

**ВИЗНАЧЕННЯ ДЕМОГРАФІЧНИХ ПАРАМЕТРІВ ЗЕЛЕНИХ
ЖАБ (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX, AMPHIBIA,
RANIDAE) ДЛЯ МАТЕМАТИЧНОГО МОДЕЛЮВАННЯ
ЇХ ПОПУЛЯЦІЙНИХ СИСТЕМ**

Усова О.Е. , Кравченко М.О.

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна

На підставі скелетохронологічного вивчення зелених жаб із Харківської області встановлено значення їх демографічних параметрів. Для самок *Pelophylax esculentus* и *P. ridibundus* є характерним настання статевої зрілості у віці 3 років и перший нерест у віці 4 років. До наступного року доживає 60% статево зрілих самок, їх максимальна тривалість життя – 10 років. Самці цих жаб сягають зрілості у віці 4 років, нерестяться у віці 5 років, мають 40% виживаність та живуть до 8 років. Пояснити такі дані можна за допомогою припущення щодо збільшеної смертності молодих самок.

Ключові слова: зелені жаби, *Pelophylax esculentus* complex, геміклональні популяційні системи, моделювання, статево зрілість, вік.

The analysis of problem of studying of physical development of children and modern tendencies of sexual dimorphism of anthropometric signs for children of Krivoy Rog in early child age. Gunchenko E.A., Afonin A.P. – The problems of research of physical development of children are examined. Influence of inherited factors as well as external environment (social, economic and ecological) on physical status of children are discovered. Displays of modern sexual dimorphism of anthropometric signs of children of early child age in Krivoy Rog are analyzed, the attempt of his explanation is given.

Key words: physical development, early child age, sexual dimorphism, genotype, caudal gradient of growth, cranial gradient of growth.

ВСТУП

Для гібридогенного комплексу зелених жаб, *Pelophylax esculentus* complex (ставкова жаба, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), озерна жаба, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) та їстівна жаба, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758), геміклональний гібрид двох попередніх видів) є характерним утворення геміклональних популяційних систем, ГПС [7; 8]. У таких системах спільно розмножуються представники батьківських видів та різних форм їх гібридів, передаються з покоління у покоління клональні та рекомбінантні геноми. Для ГПС зелених жаб є характерними специфічні процеси трансформації їх складу, на який, крім іншого, впливають закономірності гемікло-

нального спадкування. Одним із засобів вивчення таких трансформацій є їх математичне моделювання [2; 3].

Важливим методом вивчення демографічної структури ГПС зелених жаб є застосування методів скелетохронології. За структурою ліній склеювання на зрізах трубчастих кісток жаб можна встановити їх вік та темпи росту [4]. Наше вивчення віку та темпів росту зелених жаб показало, що для них є характерними два різних типи онтогенетичних стратегій [5]. Жаби-акселерати ростуть відносно швидше, раніше сягають статевої зрілості, але мають меншу тривалість життя. Жаби-ретарданти ростуть повільніше, сягають відносно менших розмірів, але в середньому мають значно більшу тривалість життя. Ці дві стратегії реєструються як серед представників *P. ridibundus*, так і серед представників різних форм *P. esculentus*. Для визначення, яка стратегія виявляється оптимальною у тих чи інших демографічних умовах, корисним також стане математичне моделювання.

При побудові математичних моделей необхідно задати початкові значення найважливіших параметрів, що характеризують об'єкт вивчення. Для ГПС зелених жаб такими параметрами є чисельність популяції, її вікова та статевая структура, плодючість та конкурентоспроможність особин різних форм, статей та віку [3]. Детальне вивчення цих параметрів — дуже складна задача. На щастя, для того, щоб почати експерименти з математичними моделями, не треба детально визначати ці параметри. На першому кроці роботи з моделлю можливо обрати демографічні параметри орієнтовно, так, щоб прийняті припущення не суперечили наявним даним. Експерименти з моделлю мають визначити, які з цих параметрів є критично важливими для визначення динаміки систем, що моделюються. Під час вдосконалення моделі слід більш точно визначати саме ці параметри за рахунок додаткових емпіричних досліджень.

Наприклад, при моделюванні описаних вище онтогенетичних стратегій можливо спочатку визначити «типовий», усереднений тип розвитку, а пізніше визначити, як на динаміку популяційних параметрів та успіх у відтворенні окремих груп особин впливає акселерація або ретардація їх онтогенезу.

Демографічні параметри широкоареальних видів можуть значною мірою відрізнятися у різних частинах ареалу. Наші дослідження значною мірою пов'язані з Сіверсько-Донецьким центром різноманіття зелених жаб, який розташований у басейні верхньої течії р. Сіверський Донець. Значення демографічних параметрів, зареєстрованих у цьому центрі, можуть відрізнятися від таких у інших регіонах.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Основою для визначення демографічних параметрів зелених жаб є результати скелетохронологічного вивчення віку та темпів росту 197 особин з Харківської області (табл. 1). Третю фалангу найдовшого пальця задньої кінцівки жаби очищували від м'яких тканин, декальцинували, а потім отримували на заморожувальному мікротомі зрізи середньої частини діафізу товщиною 20–22 мкм. Зрізи фарбували гематоксиліном Ерліха та фотографували тимчасові препарати. Вимірювання та обліки ліній склеювання проводили на цифрових фотографіях із застосуванням ПК. Під час визначення віку враховували темпи резорбції періосту внаслідок розширення ендостальної порожнини.

Таблиця 1

Склад вивченої вибірки представників *Pelophylax esculentus* complex. L — геном *P. lessonae*, R — геном *P. ridibundus*

	Генотипи					Усього
	LL	LLR	LR	LRR	RR	
Нестатевозрілі	1	0	16	4	14	35
Самки	8	1	18	5	27	59
Самці	9	0	73	8	13	103
Усього	18	1	107	17	54	197

Для визначення плодючості самок застосовували дані обліку ікринок у 8 повних кладках *P. ridibundus* і *P. esculentus*. Для обробки отриманих результатів застосовували програми Statistica (у тому числі — для побудови графіків) та Microsoft Excel (у тому числі — для пошуку значень рівню смертності молодих особин за допомогою функції «пошук рішення» [1]).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

За наявними даними можна встановити, що за своїми особливостями досліджені форми жаб поділяються на дві групи. Різні форми *P. esculentus*, а також *P. ridibundus* незначуще відрізняються одна від одної за віковою та розмірною структурою. На відміну від них, представники *P. lessonae* є дрібнішими та, вірогідно, мають меншу тривалість життя.

Як показано в табл. 1, найдетальніше у нашому матеріалі досліджені диплоїдні *P. esculentus*, а також *P. ridibundus*. При побудові моделі простіше за все розглядати зареєстровані для них демографічні параметри як загальні для усіх *P. esculentus* і *P. ridibundus*, а для *P. lessonae* вносити ті корективи, що відбивають наявний рівень досліджень.

Віковий розподіл найкраще вивчених форм жаб показано на рис. 1. Більшість особин збирали на нересті; певна кількість зібрана у інший час або за межами місць нересту. Видно, що найчисленнішим віковим класом самок є чотирирічки, а самців — п'ятирічки. Вірогідно, коли самки досягають віку 4+, вони вже усі беруть участь у нересті. Статевої зрілості вони досягають у попередньому році, адже статеві продукти утворюються восени, а нерест відбувається навесні, після зимівлі. Вірогідно, певні особини стають статевозрілими і раніше (у віці 2+, перший нерест — 3+). Аналогічно, деякі самці сягають статевої зрілості у віці 2+ та 3+, але усі стають зрілими у віці 4+ (перший нерест, на якому присутні усі самці, відбувається у віці 5+).

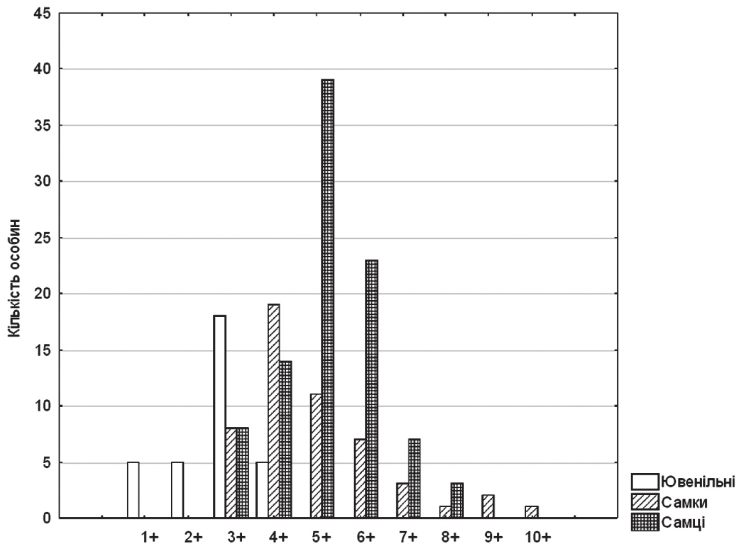


Рис. 1. Розподіл досліджених особин *P. esculentus* і *P. ridibundus* за віком

Скорочення чисельності вікових класів жаб добре відповідає простій математичній моделі [6]: щорічна виживаність статевозрілих самців складає 40%, а самок — 60%. Максимальна тривалість життя самців 8 років, самок — 10 років. Наслідком з викладених міркувань є певною мірою несподіваний висновок. Якщо під час розмноження утворюється однакова кількість самок та самців, кількість їх статевозрілих представників має бути нерівною. Самці стають статевозрілими пізніше, мають коротше життя та мають меншу виживаність. Таким чином, у нерестовому стаді слід чекати значної переваги

кількості самок над кількістю самців. Але польові спостереження спростовують таке припущення. Слід припустити, що менша виживаність зрілих самців у порівнянні зі зрілими самками компенсує меншу виживаність незрілих самок у порівнянні з незрілими самцями.

Даних щодо плодючості самок жаб в Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття вкрай недостатньо; їх розширення має бути завданням для найближчих досліджень. В 2010 р. ми перерахували 8 повних кладок ікри самок *P. ridibundus* і *P. esculentus* різного розміру(рис. 2).

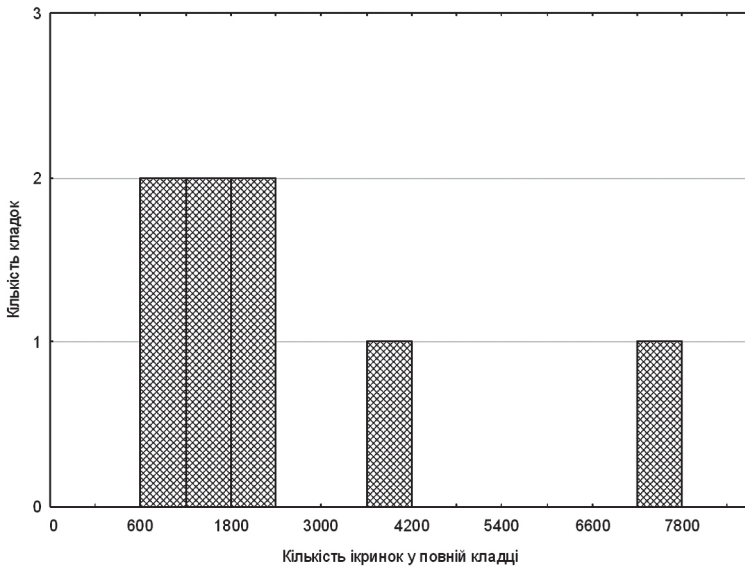


Рис. 2. Кількість ікринок у кладках *P. ridibundus* і *P. esculentus*

Для обґрунтованого рішення щодо зміни плодючості під час онтогенезу жаб даних поки що недостатньо, але на основі наявних даних можна припустити, що у віці 4+ років більшість самок має плодючість близько 1000 ікринок, а з часом деякі з них сягають плодючості аж до 7500 ікринок. Оскільки більшість нерестового стада складають відносно молоді особини, середня плодючість самок у популяції має складати 2000–3000 ікринок.

Щоб поєднати викладені вище дані, ми за допомогою функції «Пошук рішення» програми Microsoft Excel розрахували приклад простої та внутрішньонесуперечної популяційної структури зелених жаб (табл. 2).

Таблиця 2

**Приклад рівноважної популяційної структури зелених жаб.
 У перших 7 рядках задані демографічні параметри, а далі розрахована
 з їх урахуванням чисельність самок та самців**

Вживаність нащадків		s_0	0,02	
Вживаність незрілих самок (з 1-го року)		$s_{juv(f)}$	0,26 (точніше 0,2600055)	
Вживаність статевозрілих самок		s_{fem}	0,6	
Вживаність статевозрілих самців		s_{mal}	0,4	
Кількість ікри у самок першого нересту		f_1	900	
Збільшення кількості ікри наступного нересту		k_f	1110	
Пуголовків		n_0	1 000 000	
Вік	Кількість самок		Кількість самців	
1+	$n(fem)_1 = \frac{n_0 \times s_0}{2}$	10 000	$n(mal)_1 = \frac{n_0 \times s_0}{2}$	10 000
2+	$n(fem)_2 = n(fem)_1 \times s_{juv(f)}$	2 600	$n(mal)_2 = n(mal)_1 \times s_{mak}$	4 000
3+	$n(fem)_3 = n(fem)_2 \times s_{juv(f)}$	676	$n(mal)_3 = n(mal)_2 \times s_{mak}$	1 600
4+	$n(fem)_4 = n(fem)_3 \times s_{juv(f)}$	176	$n(mal)_4 = n(mal)_3 \times s_{mak}$	640
5+	$n(fem)_5 = n(fem)_4 \times s_{fem}$	105	$n(mal)_5 = n(mal)_4 \times s_{mak}$	256
6+	$n(fem)_6 = n(fem)_5 \times s_{fem}$	63	$n(mal)_6 = n(mal)_5 \times s_{mak}$	102
7+	$n(fem)_7 = n(fem)_6 \times s_{fem}$	38	$n(mal)_7 = n(mal)_6 \times s_{mak}$	41
8+	$n(fem)_8 = n(fem)_7 \times s_{fem}$	23	$n(mal)_8 = n(mal)_7 \times s_{mak}$	16
9+	s_0	14		
10+	$n(fem)_{10} = n(fem)_9 \times s_{fem}$	8		
Статевозрілих самок:		427	Статевозрілих самців:	416
Нашадків (пуголовків)		1 000 000		

При побудові табл. 2 прийняті такі припущення:

— перший нерест самок відбувається у віці 4+, самців — у віці 5+;

- виживаність статевозрілих самок дорівнює 0,6, самців — 0,4;
- максимальна тривалість життя самок 10 років, самців — 8;
- відношення статей у пуголовків 1:1;
- відношення кількості статевозрілих самців до кількості статевозрілих самок близько до одиниці;
- виживаність самців (починаючи з віку 1 рік) однакова (і дорівнює емпірично зареєстрованій виживаності статевозрілих самців), а виживаність незрілих самок менша на певну величину;
- мінливість розміру кладки відповідає зареєстрованим (рис. 2) та залежить від віку самки;
- кількість ікринок кожного року збільшується на певну величину.

Зрозуміло, що ці припущення є певними наближеннями, але, на погляд авторів, вони не є протиприродними. Якщо прийняти їх як перше припущення, на їх основі можна розрахувати параметри, що показані у табл. 2. У цій таблиці наведено формули для розрахунку демографічних параметрів та приклади їх можливих значень; наведено округлені до цілих значень дані; кількість пуголовків розраховано на основі кількості самок та кількості ікринок у їхніх кладках на певну величину.

Подальші дослідження мають уточнити ці припущення та розраховані на їх основі демографічні параметри, підтвердити або спростувати їх.

Подяки. Автори висловлюють щире вдячність своїм колегам за допомогу у роботі. У зборі природного матеріалу брали участь О. В. Коршунов, Г. А. Мазепа, Д. А. Шабанов, а також студенти біологічного факультету ХНУ. Вірогідне визначення жаб стало можливим завдяки співробітництву з С. М. Литвинчуком та Ю. М. Розановим з ЦІН РАН (м. Санкт-Петербург). У роботі застосовані вимірювання маси жаб, що зроблені О. В. Коршуновим, А. А. Бондаревою та Т. І. Махній. У вирішенні математичних проблем під час моделювання ГПС жаб неоціненну допомогу надала М. В. Владимиrowa. Ініціатором застосування моделей для вивчення популяцій жаб був Д. А. Шабанов; він взяв участь у постановці задач для моделювання та розробці структури моделей.

Робота виконана за підтримки Фонду фундаментальних, прикладних та пошукових науково-дослідних робіт Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна і спільного гранту ДФФД (Україна) та РФФД (Росія).

Література

1. Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. — 2002. — № 1. — С. 91–94.
2. Кравченко М. А. Математическое моделирование динамики различных кариогенетических форм зеленых лягушек в гемиклональных популяционных системах // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Мат. XI Междунар. научно-практич. экологической конф. — Белгород, 2010. — С. 210.
3. Кравченко М. А., Шабанов Д. А. Моделирование трансформаций гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с помощью рекуррентных разностных уравнений // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2010. (у друці).
4. Смириня Э. М. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. — 1983. — т. 63, № 3. — С. 437–444.
5. Усова Е. Е. Скелетохронологическое изучение продолжительности жизни и динамики роста представителей *Pelophylax esculentus* complex: регистрация отличий между быстрорастущими и долгоживущими лягушками // Биоразнообразие и устойчивое развитие. Тезисы Междунар. научн.-практ. конф. — Симферополь: КНЦ НАНУ и МОН Украины, 2010 — С. 121–124.
6. Усова Е. Е. Определение естественной смертности половозрелых зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с использованием скелетохронологии // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2010. (у друці).
7. Шабанов Д. А., Литвинчук С. Н. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? // Природа. — 2001. — №3. — С. 29 – 36.
8. Plötner J. Die Westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld, 2005. — 161 s.

Определение демографических параметров зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex, Amphibia, Ranidae) для математического моделирования их популяционных систем. Усова Е. Е., Кравченко М. А. — На основании скелетохронологического изучения зеленых лягушек из Харьковской области установлены значения их демографических параметров. Для самок *Pelophylax esculentus* и *P. ridibundus* характерно наступление половозрелости в возрасте 3 года и первый нерест в возрасте 4 года. До следующего года доживает 60% половозрелых самок, их максимальная продолжительность жизни — 10 лет. Самцы этих же лягушек достигают половозрелости в возрасте 4 года, нерестятся в возрасте 5 лет, имеют 40% выживаемость и живут до 8 лет. Объяснить такие данные можно при помощи предположения о повышенной смертности молодых самок.

Ключевые слова: зеленые лягушки, *Pelophylax esculentus* complex, гемиклональные популяционные системы, моделирование, половозрелость, возраст.