81	80	96	109	98	114	94	89	80	85	65	94	88	95	87	63
I_{3min}	77	—	73	77	66	91	—	70	77	89	81	91	86	81	78	78	58	—	77	78	86	61
I_{3max}	87	—	97	109	77	111	—	87	100	122	102	129	113	97	93	100	73	—	94	98	107	70
I_{4min}	81	—	—	81	72	—	—	73	81	91	—	93	88	87	98	88	79	—	78	82	—	64
I_{4max}	111	—	—	114	84	—	—	98	110	129	—	135	116	102	100	121	112	—	101	105	—	79
I_{5min}	—	—	—	84	—	—	—	—	85	—	—	—	90	88	—	91	81	—	80	84	—	67
I_{5max}	—	—	—	121	—	—	—	—	120	—	—	—	121	107	—	125	116	—	107	112	—	84
I_{6min}	—	—	—	87	—	—	—	—	87	—	—	—	91	—	—	94	84	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	133	—	—	—	—	125	—	—	—	128	—	—	130	119	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	93	—	—	96	88	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	130	—	—	133	122	—	—	—	—	—
P_{min}	88	79	73	90	75	91	63	76	89	95	81	97	96	91	102	100	90	77	82	89	86	70
P_{max}	116	104	97	136	88	111	81	106	127	133	102	138	136	112	105	135	130	94	109	116	107	88
Del	3	3	3	1	2	3	3	2	3	3	3	1	1	1	3	1	0	3	2	3	3	1
R	3	3	3	3	2	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	1
A	7	5	6	9	6	6	5	6	9	7	6	7	10	8	7	10	9	5	8	8	6	6
Strat	B	B	B	L	B	B	B	B	L	B	B	B	L	B	B	L	L	B	B	B	B	B
G	0,77	2,25	1,55	-0,53	1,65	1,66	2,39	1,66	-0,48	1,01	1,76	1,15	-1	0,51	1,27	-0,9	-0,09	2,83	0,71	0,82	2,32	2,58

Приложение А. Продолжение

N	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	41,2	41,8	47,3	47,5	49,8	50,6	51,2	51,4	51,4	51,5	51,5	51,6	51,7	52,2	54,8	55,2	55,4	55,7	56,1	56,4	56,8	56,9
Year	2004	2014	2006	2014	2007	2007	2006	2006	2006	2004	2009	2009	2007	2009	2007	2009	2009	2007	2007	2007	2007	2007
Loc	11	1	3	1	3	1	5	1	3	4	8	8	3	5	3	8	1	1	10	1	2	17
Fert																						
Rez	0	0	0	0	0	2	3	0	0	2	0	2	0	0	3	0	2	0	0	0	0	1
E_{min}	47	26	43	21	45	36	48	55	55	37	33	33	42	25	55	48	36	31	43	51	62	22
E_{max}	50	34	45	24	51	42	57	65	65	43	34	40	49	35	67	57	41	32	45	56	70	23
I_{1min}	56	31	46	28	52	55	92	67	67	42	42	52	57	43	68	63	67	48	54	61	68	33
I_{1max}	62	41	52	36	61	67	105	72	72	57	44	74	58	65	85	75	81	50	60	70	78	39
I_{2min}	—	41	57	34	67	62	94	79	79	—	73	57	68	88	89	77	77	53	56	76	77	38
I_{2max}	—	52	58	44	71	82	107	98	98	—	81	78	80	107	98	91	84	61	60	91	83	47
I_{3min}	—	—	69	—	74	68	—	—	—	—	—	—	—	—	97	—	—	55	61	—	81	48
I_{3max}	—	—	82	—	87	85	—	—	—	—	—	—	—	—	116	—	—	68	63	—	95	60
I_{4min}	—	—	74	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57	65	—	—	52
I_{4max}	—	—	84	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	72	67	—	—	63
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	67	—	—	56
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	70	—	—	70
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	56	44	76	37	74	68	94	88	79	42	73	57	68	95	97	77	77	61	69	76	85	57
P_{max}	62	56	88	47	87	85	107	102	98	57	81	78	80	111	116	91	84	78	72	91	98	76
Del	3	2	2	0	3	0	0	3	3	0	2	0	2	2	0	3	0	2	2	3	3	0
R	3	2	2	0	3	2	3	3	3	2	2	2	2	2	3	3	2	2	2	3	3	1
A	4	4	6	2	6	5	5	5	5	3	4	4	4	4	6	5	4	6	7	5	6	6
Strat	L	L	L	B	L	L	L	L	L	B	L	L	L	L	L	L	B	L	L	L	L	L
G	-1,15	-1,09	-2,07	0,86	-1,85	-1,05	-1	-0,98	-0,98	0,48	-0,25	-0,24	-0,23	-0,19	-1,41	-0,65	0,09	-1,33	-2,02	-0,55	-1,24	-1,23

Приложение А. Продолжение

N	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	41,2	41,8	47,3	47,5	49,8	50,6	51,2	51,4	51,4	51,5	51,5	51,6	51,7	52,2	54,8	55,2	55,4	55,7	56,1	56,4	56,8	56,9
Year	2009	2014	2009	2004	2007	2009	2004	2009	2007	2006	2009	2004	2004	2004	2007	2007	2007	2007	2011	2004	2007	2011
Loc	13	1	8	5	3	8	20	12	1	5	5	1	3	5	1	3	3	1	3	5	3	3
Fert																						
Rez	0	0	2	2	0	2	2	2	0	2	2	0	0	2	0	2	2	0	0	1	0	0
E_{min}	45	31	35	40	42	33	28	37	35	45	40	46	36	50	48	24	33	32	37	40	43	48
E_{max}	54	42	45	42	43	34	33	50	38	54	47	55	47	57	53	33	34	34	43	46	47	57
I_{1min}	75	37	63	54	50	54	61	47	43	60	45	50	46	61	64	35	38	45	48	53	56	57
I_{1max}	94	46	70	59	53	65	80	53	52	69	51	75	57	68	68	37	40	52	59	69	57	77
I_{2min}	—	43	—	67	60	—	—	62	50	64	77	57	57	71	74	48	59	68	58	61	86	68
I_{2max}	—	54	—	71	66	—	—	85	63	80	92	83	71	85	76	57	63	86	73	80	87	87
I_{3min}	—	45	—	—	66	—	—	68	54	69	—	—	62	76	81	66	71	82	—	67	—	—
I_{3max}	—	62	—	—	70	—	—	95	67	86	—	—	82	100	83	68	77	89	—	89	—	—
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	58	—	—	—	—	—	—	72	82	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	71	—	—	—	—	—	—	87	88	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	75	48	63	67	66	54	61	68	61	69	82	57	62	87	81	72	85	82	58	84	86	68
P_{max}	94	67	70	71	70	65	80	95	75	86	95	83	82	107	83	87	91	89	73	93	87	87
Del	3	2	0	0	2	0	0	0	2	1	0	3	2	1	3	0	0	2	2	1	2	3
R	3	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	3	2	3	3	2	2	2	2	2	2	3
A	4	5	3	4	5	3	3	5	6	6	4	5	5	6	6	6	6	5	4	5	4	5
Strat	B	L	B	B	L	B	B	L	L	L	B	L	L	L	L	L	L	L	B	L	B	L
G	0,25	-0,48	1,02	0,3	-0,42	1,05	1,06	-0,35	-1,07	-1,05	0,4	-0,3	-0,28	-0,97	-0,96	-0,95	-0,95	-0,18	0,56	-0,16	0,56	-0,14

Приложение А. Продолжение

N	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	61,2	61,4	61,6	61,9	62	62,2	62,2	62,6	63,1	63,3	63,4	63,5	63,5	63,7	63,7	63,8	64	64,2	64,5	64,7	64,8	65
Year	2007	2007	2013	2007	2009	2009	2011	2009	2013	2009	2013	2007	2013	2007	2009	2007	2007	2009	2011	2009	2011	2011
Loc	1	3	5	1	8	13	3	8	5	5	5	1	5	15	29	1	15	8	7	13	3	7
Fert																						
Rez	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
E_{min}	31	34	43	29	36	40	33	40	52	35	42	32	41	37	37	36	33	47	43	57	40	40
E_{max}	43	41	54	29	36	58	39	50	61	37	51	36	52	45	45	36	38	53	45	61	45	44
I_{1min}	53	74	47	35	38	89	45	51	57	44	47	50	46	82	55	40	41	53	64	71	50	64
I_{1max}	66	89	57	37	50	107	53	65	67	52	60	62	59	83	71	43	48	64	71	85	61	67
I_{2min}	55	—	54	45	77	—	51	68	58	76	58	62	58	88	84	48	55	67	70	82	62	75
I_{2max}	70	—	67	49	101	—	60	98	74	96	81	74	80	89	95	53	71	78	80	92	71	75
I_{3min}	57	—	62	61	87	—	56	—	63	89	63	68	62	—	90	62	67	82	—	89	65	—
I_{3max}	72	—	77	73	121	—	68	—	82	106	88	85	87	—	102	68	87	97	—	101	80	—
I_{4min}	—	—	66	—	92	—	—	—	66	—	66	—	65	—	—	70	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	82	—	123	—	—	—	86	—	92	—	90	—	—	71	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	68	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	82	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	87	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	57	74	71	61	92	89	56	68	70	95	70	68	67	88	90	85	67	82	70	89	65	75
P_{max}	72	89	94	73	123	107	68	98	90	113	96	85	94	89	102	90	87	97	80	101	80	75
Del	2	3	1	2	2	3	2	0	1	2	1	2	0	1	2	2	2	3	3	3	2	2
R	2	3	3	2	2	3	2	2	3	2	2	2	2	3	2	2	2	3	3	3	2	2
A	5	4	8	5	6	4	5	4	7	5	6	5	6	5	5	7	5	6	5	6	5	4
Strat	L	B	L	L	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	B	L	B	L	B	L	B	B
G	-0,13	0,62	-2,27	-0,07	-0,78	0,69	-0,04	0,72	-1,41	0,06	-0,66	0,07	-0,65	0,09	0,09	-1,35	0,12	-0,59	0,16	-0,55	0,19	0,93

Приложение А. Продолжение

N	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	65,1	65,2	65,3	65,6	65,9	66	66,1	66,3	66,4	66,9	67	67,3	67,4	67,8	67,8	67,9	68,1	68,7	68,8	68,9	69	69,2
Year	2013	2011	2009	2007	2007	2014	2004	2007	2009	2013	2011	2013	2013	2007	2013	2013	2007	2013	2007	2013	2007	2013
Loc	5	3	8	16	2	15	4	30	13	5	3	5	5	16	5	5	3	5	6	5	6	5
Fert																						
Rez	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	1	0	2	2	0	0	2
E_{min}	46	32	62	50	85	45	39	50	56	37	36	50	51	45	44	50	42	47	45	50	55	45
E_{max}	55	40	75	59	98	51	45	51	63	51	44	63	54	55	55	58	46	60	55	62	66	68
I_{1min}	52	38	71	53	156	58	86	68	64	46	49	57	56	58	48	56	58	55	55	60	80	52
I_{1max}	60	50	83	66	162	71	101	78	74	64	62	68	64	67	59	69	62	67	60	68	97	67
I_{2min}	58	50	78	61	170	65	—	79	76	54	58	67	60	65	64	62	66	62	60	65	86	71
I_{2max}	72	64	91	85	180	85	—	94	88	76	73	88	80	75	84	79	71	81	69	82	107	98
I_{3min}	68	56	—	71	—	66	—	—	80	66	—	73	65	68	68	66	81	71	63	68	—	76
I_{3max}	82	74	—	93	—	87	—	—	97	89	—	96	87	85	93	82	94	92	82	91	—	102
I_{4min}	71	—	—	—	—	70	—	—	—	71	—	—	67	73	—	—	—	74	—	—	—	78
I_{4max}	94	—	—	—	—	91	—	—	—	97	—	—	90	94	—	—	—	97	—	—	—	104
I_{5min}	73	—	—	—	—	74	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	97	—	—	—	—	96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	76	56	78	71	170	77	86	79	80	74	58	76	71	77	72	68	81	77	63	73	86	82
P_{max}	99	74	91	93	180	98	101	94	97	103	73	102	94	99	97	93	94	102	82	96	107	107
Del	2	2	3	3	4	3	3	3	3	2	2	1	1	1	2	2	2	1	1	3	3	1
R	3	2	3	3	4	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3
A	8	5	5	6	6	8	4	5	6	6	4	6	7	7	6	6	5	7	6	6	5	7
Strat	L	B	B	L	L	L	B	B	L	L	B	L	L	L	L	L	B	L	L	L	B	L
G	-1,96	0,22	0,23	-0,47	-0,44	-1,89	1,03	0,32	-0,4	-0,36	1,1	-0,32	-1,04	-1	-0,28	-0,27	0,47	-0,92	-0,19	-0,18	0,55	-0,88

Приложение А. Продолжение

N	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR									
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal									
L	69,3	69,4	69,4	69,5	69,5	70	70	70	70,1	70,1	70,1	70,6	70,7	71	71,2	71,2	71,3	71,4	71,7	71,8	71,9	72,1
Year	2013	2013	2013	2007	2013	2007	2007	2011	2007	2007	2013	2009	2011	2013	2011	2013	2013	2013	2013	2011	2013	2011
Loc	5	5	5	4	5	6	1	3	2	3	5	8	3	5	3	5	5	5	5	7	5	3
Fert																						
Rez	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	2	0	1	0
E_{min}	50	45	40	86	41	55	41	38	40	59	49	44	48	41	39	53	44	42	44	38	39	38
E_{max}	63	53	51	94	51	57	47	44	45	76	64	54	56	47	48	64	50	51	54	42	46	45
I_{1min}	57	50	47	98	56	65	50	46	56	74	55	67	69	47	55	58	48	62	52	60	46	45
I_{1max}	81	61	62	99	72	75	51	53	63	98	68	71	81	56	58	70	62	76	67	67	64	53
I_{2min}	65	57	60	124	61	73	60	56	65	77	68	90	71	54	67	67	60	69	57	70	61	57
I_{2max}	100	71	84	131	84	82	61	68	70	105	81	95	86	64	69	86	84	93	78	75	63	68
I_{3min}	77	67	64	141	66	76	74	60	78	80	74	110	—	58	69	71	63	—	64	—	66	59
I_{3max}	108	88	89	151	90	89	78	71	85	107	96	97	—	72	73	96	89	—	90	—	68	74
I_{4min}	82	—	67	160	—	—	83	63	75	82	76	—	—	64	—	76	66	—	68	—	70	—
I_{4max}	114	—	94	171	—	—	86	74	95	109	101	—	—	81	—	103	94	—	96	—	94	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	85	—	—	85	—	—	—	66	—	—	—	—	—	—	74	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	94	—	—	111	—	—	—	91	—	—	—	—	—	—	102	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	98	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	88	72	70	164	68	76	88	67	78	87	80	110	71	72	69	78	69	73	72	70	76	59
P_{max}	120	95	97	175	94	89	99	79	99	115	107	97	86	102	73	107	97	103	101	75	112	74
Del	1	1	0	4	1	1	2	2	2	3	3	3	3	0	2	2	1	1	1	2	1	2
R	3	3	2	4	3	3	2	2	2	3	3	3	3	2	2	3	2	3	3	2	2	2
A	7	6	6	8	6	6	7	6	6	8	7	6	5	8	5	7	6	5	7	4	7	5
Strat	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	B	L	B	L	B	B	L	B	L	B
G	-0,87	-0,14	-0,14	-1,58	-0,13	-0,09	-0,81	-0,09	-0,08	-1,53	-0,8	-0,03	0,7	-1,45	0,75	-0,71	0,03	0,76	-0,66	1,52	-0,64	0,82

Приложение А. Продолжение

N	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	72,3	72,5	72,7	72,7	72,9	72,9	73	73	73	73	73,1	73,1	73,4	73,5	73,6	73,8	74	74	74,2	74,3	74,9	75
Year	2013	2013	2013	2013	2009	2013	2011	2011	2013	2011	2013	2013	2004	2011	2007	2004	2007	2013	2007	2013	2004	
Loc	5	5	5	5	8	5	3	3	5	5	3	5	5	19	3	3	3	1	5	3	5	14
Fert																						
Rez	2	2	2	1	3	2	0	0	2	0	0	3	2	0	0	0	0	3	1	0	1	0
E_{min}	37	46	44	43	52	38	36	36	44	53	36	49	56	47	45	50	33	55	43	56	45	37
E_{max}	62	58	48	54	63	42	43	40	49	60	43	61	64	50	53	50	34	61	51	73	60	47
I_{1min}	44	57	50	68	86	43	41	48	51	59	42	56	68	98	51	63	37	80	50	65	57	66
I_{1max}	80	68	59	86	105	47	45	62	56	70	50	69	84	111	57	64	45	102	61	85	69	94
I_{2min}	68	69	57	70	91	51	58	63	57	67	61	67	75	—	61	67	52	85	62	78	71	78
I_{2max}	96	82	67	90	112	65	72	76	74	84	78	88	96	—	76	70	65	112	84	92	84	107
I_{3min}	75	73	66	73	—	61	62	—	63	70	—	78	81	—	67	83	60	—	69	86	73	98
I_{3max}	105	96	83	96	—	74	77	—	83	89	—	99	101	—	85	97	77	—	93	110	98	116
I_{4min}	—	76	—	75	—	—	—	—	67	73	—	—	91	—	69	89	73	—	74	—	76	—
I_{4max}	—	101	—	100	—	—	—	—	93	98	—	—	104	—	88	99	82	—	103	—	104	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	79	78	71	77	91	64	62	63	70	76	61	82	92	98	74	91	78	85	77	86	79	98
P_{max}	108	107	87	103	112	83	77	76	98	102	78	105	106	111	92	112	88	112	108	110	110	116
Del	1	1	0	2	0	0	2	2	0	3	2	0	1	3	3	3	2	0	1	3	2	3
R	3	3	2	3	3	2	2	2	2	3	2	3	3	3	3	3	2	3	2	3	3	3
A	6	7	5	7	5	5	5	4	6	7	4	6	7	4	7	7	6	5	6	6	7	6
Strat	B	L	B	L	B	B	B	B	B	L	B	B	L	B	L	L	B	B	B	B	L	B
G	0,12	-0,59	0,88	-0,58	0,89	0,89	0,9	1,63	0,18	-0,55	1,64	0,19	-0,51	1,67	-0,5	-0,48	0,26	0,99	0,28	0,29	-0,38	0,35

Приложение А. Продолжение

N	287	288	289	290	291	292	293	294	295	296	297	298	299	300	301	302	303	304	305	306	307	308
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	75,2	75,3	75,5	75,5	75,7	75,7	75,9	75,9	76,5	76,6	76,6	76,9	77,1	77,2	77,2	77,2	77,2	77,2	77,3	77,4	77,4	77,5
Year	2007	2013	2007	2013	2011	2012	2007	2013	2013	2007	2009	2013	2011	2007	2011	2011	2013	2013	2011	2011	2011	2011
Loc	16	5	1	5	3	1	3	5	5	30	13	5	3	1	3	3	5	5	3	3	3	3
Fert																						
Rez	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
E_{min}	47	44	34	47	41	38	37	43	48	68	46	55	38	91	34	42	50	52	43	33	36	42
E_{max}	55	54	39	54	51	53	45	48	56	78	49	62	47	100	47	48	53	60	48	45	42	59
I_{1min}	77	51	42	55	48	47	41	50	53	74	60	60	47	106	42	49	57	61	67	36	44	66
I_{1max}	103	62	50	68	57	64	52	55	62	91	65	68	51	125	53	56	71	70	78	47	51	85
I_{2min}	78	63	50	68	62	64	64	58	62	86	76	63	49	146	63	64	67	68	69	61	52	70
I_{2max}	104	85	61	81	73	91	78	66	74	104	90	79	55	160	78	78	78	81	86	80	64	92
I_{3min}	79	72	55	72	71	70	71	74	67	98	87	71	62	153	66	68	69	74	—	66	64	—
I_{3max}	105	96	65	90	88	101	112	83	87	115	102	88	83	172	83	85	84	98	—	90	80	—
I_{4min}	—	—	—	75	75	—	88	78	70	—	95	74	75	162	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	98	95	—	115	98	93	—	121	94	87	177	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	77	—	95	—	72	—	104	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	100	—	118	—	96	—	127	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	79	76	55	80	79	70	97	81	75	101	106	77	79	167	66	68	72	79	69	66	64	70
P_{max}	105	102	65	104	114	101	123	106	100	120	132	97	92	181	83	85	87	108	86	90	80	92
Del	3	3	2	3	2	2	0	0	3	3	3	1	2	4	2	2	2	2	3	2	2	3
R	3	3	2	3	2	2	2	3	3	3	3	3	2	4	2	2	3	3	3	2	2	3
A	6	6	5	7	7	5	7	7	8	6	8	7	6	8	5	5	6	6	5	5	5	5
Strat	B	B	B	L	L	B	L	L	L	B	L	L	B	L	B	B	B	B	B	B	B	B
G	0,37	0,38	1,12	-0,33	-0,31	1,14	-0,3	-0,3	-0,97	0,49	-0,96	-0,21	0,53	-0,91	1,27	1,27	0,54	0,54	1,28	1,29	1,29	1,29

Приложение А. Продолжение

N	309	310	311	312	313	314	315	316	317	318	319	320	321	322	323	324	325	326	327	328	329	330
Genot	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR	LR						
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal						
L	77,7	78,1	78,2	78,2	78,4	78,6	78,7	79	79,2	79,3	79,7	79,7	80	80,1	80,1	80,1	80,2	80,5	80,9	82,6	83,1	83,3
Year	2004	2011	2011	2013	2011	2004	2009	2013	2011	2011	2004	2011	2013	2011	2011	2011	2011	2011	2006	2007	2011	2011
Loc	3	3	3	16	3	3	30	5	3	3	14	3	5	3	3	3	3	3	4	6	3	3
Fert																						
Rez	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E_{min}	59	36	43	38	34	53	55	45	36	46	37	41	48	38	36	36	41	37	52	50	36	44
E_{max}	65	47	53	41	40	63	64	63	42	57	44	53	60	43	56	47	51	47	65	60	42	51
I_{1min}	76	62	63	47	37	67	67	53	56	65	68	60	70	48	61	41	49	46	60	60	40	64
I_{1max}	91	76	82	51	44	87	71	75	67	83	98	76	87	54	87	55	61	60	81	75	46	84
I_{2min}	90	64	73	54	42	95	82	70	71	68	—	70	74	67	68	51	73	68	73	70	45	72
I_{2max}	111	82	94	57	51	112	96	96	90	91	—	86	96	80	94	73	90	88	91	102	57	90
I_{3min}	95	—	—	58	58	100	96	74	74	—	—	—	77	—	—	58	76	72	100	80	63	76
I_{3max}	116	—	—	64	68	128	128	102	96	—	—	—	99	—	—	80	95	94	116	114	81	95
I_{4min}	—	—	—	61	60	—	104	76	—	—	—	—	—	—	—	63	—	—	103	—	72	—
I_{4max}	—	—	—	78	70	—	138	106	—	—	—	—	—	—	—	87	—	—	125	—	94	—
I_{5min}	—	—	—	63	—	—	—	80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	107	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	81	—	—	—	114	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	137	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	115	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	143	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	95	64	73	65	62	100	108	83	74	68	68	70	81	67	68	66	76	72	119	80	74	76
P_{max}	116	82	94	83	76	128	148	126	96	91	98	86	106	80	94	91	95	94	146	114	99	95
Del	3	2	3	1	2	3	3	1	2	3	3	3	3	2	3	2	2	2	3	3	2	3
R	3	2	3	2	2	3	3	3	2	3	3	3	3	2	3	2	2	2	3	3	2	3
A	6	4	5	7	6	6	7	8	5	5	4	5	6	4	5	6	5	5	9	6	6	6
Strat	B	B	B	L	B	B	L	L	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	L	B	B	B
G	0,59	2,07	1,36	-0,1	0,65	0,67	-0,05	-0,75	1,44	1,45	2,21	1,49	0,79	2,25	1,52	0,8	1,53	1,56	-1,31	1,01	1,06	1,08

Приложение А. Продолжение

N	331	332	333	334	335	336	337	338	339	340	341	342	343	344	345	346	347	348	349	350	351	352
Genot	LR	LR	LR																			
Sex	mal	fem	fem	fem																		
L	83,3	83,6	83,8	84,3	84,3	85,6	85,6	86,4	86,6	87,1	87,1	87,3	87,8	88,6	88,8	89,1	93	93,7	97,6	31,3	31,7	36,2
Year	2011	2011	2011	2011	2011	2011	2011	2011	2004	2011	2011	2011	2011	2011	2011	2009	2011	2013	2008	2008	2014	
Loc	3	3	3	3	3	3	7	3	1	3	3	3	3	3	3	1	3	5	23	5	1	
Fert																						
Rez	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E_{min}	39	33	45	44	41	45	45	40	87	43	39	38	42	46	40	40	53	34	55	17	36	25
E_{max}	48	45	53	51	46	53	54	48	95	49	45	49	47	48	50	44	85	40	58	24	37	28
I_{1min}	64	47	50	48	47	62	53	65	107	71	45	61	47	46	46	46	72	38	74	28	46	31
I_{1max}	71	67	61	58	48	81	59	79	118	82	51	77	51	49	53	52	100	48	88	33	54	36
I_{2min}	69	56	67	70	52	71	64	70	167	76	61	64	68	53	64	70	93	49	78	35	48	36
I_{2max}	81	75	82	84	58	88	68	90	180	87	71	80	84	56	76	84	121	63	98	40	57	44
I_{3min}	74	63	68	—	64	—	78	—	—	—	74	—	73	63	71	73	100	56	82	—	—	—
I_{3max}	88	81	91	—	77	—	86	—	—	—	89	—	86	68	87	91	130	70	104	—	—	—
I_{4min}	—	68	—	—	69	—	84	—	—	—	77	—	75	68	—	—	—	—	89	—	—	—
I_{4max}	—	87	—	—	86	—	99	—	—	—	97	—	93	78	—	—	—	—	116	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	75	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	90	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	78	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	96	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	74	71	68	70	74	71	88	70	167	76	80	64	78	81	71	73	100	56	91	35	48	39
P_{max}	88	92	91	84	93	88	110	90	180	87	108	80	97	99	87	91	130	70	121	40	57	47
Del	3	2	3	2	2	3	3	3	4	3	2	3	2	2	2	3	2	3	0	2	1	
R	3	2	3	2	2	3	3	3	4	3	2	3	2	2	2	3	2	3	0	2	1	
A	6	6	6	4	6	5	7	5	6	5	6	5	6	8	5	5	6	5	7	2	4	3
Strat	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	L	L	L
G	1,08	1,1	1,12	2,61	1,16	2	0,55	2,07	1,36	2,13	1,41	2,15	1,47	0,09	2,28	2,31	1,92	2,71	1,6	-0,56	-1,97	-0,86

Приложение А. Продолжение

N	353	354	355	356	357	358	359	360	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372	373	374
Genot	LRR	LRR	LRR	LLR	LRR	LLR	LRR	LLR	LLR	LRR	LRR	LRR	LRR	L?R	LRR	LRR	LRR	LRR	LRR	LRR	L?R	LRR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	juv	juv	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	50,7	51,4	59,8	70,4	70,7	79,8	82	89,3	90,1	23,8	28,8	35,7	46,2	61,3	64,8	65,4	65,6	66,9	67,5	67,5	70,9	70,9
Year	2004	2004	2004	2009	2004	2007	2007	2011	2011	2008	2008	2014	2014	2012	2007	2006	2007	2007	2007	2009	2012	2007
Loc	21	7	1	16	3	16	1	7	7	23	23	1	1	1	2	2	1	3	15	1	1	2
Fert																						
Rez	2	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
E_{min}	37	31	27	46	42	70	45	43	36	26	16	25	31	31	40	57	37	45	20	32	40	40
E_{max}	47	33	32	48	47	80	52	52	49	28	18	27	37	35	43	63	37	45	27	37	58	46
I_{1min}	43	36	34	62	68	75	56	71	63	34	26	27	41	45	47	66	48	61	34	42	63	58
I_{1max}	57	40	42	76	72	92	68	90	95	37	34	31	52	56	47	78	51	71	35	45	80	65
I_{2min}	65	44	54	76	72	79	70	77	78	—	28	40	46	50	57	73	60	75	53	47	67	62
I_{2max}	78	68	59	92	79	100	85	100	106	—	36	41	58	67	66	86	66	85	64	51	95	78
I_{3min}	—	—	64	87	84	90	75	80	80	—	—	46	—	57	67	91	65	—	59	67	72	74
I_{3max}	—	—	68	102	92	109	91	104	109	—	—	53	—	72	72	94	72	—	71	81	101	98
I_{4min}	—	—	76	—	—	—	79	—	—	—	—	—	—	59	—	—	67	—	63	71	76	83
I_{4max}	—	—	81	—	—	—	96	—	—	—	—	—	—	76	—	—	74	—	77	86	108	103
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	78	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	112	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	65	44	79	87	84	95	82	80	80	34	28	49	49	63	67	91	72	75	63	74	81	95
P_{max}	78	68	85	102	92	112	99	104	109	37	36	55	61	80	72	94	79	85	77	89	114	108
Del	0	2	0	3	1	3	3	3	3	1	0	1	2	1	2	3	2	3	0	2	2	2
R	2	2	2	3	3	3	3	3	3	1	0	1	2	2	2	3	2	3	1	2	3	2
A	4	4	6	6	6	6	7	6	6	2	2	4	4	6	5	6	6	5	5	6	8	6
Strat	L	L	L	L	L	B	B	B	B	L	L	L	L	L	B	L	L	B	B	L	L	L
G	-0,32	-0,26	-0,97	-0,05	-0,02	0,77	0,24	1,6	1,67	-1,21	-0,78	-1,63	-0,71	-0,84	0,19	-0,49	-0,47	0,37	0,42	-0,3	-1,46	-0,01

Приложение А. Продолжение

N	375	376	377	378	379	380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390	391	392	393	394	395	396
Genot	LLR	L?R	L?R	L?R	LRR	LRR	LRR	L?R	L?R	LL	LL	LL										
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	fem	fem	fem										
L	71,1	71,3	72	72,4	73,7	73,9	75,5	78,4	84,5	28,8	29	29,2	30,1	30,2	30,8	30,9	31	31,5	32,9	38	39,5	51,3
Year	2009	2012	2012	2012	2007	2004	2009	2012	2012	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009	2009
Loc	6	1	1	1	5	21	1	1	1	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	29
Fert																						
Rez	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
E_{min}	51	42	44	42	35	35	58	34	48	28	33	25	32	35	33	28	30	27	27	32	37	18
E_{max}	58	46	57	56	37	56	60	41	63	32	34	28	33	37	33	33	30	27	30	32	37	32
I_{1min}	61	62	62	59	44	61	70	43	64	32	35	33	34	37	36	34	33	34	35	42	48	31
I_{1max}	77	82	81	77	57	76	77	50	91	36	36	35	36	43	36	38	36	37	40	45	48	39
I_{2min}	71	65	68	64	52	76	83	45	73	34	—	36	36	41	37	37	38	38	—	46	—	47
I_{2max}	82	86	92	83	75	91	103	56	108	42	—	40	40	45	42	43	42	43	—	51	—	61
I_{3min}	80	—	—	71	58	83	103	58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{3max}	91	—	—	94	82	104	114	72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4min}	87	—	—	—	70	—	112	62	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	97	—	—	—	98	—	118	80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	89	—	—	—	—	—	—	68	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	102	—	—	—	—	—	—	84	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	93	65	68	71	74	83	115	69	73	36	40	38	40	43	41	41	42	40	40	47	52	70
P_{max}	107	86	92	94	104	104	127	86	108	45	47	43	44	47	45	46	45	44	47	56	61	77
Del	3	3	3	3	0	3	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0
R	3	3	3	3	2	3	3	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
A	8	5	5	6	6	6	7	7	5	4	3	4	4	4	4	4	4	4	3	4	3	4
Strat	L	B	B	B	B	B	L	L	B	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	B	B
G	-1,44	0,75	0,82	0,12	0,24	0,26	-0,33	-0,08	1,91	-1,43	-0,84	-1,38	-1,28	-1,26	-1,19	-1,18	-1,17	-1,11	-0,37	-0,34	0,41	1,24

Приложение А. Продолжение

N	397	398	399	400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412	413	414	415	416	417	418
Genot	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL	LL								
Sex	fem	juv	juv	juv	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal						
L	53,8	54	54,9	57,4	57,5	60,2	63,4	27,5	27,7	27,9	39,7	42,1	43,9	46,1	47,6	48,1	48,5	48,8	49,5	49,6	51	51,6
Year	2009	2009	2007	2007	2009	2007	2009	2009	2009	2009	2007	2009	2007	2009	2009	2007	2009	2007	2009	2009	2009	2009
Loc	29	29	28	28	29	27	29	29	27	28	1	29	1	29	29	29	1	29	1	29	29	29
Fert																						
Rez	2	2	0	1	3	2	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	0	2	0	2	0	2
E_{min}	30	33	41	23	43	27	35	16	27	30	32	17	38	30	28	31	38	33	33	30	22	25
E_{max}	36	35	46	24	50	28	36	20	31	33	38	24	47	32	32	34	40	34	35	34	24	25
I_{1min}	34	43	47	41	56	38	42	23	33	40	44	36	44	35	43	53	56	48	44	36	30	33
I_{1max}	39	48	56	41	67	42	47	32	38	44	50	45	52	38	52	60	63	55	50	41	34	35
I_{2min}	60	57	66	51	70	47	61	—	37	42	53	—	61	41	60	—	67	55	60	57	50	56
I_{2max}	70	71	78	52	98	50	70	—	43	47	62	—	72	50	64	—	81	63	70	61	56	64
I_{3min}	—	—	73	67	—	65	70	—	—	—	—	—	—	52	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{3max}	—	—	86	68	—	65	77	—	—	—	—	—	—	63	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4min}	—	—	—	—	—	67	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	72	82	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	77	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	71	70	78	67	86	85	77	27	40	44	56	70	65	63	71	68	73	72	65	72	66	71
P_{max}	85	82	94	68	98	90	85	37	46	49	65	73	78	75	77	78	87	76	77	79	70	78
Del	0	0	3	1	0	0	2	0	2	2	2	1	3	1	0	0	3	0	2	0	1	0
R	2	2	3	2	3	2	2	0	2	2	2	2	3	2	2	2	3	2	2	2	1	2
A	4	4	6	5	5	7	6	1	4	4	4	3	5	5	4	3	5	4	4	4	3	4
Strat	B	B	B	B	B	B	B	B	L	L	L	B	L	B	B	B	B	B	B	B	B	B
G	1,53	1,55	0,51	1,38	1,39	0,56	1,51	0,14	-1,56	-1,54	-0,14	0,72	-0,21	0,04	0,8	1,44	0,33	0,94	1,02	1,03	1,78	1,27

Приложение А. Продолжение

N	419	420	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440
Genot	LL	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	mal	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	52,8	24,5	24,6	26,3	26,7	26,8	27,4	27,7	29,1	30,4	30,5	30,6	31	31,2	31,3	31,9	32	32,2	32,4	32,6	32,6	32,6
Year	2009	2011	2014	2014	2014	2014	2014	2014	2014	2014	2011	2011	2014	2011	2011	2014	2014	2008	2011	2011	2011	2011
Loc	29	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1	3	3	1	1	5	3	3	3
Fert																						
Rez	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
E_{min}	26	28	21	23	22	17	19	23	27	24	26	33	28	21	24	33	25	20	27	26	30	29
E_{max}	27	32	23	23	26	19	19	25	28	24	30	39	30	24	31	35	33	20	30	32	32	33
I_{1min}	55	36	28	35	26	23	31	34	40	26	34	36	31	25	32	42	33	23	37	30	35	37
I_{1max}	57	45	32	43	32	30	31	38	50	27	39	47	36	30	38	43	44	27	46	35	38	45
I_{2min}	64	39	32	40	29	28	39	—	—	32	—	38	35	34	36	—	40	30	—	35	39	41
I_{2max}	67	48	38	46	40	38	42	—	—	37	—	50	42	40	44	—	49	35	—	47	49	48
I_{3min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36	—	—	38	43	—	—	43	36	—	—	—	—
I_{3max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43	—	—	46	45	—	—	54	40	—	—	—	—
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	71	39	36	44	32	31	42	40	44	39	47	38	38	46	36	42	45	39	49	35	39	41
P_{max}	83	48	41	49	42	40	48	44	56	47	53	50	46	48	44	43	57	46	60	47	49	48
Del	0	2	0	1	0	0	0	1	2	0	2	2	1	0	1	2	2	0	0	1	2	2
R	2	2	0	1	0	0	0	1	2	0	2	2	1	0	1	2	2	0	2	1	2	2
A	4	4	2	3	2	2	2	2	3	3	3	4	4	3	3	3	5	3	3	3	4	4
Strat	B	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
G	1,41	-2,6	-1,14	-1,72	-0,96	-0,95	-0,9	-0,87	-1,48	-1,36	-1,35	-2,07	-2,04	-1,29	-1,28	-1,23	-2,67	-1,21	-1,19	-1,17	-1,9	-1,9

Приложение А. Продолжение

N	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR						
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem						
L	32,6	33,5	33,9	34,2	34,4	34,4	34,5	34,6	34,7	34,9	34,9	35,8	35,8	35,9	35,9	36,2	36,3	36,6	37,3	37,6	37,8	37,9
Year	2014	2007	2009	2011	2007	2008	2011	2014	2011	2005	2014	2011	2014	2011	2011	2014	2007	2014	2011	2011	2008	2011
Loc	1	5	27	3	2	23	3	1	3	24	1	3	1	3	3	1	3	1	3	3	5	3
Fert																						
Rez	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
E_{min}	18	27	28	31	27	31	44	24	33	29	25	34	16	23	31	24	32	23	25	32	36	37
E_{max}	25	40	37	39	37	34	57	29	39	32	26	36	18	31	37	31	32	32	32	37	42	41
I_{1min}	29	43	42	36	37	34	50	31	42	36	26	37	20	32	37	26	40	31	31	38	41	46
I_{1max}	36	46	43	46	46	38	63	41	43	40	31	42	23	41	46	35	51	42	38	42	52	51
I_{2min}	35	48	48	43	42	36	63	40	—	44	30	43	22	38	43	31	53	37	36	46	—	49
I_{2max}	45	56	52	52	54	40	70	54	—	55	33	53	37	49	53	47	67	53	46	52	—	58
I_{3min}	—	—	—	—	46	—	—	—	—	48	34	—	28	—	—	—	—	—	40	48	—	—
I_{3max}	—	—	—	—	61	—	—	—	—	58	40	—	39	—	—	—	—	—	51	59	—	—
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	38	53	48	43	46	36	63	43	42	48	38	43	32	38	43	44	53	41	40	48	57	49
P_{max}	48	60	52	52	61	40	70	58	43	58	45	53	42	49	53	57	67	56	51	59	65	58
Del	0	0	2	2	2	2	3	1	2	2	1	2	0	1	2	1	2	1	1	2	0	2
R	0	2	2	2	2	2	3	1	2	2	1	2	0	1	2	1	2	1	1	2	2	2
A	2	4	4	4	5	4	5	3	3	5	4	4	3	3	4	3	4	3	4	5	3	4
Strat	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
G	-0,44	-1,82	-1,78	-1,76	-2,46	-1,74	-2,46	-1	-0,99	-2,42	-1,7	-1,62	-0,89	-0,88	-1,61	-0,86	-1,57	-0,82	-1,49	-2,19	-0,72	-1,43

Приложение А. Продолжение

N	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480	481	482	483	463
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	38	38,1	38,3	38,4	38,4	38,6	39,2	39,3	39,5	39,6	39,9	40,7	40,8	41	42	42,4	42,5	42,5	43,4	44,7	45,1	38
Year	2011	2011	2011	2011	2014	2011	2011	2009	2011	2009	2011	2011	2011	2011	2011	2014	2008	2011	2008	2011	2011	2011
Loc	3	3	3	3	1	3	3	27	3	3	16	3	3	3	3	1	5	3	5	3	3	3
Fert																						
Rez	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0
E_{min}	37	38	34	35	29	38	27	34	33	38	36	34	34	34	35	24	46	36	47	34	33	37
E_{max}	42	42	44	47	31	40	33	34	37	42	42	37	44	43	35	32	50	40	51	40	44	42
I_{1min}	46	46	42	47	35	45	40	48	37	48	41	41	42	46	46	32	46	38	52	40	45	46
I_{1max}	53	53	52	65	37	48	46	49	45	54	51	50	51	62	47	42	53	46	54	47	56	53
I_{2min}	—	—	—	—	39	48	—	58	42	—	47	44	46	—	56	45	52	47	58	47	49	—
I_{2max}	—	—	—	—	44	53	—	69	52	—	61	55	60	—	57	53	60	60	65	61	62	—
I_{3min}	—	—	—	—	49	—	—	—	44	—	52	—	—	—	—	50	—	51	63	53	—	—
I_{3max}	—	—	—	—	50	—	—	—	57	—	67	—	—	—	—	62	—	63	70	68	—	—
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	46	46	42	47	51	48	40	58	44	48	52	44	46	46	56	54	64	51	65	53	49	46
P_{max}	53	53	52	65	55	53	46	69	57	54	67	55	60	62	57	66	71	63	73	68	62	53
Del	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2
R	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2
A	3	3	3	3	5	4	3	4	5	3	5	4	4	3	4	5	4	5	6	5	4	3
Strat	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
G	-0,7	-0,69	-0,67	-0,66	-2,12	-1,37	-0,59	-1,31	-2,02	-0,56	-1,99	-1,19	-1,18	-0,44	-1,08	-1,77	-1,03	-1,76	-2,41	-1,57	-0,81	-0,7

Приложение А. Продолжение

N	484	485	486	487	488	489	490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502	503	504	505
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	46,2	46,4	47,3	47,4	48,5	48,6	50,2	51,4	52,2	52,2	52,4	53,1	54,2	54,6	54,9	54,9	55,7	56	56,2	56,6	56,8	58,1
Year	2004	2004	2009	2004	2011	2009	2011	2011	2004	2004	2013	2009	2015	2004	2007	2015	2004	2014	2009	2015	2004	2015
Loc	1	20	29	20	3	27	3	3	1	4	5	27	1	1	3	1	7	1	23	1	1	1
Fert																				267		438
Rez	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0
E_{min}	49	27	24	27	42	35	40	36	30	32	47	37	31	27	44	30	30	39	37	32	95	32
E_{max}	51	27	33	32	45	36	43	39	32	33	57	42	53	30	48	39	36	52	45	42	98	35
I_{1min}	56	33	30	36	51	62	46	46	36	47	52	44	39	51	66	34	68	44	47	38	123	37
I_{1max}	57	37	54	50	53	66	52	51	36	48	64	50	59	63	67	42	71	59	65	48	130	43
I_{2min}	63	65	39	58	61	67	56	56	73	77	58	54	46	67	75	45	—	48	80	51	131	50
I_{2max}	67	85	57	70	66	77	62	65	84	78	76	65	74	76	89	47	—	67	90	60	141	64
I_{3min}	—	—	57	—	—	—	60	60	—	—	61	64	55	—	—	51	—	59	—	57	142	62
I_{3max}	—	—	66	—	—	—	68	71	—	—	78	77	78	—	—	58	—	77	—	70	154	79
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	54	—	64	—	64	—	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	72	—	82	—	79	—	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	63	65	57	58	61	67	60	60	73	77	64	64	59	67	75	57	68	67	80	69	145	66
P_{max}	67	85	66	70	66	77	68	71	84	78	82	77	84	76	89	78	71	92	90	84	158	85
Del	3	1	0	2	2	0	2	2	2	2	0	2	2	2	3	2	1	2	0	2	4	2
R	3	1	2	2	2	2	2	2	2	2	4	2	2	2	3	2	2	2	2	2	4	2
A	5	3	5	4	4	4	5	5	4	4	7	5	5	4	5	6	3	6	4	6	7	5
Strat	L	B	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	B	L	L	B	L	B	L	L	L
G	-1,44	0,03	-1,34	-0,61	-0,51	-0,5	-1,09	-0,98	-0,19	-0,19	-2,35	-0,83	-0,74	0,02	-0,68	-1,4	0,84	-1,31	0,16	-1,25	-1,96	-0,4

Приложение А. Продолжение

N	506	507	508	509	510	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522	523	524	525	526	527
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	59,1	59,2	59,5	59,6	60,7	61,9	62	62,8	63,4	63,4	64,2	64,4	65	66,9	67,2	68,5	68,9	70,2	70,7	71,1	71,5	72,2
Year	2015	2013	2004	2013	2015	2014	2015	2012	2013	2015	2009	2015	2013	2007	2009	2015	2015	2004	2004	2015	2004	2014
Loc	1	5	4	5	15	1	1	1	27	1	1	1	16	30	27	20	1	19	21	1	12	1
Fert	703				375		632			125 0		950				132 2	134 3			900		208 0
Rez	0	1	0	2	0	2	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
E_{min}	34	44	42	48	47	38	36	21	31	47	47	48	32	43	47	42	35	42	47	30	55	41
E_{max}	44	52	51	55	49	45	51	23	43	53	56	57	37	47	52	47	50	50	50	43	56	45
I_{1min}	38	47	57	56	56	45	45	34	44	51	60	57	45	78	66	60	45	57	51	43	73	49
I_{1max}	51	63	57	70	58	55	58	38	58	59	73	64	51	108	77	62	59	70	60	56	87	58
I_{2min}	52	51	75	65	62	53	54	35	48	58	72	62	58	88	72	70	61	68	67	56	103	56
I_{2max}	59	72	81	83	69	68	78	48	62	72	83	72	59	113	87	72	73	85	67	77	113	68
I_{3min}	59	56	—	68	67	57	58	38	50	66	77	74	62	—	84	—	68	71	80	63	—	69
I_{3max}	73	78	—	88	79	73	88	53	70	79	96	84	72	—	102	—	90	90	97	86	—	83
I_{4min}	66	—	—	—	70	60	64	40	52	—	—	79	—	—	90	—	—	—	—	69	—	73
I_{4max}	82	—	—	—	85	77	91	57	74	—	—	92	—	—	108	—	—	—	—	93	—	92
I_{5min}	—	—	—	—	—	62	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	75
I_{5max}	—	—	—	—	—	79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	93
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	76
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	95
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	78
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	99
P_{min}	73	60	75	73	74	65	68	43	54	71	77	82	66	88	94	73	72	71	80	73	103	81
P_{max}	91	83	81	93	90	81	96	59	77	90	96	111	71	113	111	75	94	90	97	98	113	105
Del	2	2	2	1	3	0	2	1	1	3	3	3	2	1	3	2	2	3	3	2	3	1
R	2	3	2	3	3	2	2	1	2	3	3	3	2	3	3	2	2	3	3	2	3	2
A	6	6	4	6	7	7	6	5	6	6	6	7	5	5	7	4	5	6	6	6	5	9
Strat	L	L	B	L	L	L	L	B	L	L	L	L	B	B	L	B	B	L	L	B	B	L
G	-1,04	-1,03	0,45	-0,99	-1,62	-1,52	-0,78	0,01	-0,66	-0,66	-0,59	-1,3	0,2	0,37	-1,05	1,24	0,54	-0,07	-0,02	0,01	0,77	-2,07

Приложение А. Продолжение

N	528	529	530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540	541	542	543	544	545	546	547	548	549
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem
L	72,9	74,3	74,4	74,7	75,5	75,9	76,3	76,5	77,6	78,5	79	79,2	79,2	80,1	80,5	80,6	81,5	82,2	82,8	84,2	85,2	85,9
Year	2004	2004	2015	2015	2015	2015	2015	2015	2009	2015	2004	2009	2009	2013	2015	2015	2015	2015	2013	2015	2012	2015
Loc	5	21	15	5	1	1	1	15	27	15	1	5	27	1	20	15	15	1	5	15	1	5
Fert			1075	3216	2866	2071	1383	1225		1325					3225	1725	1825	1959		4300		3522
Rez	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
E_{min}	45	44	43	29	35	44	35	46	37	45	34	50	57	21	50	45	55	59	60	42	60	33
E_{max}	48	64	52	40	40	45	36	57	47	53	36	60	60	25	57	55	65	63	74	65	82	41
I_{1min}	62	66	52	34	40	51	51	56	60	52	50	92	64	32	70	53	63	64	67	50	67	41
I_{1max}	72	81	66	47	45	57	57	66	60	67	57	113	67	39	76	63	76	67	81	69	95	47
I_{2min}	90	80	58	57	61	61	56	64	68	59	56	98	78	57	85	61	72	68	71	62	83	50
I_{2max}	115	97	77	74	72	73	69	83	70	78	68	117	90	57	97	74	89	76	94	79	114	64
I_{3min}	—	90	67	62	65	68	66	74	84	68	67	—	91	68	108	65	81	72	76	71	91	66
I_{3max}	—	111	88	82	81	81	83	102	92	88	83	—	101	69	120	87	108	79	101	92	138	77
I_{4min}	—	—	72	66	72	74	81	79	103	75	80	—	95	75	111	71	84	75	80	75	—	72
I_{4max}	—	—	98	88	84	89	100	111	110	96	104	—	106	88	128	95	113	87	113	99	—	84
I_{5min}	—	—	74	—	80	78	—	—	108	74	100	—	—	—	—	—	—	75	86	80	—	—
I_{5max}	—	—	104	—	91	93	—	—	121	100	129	—	—	—	—	—	—	92	120	109	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	131	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	90	90	78	70	86	81	83	89	110	760	112	102	98	80	115	76	90	78	92	83	96	75
P_{max}	115	111	108	92	96	97	106	115	130	105	132	126	111	99	131	104	120	95	124	112	142	90
Del	1	3	2	2	2	2	2	3	0	3	2	3	3	1	3	3	3	3	1	3	3	2
R	3	3	2	2	2	2	2	3	2	3	2	3	3	1	3	3	3	3	3	3	3	2
A	5	6	7	6	7	7	6	7	7	8	8	5	7	5	7	7	7	8	8	8	6	6
Strat	B	B	L	B	L	L	B	L	L	L	L	B	L	B	B	B	B	L	L	L	B	B
G	0,89	0,29	-0,43	0,32	-0,33	-0,3	0,46	-0,24	-0,15	-0,79	-0,75	1,44	-0,01	1,52	0,11	0,11	0,19	-0,47	-0,42	-0,3	1,24	1,3

Приложение А. Продолжение

N	550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570	571
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	fem	juv	juv	juv
L	86,1	86,5	86,7	86,8	87,1	87,8	88,3	89,5	90,1	90,3	93,1	93,4	95,9	97,9	99	102	104	105	121	12,6	19,3	19,5
Year	2004	2004	2013	2004	2015	2015	2015	2013	2014	2009	2013	2013	2012	2013	2013	2012	2011	2011	2011	2008	2008	2008
Loc	1	2	5	20	5	5	1	30	30	12	5	5	16	5	5	1	3	3	3	23	23	23
Fert					3240	2528	4864		895													
Rez	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0
E_{min}	44	35	58	61	38	35	30	42	51	51	58	48	56	46	43	71	59	38	53	13	23	50
E_{max}	47	46	61	74	60	40	35	46	65	60	72	59	63	60	49	91	60	47	55	16	26	47
I_{1min}	96	84	64	80	55	42	35	49	70	70	66	57	67	53	47	83	79	46	72	—	27	56
I_{1max}	113	100	67	91	81	48	40	58	79	75	82	75	78	67	54	111	93	56	80	—	30	62
I_{2min}	99	107	66	95	62	54	41	53	89	87	71	81	76	63	56	87	88	74	80	—	30	—
I_{2max}	116	129	74	109	86	62	49	67	97	97	98	103	90	86	68	124	107	93	94	—	34	—
I_{3min}	103	—	69	100	67	62	52	58	106	106	77	87	83	71	64	—	93	82	91	—	—	—
I_{3max}	122	—	80	114	92	77	61	74	139	137	102	115	107	101	83	—	111	98	134	—	—	—
I_{4min}	106	—	73	108	—	68	57	61	111	111	81	90	88	78	69	—	97	91	98	—	—	—
I_{4max}	124	—	87	127	—	88	77	82	142	143	112	121	112	114	97	—	117	106	143	—	—	—
I_{5min}	—	—	79	—	—	—	62	64	—	—	85	93	100	84	71	—	—	98	112	—	—	—
I_{5max}	—	—	94	—	—	—	82	87	—	—	124	128	123	132	104	—	—	121	152	—	—	—
I_{6min}	—	—	83	—	—	—	—	—	—	—	87	—	102	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	97	—	—	—	—	—	—	—	130	—	131	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	90	—	103	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	136	—	138	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	106	107	87	111	72	73	64	61	112	111	92	96	107	90	76	87	99	102	114	21	30	61
P_{max}	124	129	103	130	96	92	85	91	143	148	141	141	143	136	107	124	120	133	156	25	34	68
Del	2	1	1	3	3	2	2	2	3	3	2	2	3	1	0	4	3	2	3	0	0	3
R	3	3	3	3	3	2	2	2	3	3	3	3	3	3	2	4	3	2	3	0	0	3
A	7	5	9	7	6	6	7	7	7	7	10	8	10	8	7	6	7	7	8	0	2	4
Strat	B	B	L	B	B	B	B	B	B	B	L	B	L	B	B	B	B	B	B	L	L	L
G	0,59	2,08	-0,81	0,65	1,41	1,47	0,79	0,89	0,94	0,96	-0,97	0,5	-0,73	0,9	1,72	2,76	2,17	2,29	2,92	-0,74	-1,6	-3,04

Приложение А. Продолжение

N	572	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592	593
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	juv	juv	juv	juv	juv	juv	juv	juv	juv	juv	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	21,3	23,5	24,2	24,8	24,9	27,8	28,2	28,8	28,9	29	28,3	28,5	29,9	30,8	30,8	34,5	35,6	36,9	47,1	50,9	55	57,2
Year	2008	2011	2008	2011	2011	2008	2008	2008	2011	2011	2014	2014	2014	2014	2014	2011	2008	2014	2011	2007	2009	2012
Loc	23	3	23	3	3	5	5	5	3	3	1	1	1	1	1	3	5	1	3	5	27	1
Fert																						
Rez	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0
E_{min}	15	22	32	25	27	25	25	25	28	21	22	21	23	24	25	38	37	22	41	40	33	20
E_{max}	18	22	36	28	30	27	26	28	35	25	27	21	28	28	25	39	39	28	47	45	34	23
I_{1min}	23	26	34	31	29	—	37	—	34	28	26	30	25	37	32	45	46	27	53	49	37	50
I_{1max}	31	26	38	37	36	—	42	—	43	31	32	31	30	43	34	50	57	34	70	60	45	42
I_{2min}	—	28	—	—	31	—	—	—	—	31	31	37	29	43	36	—	—	32	—	63	52	56
I_{2max}	—	28	—	—	38	—	—	—	—	41	42	37	37	48	40	—	—	44	—	72	65	49
I_{3min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36	35	—	32	—	43	—	—	35	—	68	60	66
I_{3max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	44	47	—	42	—	46	—	—	49	—	81	77	59
I_{4min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45	—	—	—	—	—	73	—
I_{4max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	49	—	—	—	—	—	92	—
I_{5min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	23	28	34	31	31	34	45	36	34	36	39	40	34	47	47	45	53	39	53	74	76	70
P_{max}	31	28	38	37	38	41	55	43	43	44	50	41	44	51	51	50	63	52	70	85	98	63
Del	0	0	2	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	2	0	1	2	0	2	2
R	0	0	2	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2
A	1	2	3	2	3	1	3	1	3	3	3	2	4	3	5	3	3	4	3	5	6	5
Strat	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	B	L	L	L
G	-0,7	-1,24	-1,9	-1,13	-1,84	-0,14	-1,55	-0,05	-1,49	-1,48	-1,55	-0,8	-2,13	-1,33	-2,78	-1	-0,91	-1,52	0,09	-1,03	-1,39	-0,48

Приложение А. Продолжение

N	594	595	596	597	598	599	600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612
Genot	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR	RR
Sex	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal	mal
L	57,5	57,6	57,7	57,8	58,1	60,6	61	63,5	63,6	68,9	69,8	74	78,1	79,5	83,7	83,9	86,8	87,6	93,6
Year	2009	2012	2009	2006	2014	2009	2009	2004	2006	2009	2013	2007	2004	2004	2009	2009	2007	2004	2004
Loc	27	1	23	2	1	1	27	7	3	1	5	16	20	21	26	26	30	21	8
Fert																			
Rez	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	1	0	0	0
E_{min}	33	20	54	42	43	48	37	45	28	46	50	47	38	39	59	54	55	50	64
E_{max}	34	23	55	50	50	52	39	48	29	55	56	52	47	40	66	64	62	50	66
I_{1min}	37	50	77	50	49	73	44	53	38	61	55	64	48	53	79	103	67	63	78
I_{1max}	45	42	90	53	61	80	62	54	41	76	64	71	66	67	90	127	77	76	97
I_{2min}	52	56	98	56	52	82	68	64	41	75	59	75	57	80	96	108	82	95	101
I_{2max}	65	49	125	68	74	94	78	64	46	88	74	93	76	104	112	135	107	104	112
I_{3min}	60	66	107	58	54	86	78	70	45	80	65	83	61	86	108	—	91	—	104
I_{3max}	77	59	136	71	80	98	87	74	50	102	86	103	93	112	121	—	128	—	141
I_{4min}	73	—	—	60	59	88	—	74	—	—	68	—	68	—	—	—	—	—	—
I_{4max}	92	—	—	75	86	103	—	86	—	—	97	—	97	—	—	—	—	—	—
I_{5min}	—	—	—	68	—	—	—	77	—	—	—	—	73	—	—	—	—	—	—
I_{5max}	—	—	—	80	—	—	—	94	—	—	—	—	103	—	—	—	—	—	—
I_{6min}	—	—	—	75	—	—	—	—	—	—	—	—	87	—	—	—	—	—	—
I_{6max}	—	—	—	87	—	—	—	—	—	—	—	—	108	—	—	—	—	—	—
I_{7min}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I_{7max}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_{min}	76	70	107	77	61	92	78	79	45	85	74	83	90	86	108	108	91	95	109
P_{max}	98	63	136	89	88	107	87	97	50	108	101	103	110	112	121	135	128	104	147
Del	2	2	3	0	2	3	2	2	2	3	1	3	1	2	0	2	3	3	3
R	2	2	3	2	2	3	2	2	2	3	3	3	2	2	3	3	3	3	3
A	6	5	6	8	6	7	5	7	5	6	7	6	8	5	6	5	6	5	6
Strat	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	B	B	B	B	B	B
G	-1,39	-0,48	-1,18	-2,62	-1,16	-1,87	-0,4	-1,63	-0,14	-0,65	-1,37	-0,18	-1,55	0,99	0,62	1,47	1,11	1,85	1,38

ПРИЛОЖЕНИЕ Б.
МЕСТА СБОРА ВЫБОРОК ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

№ в Приложении А	Условное название	Координаты	Тип водоема
1	Гайдары	49,63 с.ш., 36,33 в.д.	Пойма р. Сев. Донец
2	Задонецкое	49,63 с.ш., 36,35 в.д.	Пойма р. Сев. Донец
3	Иськов пруд	49,62 с.ш., 36,28 в.д.	Пруд в балке
4	Коряков яр	49,62 с.ш., 36,32 в.д.	Пруд в балке
5	Верхний Добрицкий	49,57 с.ш., 36,27 в.д.	Пруд в балке
6	Нижний Добрицкий	49,55 с.ш., 36,30 в.д.	Пруд в балке
7	Сухая Гомольша	49,53 с.ш., 36,33 в.д.	Пруд в балке
8	Боровое	49,57 с.ш., 36,43 в.д.	Лесное озеро
10	Харьков	50,00 с.ш., 36,35 в.д.	Пруд в балке
11	Даниловка	50,08 с.ш., 36,33 в.д.	Пруд в балке
12	Липцы	50,23 с.ш., 36,38 в.д.	Пруд в балке
13	Покотиловка	49,92 с.ш., 36,18 в.д.	Пруд в балке
14	Мерефа	49,78 с.ш., 36,08 в.д.	Лесное озеро
15	Тимченки	49,75 с.ш., 36,17 в.д.	Пруд-копанка
16	Жовтневе	50,13 с.ш., 36,77 в.д.	Пруд в балке
17	Гатище	50,30 с.ш., 36,85 в.д.	Пруд в балке
18	Старый Салтов	50,07 с.ш., 36,80 в.д.	Водохранилище
19	Печенеги	49,88 с.ш., 37,00 в.д.	Русло р. Сев. Донец
20	Эсхар	49,78 с.ш., 36,58 в.д.	Русло р. Сев. Донец
21	Балаклея	49,45 с.ш., 36,82 в.д.	Пойма р. Сев. Донец
22	Ольховатка	49,45 с.ш., 36,88 в.д.	Русло р. Сев. Донец
23	Чепель	49,28 с.ш., 36,92 в.д.	Русло р. Чепель
24	Русский Орчик	49,15 с.ш., 35,02 в.д.	Пойма р. Орель
25	Резуненково	49,80 с.ш., 35,20 в.д.	Пойма р. Коломак
26	Коломак	49,82 с.ш., 35,25 в.д.	Пойма р. Коломак
27	Мерла	50,08 с.ш., 35,20 в.д.	Пойма р. Мерла
28	Чернетчина	50,08 с.ш., 35,22 в.д.	Пойма р. Мерла
29	Краснокутск	50,12 с.ш., 35,27 в.д.	Пруды в дендропарке
30	Шаровка	50,05 с.ш., 35,42 в.д.	Пруды в парке