

# **Половой диморфизм у бурых лягушек: различия по размерам тела и демографическим характеристикам**

**С. М. Ляпков**

МГУ, Биофак, Москва, Воробьевы Горы

## **Sexual dimorphism in brown frogs: the differences in body size and demographic characteristics**

**S.M. Lyapkov**

Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, Vorobjevy Gory

Многолетнее стационарное исследование симпатрических популяций травяной и остромордой лягушек позволило выявить взаимосвязи демографических характеристик и оценок приспособленности половозрелых особей с размерами тела — признаком, по которому различаются как эти два вида, так и самцы и самки каждого из них. У травяной лягушки длина тела самок в каждом данном возрасте больше, чем у самцов, у остромордой — меньше. У обоих видов выживаемость до первого и каждого следующего размножения в среднем выше у самок, чем у самцов. Более крупные размеры тела повышают плодовитость в данном сезоне у самок и увеличивают вероятность спариться и оставить потомство у самцов, а также повышают качество потомства и чистую скорость размножения у обоих полов.

Причины существования, формирование и степень выраженности размерного полового диморфизма у *Anura* (прежде всего — на межвидовом уровне), в последнее время становятся предметом интенсивных исследований (обзор см. Woolbright, 1983, Sullivan, 1984, Ranta et al., 1994). Считается, что размеры самцов могут контролироваться преимущественно половым отбором, поскольку успешность их размножения определяется, во-первых, успехом их спаривания (при конкуренции с другими самцами) и, во-вторых, — неслучайным выбором самками партнеров (обзор см. Arntzen, 1999). И, напротив, у самок увеличение размеров тела обусловлено в большей степени отбором на увеличение плодовитости, причем его компонента, обусловленная половым отбором, невелика. Эффект такого отбора особенно отчетливо проявляется у видов, характеризующихся существенно более крупными размерами самок (Shine, 1989).

В рамках одного из наиболее популярных подходов к объяснению адаптивности сравнительно крупных размеров самцов, обеспечивающих им преимущество при спаривании, предлагается рассматривать длительность сезона размножения. Предполагается, что чем он короче, тем слабее конкуренция между самцами на нерестилище и тем более сильно размеры самок превышают размеры самцов (Woolbright, 1983, Sullivan, 1984). Считается также, что эта конкуренция усиливается по мере увеличения соотношения численности самцов в нерестовых водоемах (Elmberg, 1991). Для проверки этих предположений обычно получают оценки интенсивности этой конкуренции у нескольких видов (реже — популяций) и затем проводят сравнение между ними.

В ряде случаев преимущество более крупных самцов неочевидно. Тогда успех спаривания в зависимости от размеров самцов (а также и самок) изучают в условиях лабораторных или полевых опытов или с помощью выборок, взятых на естественных нерестилищах (обзор см. Arntzen, 1999). Известно также, что у большинства видов амфибий интенсивный рост не прекращается по достижении половой зрелости, а продолжается еще довольно долго. Поэтому был предложен другой подход, основанный на рассмотрении степени выраженности размерного диморфизма уже после достижения половой зрелости, т.е. по мере дальнейшего роста (Shine, 1990). Кроме того, размеры тела самцов могут довольно жестко детерминировать размеры передних конечностей, обеспечивающих удержание самки в амplexусе, а также размеры задних конечностей, обеспечивающих активность во время размножения. На этом основан еще один подход, в рамках которого анализируется характер зависимости размеров данного признака от общих размеров самцов, участвовавших и не участвовавших в размножении (Lee, 1986).

Для исследования размерного полового диморфизма удобными объектами являются два массовых вида бурых лягушек средней полосы — травяная (*Rana temporaria* L.) и остромордая (*R. arvalis* Nilss.). Часто эти виды обитают не только симпатрично, но и синтопично. Тем не менее, между взрослыми особями двух видов существуют четкие различия. Во-первых, травяная лягушка характеризуется существенно большими размерами, чем остромордая. Во-вторых, у травяной лягушки самцы мельче самок, а у остромордой — как правило, крупнее. Более крупные размеры взрослых самцов остромордой лягушки — довольно редкий случай, как для бурых лягушек, так и для бесхвостых амфибий в целом (Shine, 1979).

Однако различия между этими видами нельзя объяснить исходя из предположения о различной интенсивности конкуренции между самцами, обусловленной неодинаковой длительностью периода размножения, поскольку оба вида характеризуются четко выраженной сезонностью и сравнительно коротким периодом икрометания (так называемые "explosive breeders"). Кроме того, численность самцов на нерестилищах обычно существенно выше, чем у самок, и многие самки приходят в водоемы уже в парах. Последнее обстоятельство подтверждает предположение, что роль самки в оценке "качества" самца незначительна, если вообще существует.

Вместе с тем, вклад размеров самцов каждого из этих видов в их приспособленность остается неизученным. Хотя оба вида эти массовые (по крайней мере, в Европейской части России), работ по выяснению причин успешного спаривания самцов очень мало (Elmberg, 1991). Литературные данные по оценкам степени ассортативности скрещивания травяных лягушек также немногочисленны (Мина, 1974; Elmberg, 1987, 1990; Ryser, 1989). Публикаций по другим видам бурых лягушек также мало (Berven, 1981; Howard, Kluge, 1985). Большинство же работ выполнено на нескольких видах жаб, у которых самки всегда в той или иной степени крупнее самцов. Отметим, что у наиболее изученного в этом отношении европейского вида, серой жабы, спарившиеся самцы далеко не во всех случаях были достоверно крупнее одиночных (Arntzen, 1999).

Такая неоднозначность результатов вынуждает признать, что даже если действие полового отбора на самцов доказано в конкретном случае, это не исключает наличия факторов отбора, действующего одинаково и на самцов, и на самок (Halliday, Verrell, 1986; Shine, 1989). Именно на этом и основан подход, примененный в нашем исследовании. Мы считаем необходимым изучение демографических характеристик половозрелых самцов и самок, получение на этой основе оценок приспособленности,

а затем — выявление взаимосвязи этих характеристик с признаком, по которому проявляется половой диморфизм, т.е. с размерами тела.

Следует также отметить, что у бесхвостых амфибий, характеризующихся многократным размножением и непрерывным ростом в течение всей жизни, для корректного выявления различий между полами в пределах популяции необходимо учитывать возраст особи. Если возраст взрослых особей не определен, различия между полами лучше анализировать в пределах выборок, собранных в одни и те же годы. Однако и в этом случае возможны неконтролируемые изменения, обусловленные неодинаковым возрастным составом у самцов и самок как следствие их различной выживаемости.

В связи с изложенным выше, задачей данной работы было выявление различий между полами по длине тела взрослых особей двух видов бурых лягушек, по их возрастному составу и по выживаемости в пределах генераций. Провести такой анализ стало возможным на основании данных многолетнего (с 1987 по 2001 г.) стационарного изучения репродуктивных и демографических характеристик популяций травяной и остромордой лягушек на Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.). Полученные нами данные предоставили уникальную возможность сравнения самок и самцов: 1) каждого из двух видов в пределах одной популяции, в одни и те же годы и, кроме того — у одних и тех же генераций, т.е. в одинаковых условиях роста до первого и каждого последующего размножения; 2) травяной и остромордой лягушек, что позволило выявить видовые особенности при существовании в сходных условиях.

### Материал и методика

Ежегодные учеты кладок двух видов лягушек были начаты на Звенигородской биостанции МГУ в 1982 г. и продолжаются по настоящее время. Половозрелых остромордых лягушек отлавливали в период икротетания в 1987-1991 и в 1998-2001 гг. в нескольких сравнительно крупных постоянных водоемах, где размножалась большая часть популяции этого вида. Половозрелых травяных лягушек отлавливали в 1993-2001 гг. в тех водоемах, которые также служат нерестилищами большей части популяции этого вида. Далее, у каждой особи определяли возраст по общепринятой скелетохронологической методике (поперечные срезы трубчатых костей, окрашенные гематоксилином Эрлиха) и, кроме того, у каждой самки — репродуктивные характеристики. Принадлежность особи к данной генерации определяли по ее возрасту. Численность самок и самцов каждой из генераций, размножавшихся в данном году, оценивали по их доле в возрастном распределении и по численности всех особей одного пола, принимавших участие в размножении, т.е. по числу всех кладок, учтенных в данном году. Начальную численность каждой из генераций рассчитывали как произведение средней плодовитости на численность кладок, отложенных в год рождения соответствующей генерации.

У остромордой лягушки в 1982-1984 и в 1989-1992 гг. оценивали предметаморфозную выживаемость. Для этого сравнительно крупный водоем, служащий основным нерестилищем, был огорожен заборчиком из полиэтиленовой пленки. В течение всего периода метаморфоза учитывали выходящих из него сеголеток. Мечение собранных заборчиком сеголеток проводили там же в 1989-1992 гг. С помощью отрезания нескольких пальцев в определенных сочетаниях пойманым особям наносили групповые метки, которые маркировали год их рождения, чтобы определять возраст каждой повторно отловленной половозрелой особи по ее метке. Позднее, с 1992 по

1996 г. проводили массовые отловы взрослых остромордых лягушек с целью обнаружения среди них особей, которых метили по завершении метаморфоза групповыми метками в 1989-1992 г. На основании численности повторно отловленных взрослых особей оценивали их выживаемость.

В качестве оценок приспособленности были использованы общепринятые в популяционной экологии групповые характеристики, основанные на таблицах выживания особей данной генерации: выживаемость до каждого данного возраста ( $x$ ) относительно начальной численности генерации, а также выживаемость относительно численности в предыдущем году ( $x-1$ ), которой характеризовали и самцов и самок. Кроме того, для характеристики только самок в этой работе использованы наши данные (частично уже опубликованные — Ляпков и др., 2001а, 2001б) по оценкам чистой скорости размножения ( $R_0$  — общее число потомков, произведенных за все время существования данной генерации в пересчете на одну самку).

Для выявления влияния самок и самцов на размеры их потомства по завершении метаморфоза были поставлены 2 серии контролируемых скрещиваний, в которых 3 фрагмента кладки одной самки оплодотворялись 3 различными самцами. Родителями одной серии потомков были взрослые травяные лягушки различных размеров, собранные в нерестовых водоемах Звенигородской биостанции МГУ, родители для другой серии были собраны в Кировской области, также во время размножения. Оплодотворенную икру содержали в кристаллизаторах с низким уровнем воды. После выклева личинок обеих серий рассаживали в аквариумы (начальная плотность 1 особь /л), дорастивали их до метаморфоза при постоянной температуре в одном и том же помещении и затем измеряли длину тела завершивших метаморфоз особей. Каждый вариант скрещивания (т.е. группа полных сибсов) был представлен 2 повторностями. При обработке материала и самцов, и самок делили в соответствии с их размерами на 2 группы, крупных и мелких.

## Результаты и обсуждение

### 1. Размеры половозрелых особей

Длина тела взрослых травяных лягушек существенно больше, чем остромордых (рис. 1). У травяной лягушки длина тела самок больше, чем у самцов, как в пределах выборок каждого из годов исследования (исключение — 2001 г., см. табл. 1.), так и в пределах каждого данного возраста каждой из генераций. Эта закономерность не наблюдается лишь среди 2-летних самок ранних генераций, которые мельче самцов того же возраста. На длину тела достоверное влияние оказывают различия

**Таблица 1. Сравнение среднегодовых значений длины тела (мм) и возраста самцов и самок травяной лягушки.**

| Год      | Длина тела |       | Возраст |       |
|----------|------------|-------|---------|-------|
|          | самки      | самцы | самки   | самцы |
| 1993     | 76.63      | 74.84 | 4.19    | 4.09  |
| 1994     | 78.73      | 75.76 | 4.43    | 4.01  |
| 1995     | 73.86      | 75.19 | 3.90    | 3.74  |
| 1996     | 75.14      | 71.13 | 4.38    | 3.72  |
| 1997     | 75.03      | 72.55 | 4.38    | 4.09  |
| 1998     | 75.04      | 71.16 | 3.20    | 3.06  |
| 1999     | 79.78      | 75.14 | 3.68    | 2.90  |
| 2000     | 75.28      | 71.76 | 3.38    | 3.07  |
| 2001     | 73.38      | 74.48 | 3.31    | 3.40  |
| все годы | 75.83      | 73.29 | 3.87    | 3.57  |

как между полами ( $p < 0.001$ , 2-факторный дисперсионный анализ), так и между годами ( $p < 0.001$ ).

У остромордой лягушки выявлена иная закономерность (рис. 1 Б). У всех особей, начиная с трехлетних, длина тела самок была меньше, чем у самцов в каждом данном возрасте каждой из генераций. В пределах каждого года исследования наблюдалось такое же различие (табл. 2): самки были мельче самцов (исключение — 2001 г.). Так же, как и у травяной лягушки, на длину тела достоверное влияние оказывают различия и между полами ( $p < 0,0001$ , 2-факторный дисперсионный анализ), и между годами ( $p < 0,0001$ ).

## 2. Рост взрослых особей

Усредненная по всем генерациям возрастная динамика была получена путем сравнения средних значений длины тела самок и самцов в пределах каждого возраста

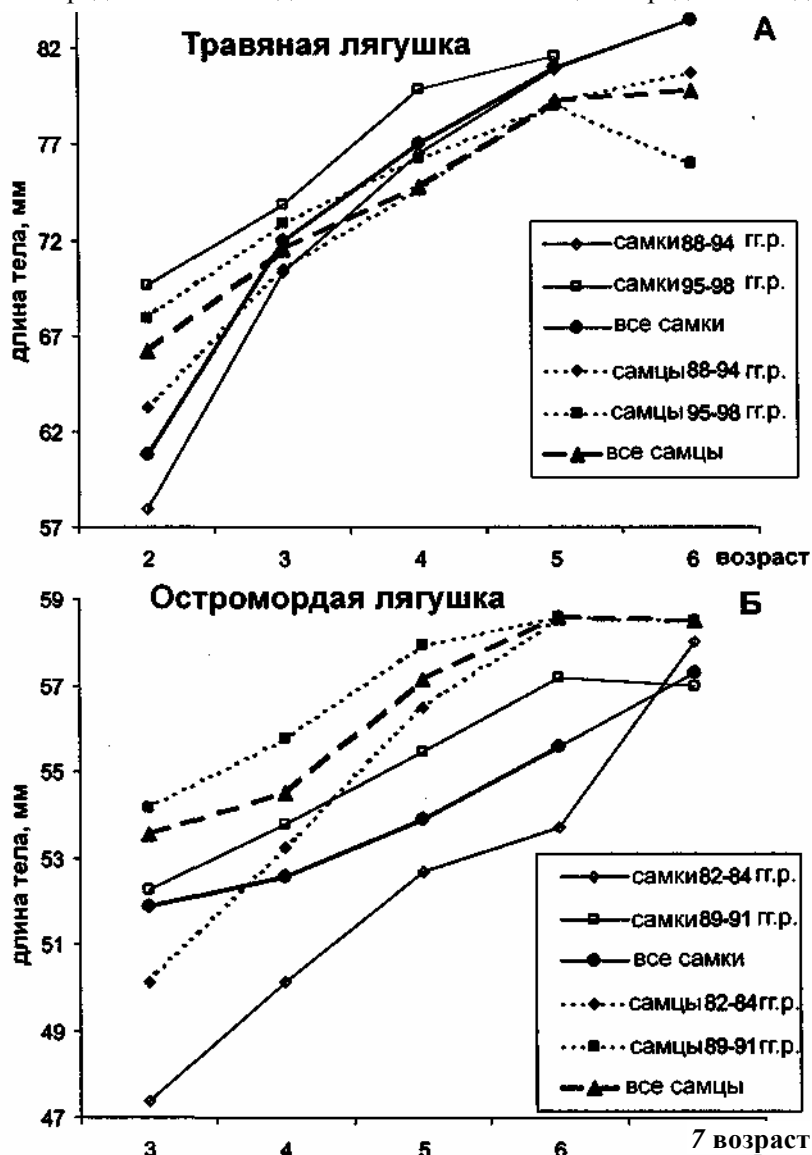


Рис. 1. Возрастная динамика средних значений длины тела (по оси Y, мм). По оси X — возраст (годы). А — травяная лягушка, Б — остромордая лягушка

(рис. 1). Оцененный таким образом "среднепопуляционный" рост был также закономерным для каждого из видов. У травяных лягушек самки были крупнее самцов в каждом из возрастов, начиная с 3 лет. Эта закономерность была сходной как в ранних генерациях (1988-1994 гг. р.), так и в поздних (1995-1998 гг. р.), которые характеризовались в среднем более крупными размерами. У остромордой лягушки самки каждого возраста были мельче самцов. Поздние генерации (1989-1991 гг. р.) так же, как у травяной лягушки, характеризовались более крупными размерами, чем ранние (1982-1984 гг. р.).

### 3. Выживаемость.

Выживаемость взрослых травяных лягушек до первого и каждого последующего размножения можно характеризовать двумя различными показателями. Это, во-первых, число выживших особей данного возраста относительно начальной численности генерации. Была выявлена высокая межгенерационная изменчивость этого показателя, причем в двух генерациях самцов численность 5-летних особей была даже выше 4-летних. В среднем же (рис. 2 А) выживаемость самок в каждом данном возрасте была выше, чем у самцов.

Во-вторых, были получены оценки погодовой выживаемости, представляющей собой численность особей, доживших до данного сезона размножения, относительно числа особей той же генерации в предыдущем сезоне (годе) размножения. Этот показатель также подвержен высокой межгенерационной изменчивости. Однако усредненные по всем генерациям данные (рис. 2 Б) тоже демонстрируют преимущество самок.

Выживаемость взрослых остромордых лягушек относительно начальной численности генерации (рис. 3 А) была в среднем выше, чем у соответствующих возрастов травяной лягушки. Эта выживаемость различалась между ранними (1982-84 гг.р.) и поздними (1989-91 гг.р.) генерациями: среди ранних выживаемость только 3-й 4-летних самцов была выше, чем у самок, среди поздних — выживаемость самцов всех возрастов была ниже, чем у самок. Вместе с тем, наблюдалась высокая изменчивость между генерациями. Следует также отметить, что низкая выживаемость 3-летних особей ранних генераций отражает тот

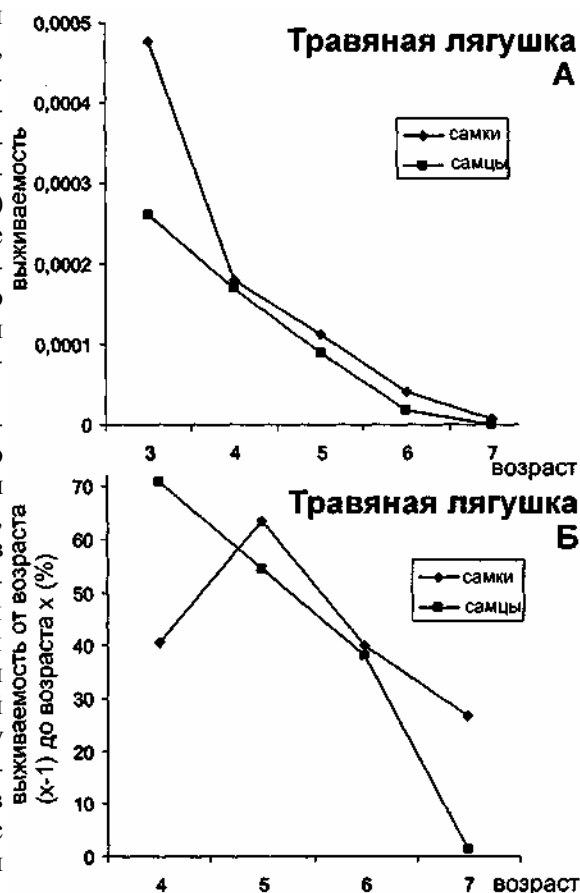


Рис. 2. Возрастная динамика выживаемости взрослых травяных лягушек относительно начальной численности генерации (А) и относительно численности в предыдущем году (Б).

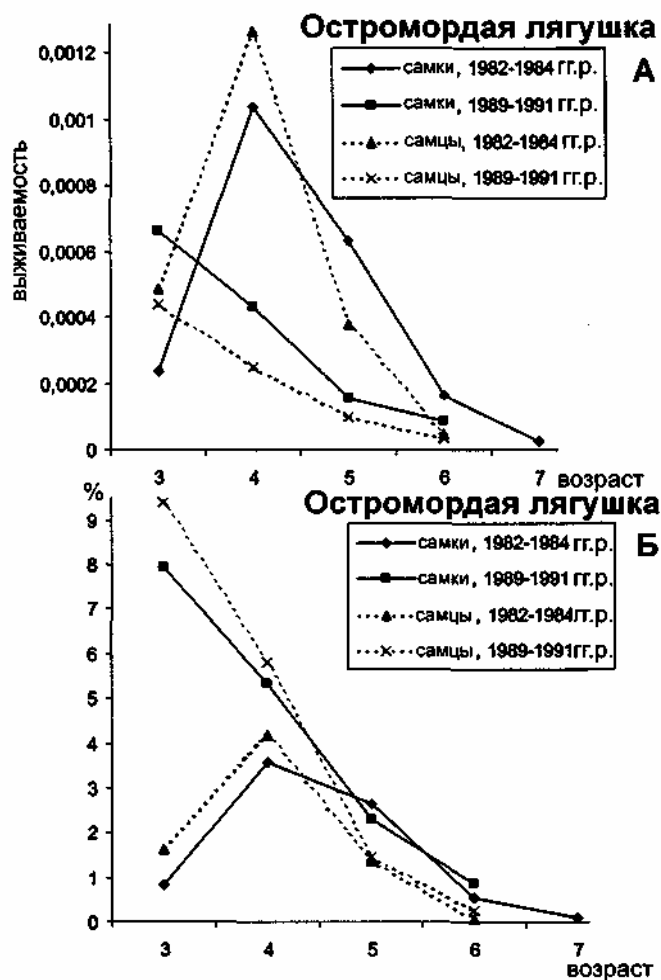


Рис. 3. Возрастная динамика выживаемости взрослых остромордых лягушек ранних и поздних генераций относительно начальной численности генерации (А) и относительно численности завершивших метаморфоз особей (%), (Б).

относительно численности завершивших метаморфоз особей (рис. 3 Б). Отметим, что эта характеристика выживаемости взрослых, от метаморфоза до первого и далее — до каждого следующего размножения, лучше подходит в качестве оценки их приспособленности. По этому показателю также наблюдается высокая изменчивость, в пределах как ранних, так и поздних генераций. Однако по средним значениям выживаемости (и для ранних, и для поздних генераций — рис. 3 Б) 5-летние и более старые самки превосходят самцов.

Литературные данные по различиям в выживаемости взрослых самцов и самок бурых лягушек немногочисленны и противоречивы. У травяных лягушек в Швейцарии различий между полами по средней за год выживаемости не было выявлено (Ryser, 1986); в центральной части Швеции выживаемость самцов была в среднем в 2 раза выше, чем у самок (Elmberg, 1990). У близкого к остромордой лягушке вида

реальный факт, что далеко не все особи достигают половой зрелости и впервые размножаются в этом возрасте. С помощью мечения сеголеток по окончании метаморфоза и повторных отловов взрослых у поздних генераций можно было оценить выживаемость всех 3-леток. Данные по этим повторным отловам взрослых остромордых лягушек позволили также оценить долю особей, впервые размножавшихся в возрасте 3 лет. У самок эта доля составила 46,7%, у самцов — 70,5%. Поэтому лучшая (по сравнению с самками) выживаемость 3-й 4-летних самцов ранних генераций на самом деле отражает лишь большую долю участвующих в размножении относительно общей численности самцов этих возрастов.

Данные по численности сеголеток всех этих генераций остромордой лягушки позволяют пред-

ставить выживаемость как

число взрослых относи-

тельно численности завер-

шивших метаморфоз осо-

бей (%), (Б).

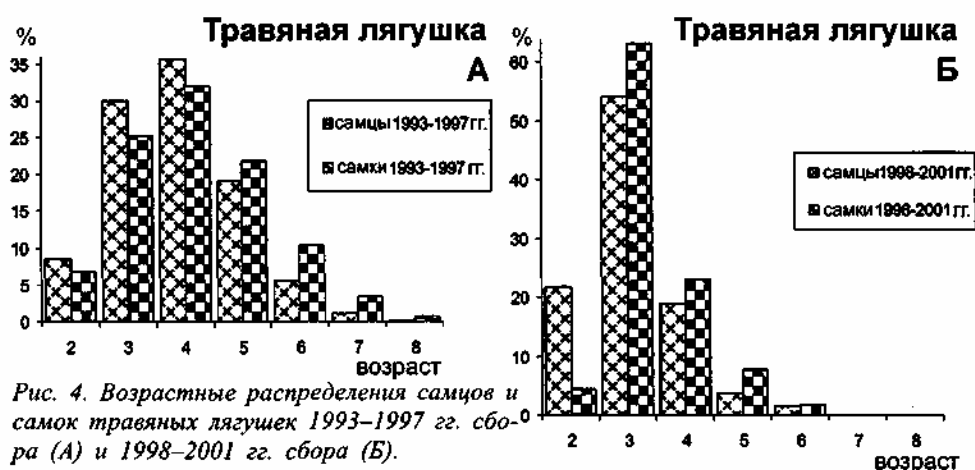


Рис. 4. Возрастные распределения самцов и самок травяных лягушек 1993–1997 гг. сбора (А) и 1998–2001 гг. сбора (Б).

*Rana sylvatica* выживаемость самцов была несколько ниже, чем у самок (Berven, 1990).

#### 4. Возрастной состав

Выявленное нами преимущество в выживаемости в целом у самок обоих видов (по сравнению с самцами) обуславливает большие средние значения возраста у самок в пределах выборок каждого из годов (табл. 1 и 2). На возраст каждого из видов значимое влияние оказывает различия как между полами ( $p < 0.001$ , 2-факторный дисперсионный анализ), так и между годами ( $p < 0.001$ ). В возрастном распределении у самок травяной лягушки ниже доля 2-леток (а также 3-леток среди ранних генераций — рис. 4 А), а также несколько выше доля 5-летних и всех других старших возрастов. Согласно сделанной нами оценке, независимой от данных по отловам в нерестовых водоемах (неизбирательный отлов вне сезона размножения), доля впервые размножающихся 3-летних самок составила 26.3%, самцов — 55.1%. Наряду с этим прослеживается четкая тенденция "омоложения" популяции за последние 4 года (см. табл. 1 и рис. 4 Б).

У самок остромордой лягушки (рис. 5 А) доля 3-летних была ниже, а доля сравнительно старших возрастов — выше, чем у самцов. Кроме того, в отличие от травяной лягушки, в возрасте 2 лет размножались лишь единичные особи. Поэтому и самцы, и самки этого вида в среднем были существенно старше, чем травяные лягушки (ср. табл. 1 и 2). У остромордой лягушки также наблюдалось "омоложение"

Таблица 2. Сравнение среднегодовых значений длины тела (мм) и возраста самцов и самок остромордой лягушки.

| Год      | Длина тела |       | Возраст |       |
|----------|------------|-------|---------|-------|
|          | самки      | самцы | самки   | самцы |
| 1987     | 50,89      | 52,60 | 4,53    | 3,89  |
| 1988     | 51,30      | 53,56 | 4,54    | 4,00  |
| 1989     | 52,99      | 55,66 | 4,70    | 4,26  |
| 1990     | 53,76      | 55,79 | 4,64    | 4,08  |
| 1991     | 53,90      | 56,13 | 4,38    | 3,72  |
| 1998     | 53,14      | 55,15 | 3,6     | 3,74  |
| 1999     | 56,87      | 59,26 | 4,22    | 3,71  |
| 2000     | 57,53      | 59,96 | 4,32    | 4,08  |
| 2001     | 56,88      | 56,59 | 4,33    | 3,69  |
| все годы | 54,14      | 56,08 | 4,36    | 3,91  |



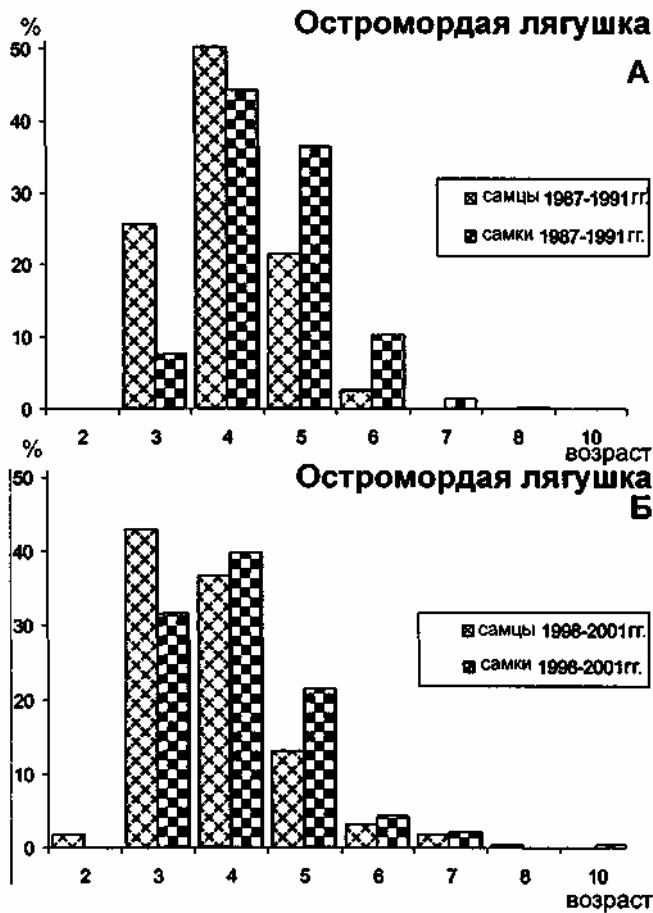


Рис. 5. Возрастные распределения самцов и самок остромордых лягушек 1987-1991 гг. сбора (А) и 1998-2001 гг. сбора (Б).

популяции (рис. 5 Б), хотя модальным классом у самок по-прежнему оставались 4-летние.

#### 5. Влияние размеров самцов на успешность спаривания

Оценки зависимости успешности спаривания от размеров самцов были получены для травяной лягушки. На нерестилищах в течение 1993-96 гг. собрали не только пары, но и одиночных самцов, и затем сравнивали их длину тела с длиной тела самок в амplexусе. С помощью двухфакторного дисперсионного анализа не было выявлено различий по длине тела между этими двумя группами самцов ( $p=0.40$ ), хотя были выявлены достоверные различия между годами ( $p<0.0001$ ). Это означает, что различия в размерах приходящих в нерестовые водоемы самцов не влияют на успешность их спаривания.

Кроме того, измеряли длину тела самцов, собранных либо весной, либо осе-

нью неизбирательно, с помощью заборчиков, расположенных вблизи мест зимовок. Эти две группы самцов были достоверно мельче самцов, отловленных на нерестилищах. Следовательно, самцы более крупных размеров участвуют в размножении чаще. Успешность размножения самцов (зависящая от их размеров) может проявляться также и в том случае, когда они спариваются с более крупными самками. Это объясняется тем, что плодовитость, а часто и размеры яиц находятся в прямой зависимости от длины тела и от возраста самок. Оценки ассортативности спаривания по размерам и по возрастам приведены в таблице 3. У травяной лягушки в пределах каждого года размножения не было выявлено достоверной корреляции ни в случае длины тела, ни в случае возраста, за исключением 1997 г., когда обе корреляции были слабыми положительными. Достоверная корреляция при объединении данных по всем годам обусловлена лишь сильными межгодовыми различиями (и по длине тела, и по возрасту — см. табл. 1), которые и дают в итоге слабую положительную корреляцию. У остромордой лягушки в пределах каждого года размножения также не было выявлено достоверной корреляции ни в случае длины тела, ни в случае

возраста. Достоверная (слабая положительная) корреляция при объединении данных по всем годам была получена только в случае длины тела (табл. 1). Таким образом, полученные ранее данные, указывающие на положительную ассортативность спаривания по размерам у травяных лягушек в одном из водоемов Звенигородской биостанции (Мина, 1974), не подтвердились в результате наших многолетних наблюдений. Вместе с тем наши результаты совпадают с данными по шведской популяции травяных лягушек, для которых также не было выявлено избирательности спаривания по размерам (Elmberg, 1987). Отсутствие избирательности спаривания в отношении размеров и возраста самок у обоих видов объясняется, по всей видимости, коротким сезоном размножения и готовностью самцов спариться при первой же встрече с самкой. Известно, что у травяных лягушек спаривание часто происходит уже во время выхода с зимовки, а у остромордых лягушек — на суше вблизи нерестовых водоемов.

*б. Влияние размеров родителей на размеры потомства*

Размеры завершивших метаморфоз сеголеток (табл. 4) были больше как в потомстве более крупных самцов (в обеих сериях), так и более крупных самок (только серия Звенигородской биостанции). Влияние размеров родителей в пределах каждой серии оценивали с помощью 3-факторного дисперсионного анализа. Влияние фактора "размеры самцов" было достоверным в обеих сериях (ЗБС:  $p < 0.00001$ ; Кировская обл.:  $p < 0.01$ ). Однако только в подмосковной популяции было выявлено достоверное влияние двух других факторов: "размеров самок" (соответственно,  $p < 0.00001$  и  $p = 0.06$ ) и "повторности" (соответственно,  $p < 0.00001$  и  $p = 0.7$ ).

Вместе с тем известно, что размеры по завершении метаморфоза существенно влияют на приспособленность, причем не только у бурых лягушек (Ищенко, 1999; Ляпков и др., 2000, 2001б), но и у других *Anura* (обзор см. Ищенко, 1999, Berven, 1990). Это означает, что у травяной лягушки размеры самцов в целом оказывают более сильное, чем у самок, влияние на приспособленность потомства и тем самым — на ту компоненту их собственной приспособленности, которая определяется качеством их потомков (Фолкнер, 1985).

Наши результаты носят предварительный характер, поскольку: 1) рассмотрен только один признак (длина тела по завершении метаморфоза), в то время как различные признаки жизненного цикла *Anura* могут характеризоваться неодинаковой наследуемостью (Reques, Tejedo, 1997); 2) характер наследования этого признака изучен только

**Таблица 3. Корреляция ( $r$  — коэффициент Пирсона,  $R_s$  — коэффициент Спирмена,  $p$  — уровень значимости) между длиной тела самцов и самок и между возрастом самцов и самок в парах.**

| Вид                 | выборка         | n   | Признак    |       |         |        |       |
|---------------------|-----------------|-----|------------|-------|---------|--------|-------|
|                     |                 |     | длина тела |       | возраст |        |       |
|                     |                 |     | r          | p     | $R_s$   | p      |       |
| Травяная лягушка    | 1993            | 99  | 0,165      | 0,102 | 95      | 0,002  | 0,985 |
|                     | 1994            | 150 | 0,113      | 0,167 | 122     | 0,05   | 0,585 |
|                     | 1995            | 92  | 0,146      | 0,165 | 84      | 0,149  | 0,175 |
|                     | 1996            | 42  | 0,282      | 0,071 | 0       |        |       |
|                     | 1997            | 64  | 0,344      | 0,005 | 64      | 0,386  | 0,002 |
|                     | все годы вместе | 447 | 0,227      | 0,00  | 365     | 0,106  | 0,044 |
| Остромордая лягушка | 1998            | 68  | 0,075      | 0,546 | 68      | 0,096  | 0,438 |
|                     | 1999            | 59  | -0,056     | 0,675 | 59      | -0,059 | 0,655 |
|                     | 2000            | 50  | 0,1        | 0,489 | 50      | 0,104  | 0,472 |
|                     | 2001            | 51  | 0,176      | 0,216 | 51      | -0,012 | 0,933 |
|                     | все годы вместе | 228 | 0,298      | 0,00  | 228     | 0,081  | 0,221 |

**Таблица 4. Длина тела (мм) по окончании завершивших метаморфоз особей в зависимости от размеров родителей.**

| Серия                         | самки     | мелкие | крупные | все самки |
|-------------------------------|-----------|--------|---------|-----------|
|                               | самцы     |        |         |           |
| ЗЭС,<br>Московская<br>область | мелкие    | 15,21  | 15,72   | 15,47     |
|                               | крупные   | 16,18  | 16,95   | 16,57     |
|                               | все самцы | 15,70  | 16,34   |           |
| Кировская<br>область          | мелкие    | 16,84  | 16,14   | 16,49     |
|                               | крупные   | 16,64  | 16,93   | 16,78     |
|                               | все самцы | 16,74  | 16,53   |           |

для одного вида, хотя размеры и взрослых, и завершивших метаморфоз особей различных (даже близких) видов могут по-разному влиять на приспособленность. 3) данные получены в лабораторных условиях, в то время как результаты лабораторных и полевых экспериментов могут различаться даже при использовании потомства одних и тех же родительских пар (Howard et al., 1994). Вместе с тем, принципиальное сходство результатов, полученных для двух географически удаленных популяций, подтверждают важное значение размеров взрослых лягушек для их потомства у вида в целом.

Насколько можно судить по литературе, батрахологические исследования, посвященные характеру зависимости размеров потомства от размеров их родителей немногочисленны. Данных по бурым лягушкам, кроме недавних работ на травяной лягушке (Merila et al., 2000) и работ на *R. sylvatica* (Berven, 1982, 1987), нами не найдено. Результаты работ по другим видам неоднозначны: в одних случаях достоверным было лишь влияние размеров самцов, в других — самок или обоих полов (обзор см. Woodward, 1987; Mitchell, 1990).

### Заключение

Влияние размеров тела при первом и каждом последующем размножении на характеристики приспособленности самок и самцов к настоящему времени исследовано для ряда видов *Ampura* (обзор см. Ляпков и др., 2001, 2001а). И у самцов, и у самок размеры тела влияют на приспособленность двояко: 1) на текущее размножение (более крупные размеры тела повышают плодовитость в данном сезоне у самок и увеличивают вероятность спариться и оставить потомство у самцов, а также повышают качество потомков) и на 2) чистую скорость размножения (повышая выживаемость до первого и каждого следующего размножения). Зависимость от размеров "1-го типа" показана для самок практически всех исследованных видов (обзор см. Ляпков и др., 2001а), но для самцов далеко не всех видов (обзор см. Arntzen, 1999). Согласно нашим результатам, у самцов размеры тела не определяют вероятность их успешного спаривания, но от них в большой степени зависит собственно готовность к размножению. Вместе с тем, для всех исследованных видов показано сильное влияние выживаемости, как до первого, так и до каждого следующего размножения, на такие характеристики приспособленности, как суммарный ("long-term") репродуктивный успех или чистая скорость размножения (обзор см. Berven, 1990). Наши данные по обоим видам подтверждают эту зависимость. Поэтому у самцов может происходить отбор на увеличение размеров тела, обусловленный повышением их успеха размножении в данном сезоне. Вместе с тем и самцы, и самки подвержены давлению отбора, обусловленного увеличением выживаемости, соответственно — числа размножений и тем самым — чистой скорости размножения. Кроме того, от размеров родителей зависит и качество потомства.

Наши результаты позволяют интерпретировать более крупные размеры самок травяных лягушек не только как следствие отбора на плодовитость (Ляпков и др., 2002), но и как следствие повышения их выживаемости, т.е. отбора на максимизацию чистой скорости размножения. У самцов травяной лягушки причиной ограничения увеличения размеров, т.е. такого же быстрого, как у самок, роста, может быть необходимость накапливать резервные вещества, связанная с существенно более высокой активностью в период размножения. Для этого вида показано, например, что успех оплодотворения кладки самцами коррелирует с содержанием в их организме резервных жиров (Elmberg, 1991). Вместе с тем, не следует считать выявленную нами сравнительно низкую выживаемость самцов травяной лягушки следствием только лишь их более мелких размеров. Другая наиболее вероятная причина связана с их большей активностью и, соответственно, более длительной "экспозицией" действию различных неблагоприятных факторов (таких как заморозки или хищники).

Отсутствие прямой связи выживаемости с размерами самцов подтверждается и нашими результатами по остромордой лягушке: самцы этого вида крупнее самок, однако выживают в целом хуже, что можно объяснить их большей активностью в период размножения. Что касается самок этого вида, то наших данных недостаточно для объяснения неэффективности отбора на повышение плодовитости, связанного с увеличением размеров тела. Можно лишь предполагать, что существует довольно жесткое ограничение такому увеличению размеров, причем не только для самок, но и для самцов. Оно может быть связано, например, с наземной зимовкой этого вида: известно, что в популяциях северо-востока ареала вида особи крупнее и могут зимовать в воде, а не на суше (обзор см. Ляпков, 1997). Интересно отметить, что согласно нашим неопубликованным данным, в Кировской области из двух видов именно остромордые лягушки не так сильно отстают в росте по сравнению с тем же видом в Подмоскowie. Кроме того, в Кировской области одновозрастные самки и самцы остромордой лягушки более сходны по своим размерам. Если такое ограничение действительно существует, то некоторые репродуктивные и демографические особенности остромордой лягушки можно считать компенсацией ее сравнительно низкой плодовитости. Согласно нашим данным, относительная масса кладки (т.е. оценка независимой от размеров плодовитости) у остромордых лягушек больше, в популяциях Звенигородской биостанции и Кировской области. Кроме того, максимальные для генераций значения чистой скорости размножения в Звенигородских популяциях двух этих видов совпадают (Ляпков, 2005). Поскольку плодовитость травяной лягушки почти в 2 раза выше, для остромордой лягушки компенсацией может служить только сравнительно высокая выживаемость (относительно начальной численности генерации), выявленная в нашем исследовании. Отметим, что это различие между видами не соответствует их размерам, поскольку длина тела и самцов и самок травяной лягушки существенно больше. Следствием этой более высокой выживаемости является и большие средние значения возраста у остромордой лягушки.

В.Г. Черданцев, Е.М. Черданцева, Л.Д. Андрианова, А.С. Северцов, М.Б. Корнилова и Ю.А. Кабардина принимали участие в сборе материала в разные годы проведения этого исследования. Э.М. Смириня неоднократно консультировала автора по вопросам определения возраста. Всем им автор выражает свою глубокую благодарность.

## Литература

- Ищенко В.Г. 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий. Дис. докт. биол. наук. СПб: Зоол. ин-т РАН. 66 с.
- Ляпков С.М. 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. Т.76. Вып.3. С.356-363.
- Ляпков С.М. 2005. Долговременное стационарное изучение демографических и репродуктивных характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Тр. Звенигородской биост. Т.4 (в печати)
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. 2002. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. Т.81 №6. С. 719-733.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., Северцов А.С. 2000. Выживаемость и рост сеголеток бурых лягушек по мере их расселения от нерестового водоема // Зоол. журн. Т.79. Вып. 6. С.729-741.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2001а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 1. Динамика репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т.80. Вып.4. С.438-446.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2001б. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 2. Динамика компонент приспособленности // Зоол. журн. Т.80. Вып.5. С.567-575
- Мина М.В. 1974. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria*) в одном из малых водоемов Московской области // Зоол. журн. Т.53. Вып. 12. С. 1826-1832.
- Фолконер Д.С. 1985. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат. 488 с.
- Arntzen J.W. 1999. Sexual selection and male mate choice in the common toad, *Bufo bufo* // Ethol. Ecol. and Evol. Vol.11. No 4. P. 407-414.
- Berven K.A. 1981. Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica* // Evolution. Vol. 35. No 4. P.707-722.
- Berven K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. 1. An experimental analysis of life history traits // Evolution. Vol.36. No 5. P.962-983.
- Berven K.A. 1987. The heritable basis of variation in larval development patterns within populations of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Evolution. Vol.41. No.5. P.1088-1097.
- Berven K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. Vol.71. No.4. P. 1599-1608.
- Elmberg J. 1987. Random mating in a boreal population of European common frogs *Rana temporaria* // Holarctic Ecology. Vol.10. No.3. P. 193-195.
- Elmberg J. 1990. Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. // Can. J. Zool. Vol.68. No.1. P. 121-127.
- Elmberg J. 1991. Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria*. Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol.28. No.2. P. 125-131.
- Halliday T.R., Verrell P.A. 1986. Sexual selection and body size in amphibians // Herpetol. J. Vol.1. No 3. P.86-92.
- Howard R.D., Kluge A.G. 1985. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs // Evolution. Vol.39. No 2. P.260-277.
- Howard R.D., Whiteman H.H., Schueller T.I. 1994. Sexual selection in american toads: a test of a good-genes hypothesis // Evolution. Vol.48. No.4. P. 1286-1300.
- Lee J.C. 1986. Is the large-male mating advantage in anurans an epiphenomenon? // Oecologia. Vol.69. No.2. P.207-212.
- Merila J., Laurila A., Pakkala M., Rasanen K., Laugen A.T. 2000. Adaptive phenotypic plasticity in timing of metamorphosis in the common frog *Rana temporaria* // Ecoscience. Vol.7. No. 1. P. 18-24.
- Mitchell S.L., 1990. The mating system genetically affects offspring performance in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*) // Evolution. Vol.44. N9.3. P.502-519.
- Ranta E., Laurila A., Elmberg J. 1994. Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size // Oikos. Vol.70. No.4. P.313-321.
- Reques R., Tejedo M. 1997. Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. // J. Evol. Biol. Vol.10. No.6. P.829-851
- Ryser J. 1989. The breeding migration and mating system of a Swiss population of the common frog *Rana temporaria*. Amphibia-Reptilia. Vol.10. P. 13-21.
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia // Copeia. No.2. P.297-306.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // Quart. Rev. Biol. Vol.64. No.4. P.419-460.
- Shine R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size // Amer. Nat. Vol.135. No.2. P.278-283.
- Sullivan B.K. 1984. Size in Anurans: a comment // American Naturalist. Vol. 123. No.5. P.721-724.
- Woodward B.D. 1987. Parental effects on offspring traits in *Scaphiopus couchii* (Anura: Pelobatidae) // Oecologia. Vol.73. No.4. P.626-629
- Woolbright L.L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia // Amer. Nat. Vol.121. No.1. P. 110-119.

## **Sexual dimorphism in brown frogs: the differences in body size and demographic characteristics**

**S.M. Lyapkov**

Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, Vorobjevy Gory

The long-term stationary study of sympatric populations of *Rana temporaria* and *R. arvalis* allowed to reveal the relationship of demographic and fitness characteristics with body size — a morphological trait in which these two species and the sexes of each species differ. In *R. temporaria*, the body length in females of each given age is higher than in males and vice versa — in *R. arvalis*. In both species, the survivorship up to first and each next breeding is in average higher in females than in males. The relatively large body size leads to an increase of fecundity in females and of mating success and breeding success in males as well as enhances the offspring “quality” and net rate of reproduction in both sexes. The lower fecundity of *R. arvalis* (comparing with *R. temporaria*) is compensated by higher survivorship.