

УДК 597.828

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ ПО МОРФОМЕТРИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ У ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*)

© 2007 г. С. М. Ляпков, В. Г. Чердащев, Е. М. Черданцева

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия

e-mail: lyapkov@mail.ru

Поступила в редакцию 30.03.2006 г.

Исследованы морфометрические признаки половозрелых остромордых лягушек одной популяции, собранных в перестовых водоемах в течение ряда лет. Значения всех признаков, в том числе длины отделов передних и задних конечностей, у самцов достоверно больше, чем у самок (единственное исключение – ширина головы). Различия сохраняются при использовании нормированных значений признаков относительно длины тела особей. Аналогичные половые различия ранее были выявлены у близкого вида – травяной лягушки, несмотря на различную направленность размерного полового диморфизма этих двух видов. Сходство свидетельствует в пользу действия полового отбора, благоприятствующего у обоих видов самцам с более длинными конечностями. Вместе с тем, в отличие от травяной лягушки, у остромордой темпы роста обоих полов после первого размножения были сходными. Это связано с низкой эффективностью отбора на увеличение размеров самок, что, в свою очередь, снижает эффективность отбора на увеличение длины тела самцов.

Половой диморфизм морфометрических признаков может объясняться как функциональной специализацией особей разного пола, так и собственно половым отбором. Функциональная специализация обусловлена тем, что на особей обоих полов действуют и другие формы отбора, по-разному проявляющиеся у самцов и самок. Так, размерный половой диморфизм бурых лягушек является следствием соотношения интенсивности полового отбора (точнее, той его формы, которая определяет репродуктивный успех самцов) и других форм отбора (прежде всего – отбора на плодовитость), действующего и на самцов, и на самок. У остромордой лягушки самцы в среднем крупнее оттого, что быстрее растут в период до полового созревания, а это, в свою очередь, объясняется отсутствием необходимости тратить потенциальный ростовой ресурс на формирование яйцеклеток (Ляпков и др., 2006). У травяной лягушки, наоборот, самки в среднем крупнее самцов благодаря более быстрому росту по достижении 3-летнего возраста (как правило, после первого размножения), что прямо связано с увеличением их плодовитости (Ляпков и др., 2004).

Функциональная специализация самок, связанная с отбором на увеличение плодовитости, проявляется также в относительном укорочении их задних конечностей (Чердащев и др., 1997). В то же время, некоторые различия морфометрических признаков, прежде всего, абсолютные и относительные величины размеров конечностей, влияют на репродуктивный успех самцов, то есть объясняются действием полового отбора (Кабардина, Ляпков, 2001; Кабардина, 2002).

Очевидно, что половые морфологические различия можно считать следствием действия полового отбора, если они проявляются независимо от выраженности размерного полового диморфизма. В этой работе мы исследуем именно такие различия морфометрических признаков у остромордой лягушки, особое внимание уделяя доказательству их независимости от абсолютного размера особей. Это дает основания выделить особенности морфологического строения самцов остромордой лягушки, способствующие их репродуктивному успеху, и, кроме того, выявить причины различий направленности размерного полового диморфизма остромордой и травяной лягушек – видов с сильно перекрывающимися ареалами и обычно синтопичными в областях их совместного обитания, но заметно различающихся размерами взрослых особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослых самцов и самок остромордой лягушки отлавливали во время размножения в перестовом водоеме, расположенном неподалеку от Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.) в 1987–1996 гг. Методы сбора половозрелых особей и определения возраста подробно изложены ранее (Ляпков и др., 2006). У самок и самцов измеряли 11 признаков, традиционно используемых в морфометрических исследованиях бурых лягушек (Герентьев, 1950; Ипченко, 1978; Babik, Rafinsky, 2000; Песков и др., 2004): длина тела (*L*); длина плеча (*L. brach.*); длина предплечья (*L. antbr.*); длина 1-го пальца передней конечности (*Dig. I*);

длина бедра (F); длина голени (T); длина стопы (I); длина 4-го пальца задней конечности ($Dig.4$); расстояние между центрами ноздрей ($Sp. n.$), расстояние между центром ноздри и передним краем глаза, которое измеряется на одной и той же стороне ($D.l.o.$); ширина головы ($L.t.c.$). У самцов также измеряли длину брачной мозоли ($L. pad.$). Далее, для краткости, используются приведенные здесь условные обозначения этих признаков. Всего было измерено 934 самок и 1059 самцов.

Ранее было показано (Ляпков и др., 2004), что у самцов травяной лягушки относительные размеры отделов конечностей больше, чем у самок, несмотря на достоверно меньшую длину тела. Поскольку у остромордой лягушки (в отличие от травяной) самцы крупнее самок (Ляпков, 2005), при анализе различий по морфометрическим признакам нужно было отделить влияние пола от влияния общих размеров, другими словами – показать, что различия между полами существуют и при равных размерах самцов и самок. Кроме того, при анализе половых различий по совокупности морфометрических признаков вклад каждого из них зависит не только от его абсолютной, но и относительной величины. Мы применили несколько способов оценки возможного влияния длины тела (или общих размеров) на каждый из признаков.

В качестве показателя относительной величины каждого из признаков использован линейный индекс, т.е. отношение данного признака к длине тела. Преимущество этого показателя состоит в том, что он позволяет анализировать выборки разных лет и объединять материал, собранный в разные годы, а также сравнивать полученные результаты с исследованиями других авторов. Поскольку использование линейных индексов не во всех случаях является оптимальным способом введения поправки на общие размеры (Reist, 1985), мы вычисляли также скорректированное среднее значение каждого из признаков в рамках ковариационного анализа, используя в качестве ковариансы длину тела. Кроме длины тела, в качестве другой характеристики общих размеров использовали 1-ю главную компоненту (ГК), вычисленную по совокупности всех измеряемых признаков. Необходимость использования дополнительной характеристики общих размеров объясняется тем, что длина тела не всегда может быть их оптимальным показателем, хотя бы потому, что этот признак включает в себя длину головы и туловища, размеры которых могут изменяться независимо под действием различных селективных факторов (Katsikaros, Shine, 1997; Kratochvil et al., 2003). Первая же ГК учитывает вклад всех частей тела, прежде всего – конечностей. Кроме того, в качестве еще одного способа учета общих размеров, мы вычисляли так называемые “остатки”, с использованием уравнения линейной регрессии данного признака (как по

длине тела, так и по 1-й ГК), по формуле $e_i = y_i - \hat{y}_i$, где y_i – наблюдаемое значение; \hat{y}_i – соответствующее значение, предсказанное данной моделью. “Остатки” использованы в связи с тем, что применение анализа главных компонент и “остатков” может приводить к различным результатам (Thompson, Withers, 2005).

Для выявления различий между полами по отдельным признакам (индексам) использовали дисперсионный анализ. По результатам дисперсионного анализа была также получена количественная оценка величины различия между полами по каждому отдельному признаку – так называемая “величина влияния” (“effect size” – Hays, Hays, 2005). Эту оценку вычислили как отношение суммы квадратов отклонений данного признака, обусловленных половыми различиями, к общей сумме квадратов отклонений, причем для длины тела – по результатам дисперсионного анализа, а для всех остальных признаков – по результатам ковариационного анализа (коварианса – длина тела). Отметим также, что “величину влияния” следует интерпретировать не как количественную меру величины различий средних значений признаков у самцов и самок (Lovich, Gibbons, 1992; Ranta et al., 1994), а скорее как показатель силы влияния собственно половых различий (Hays, Hays, 2005). В качестве количественной меры различий использовали отношение средних значений данного признака у самцов и самок, причем в числитель ставили большее значение, чтобы полученная величина была не меньше единицы (Lovich, Gibbons, 1992). Для сравнения самцов и самок по совокупности всех признаков и для получения оценки величины вклада каждого из них в различия между полами применяли дискриминантный анализ. Выбор этого метода объясняется тем, что сравниваемые группы, т.е. самцов и самок, мы различали по вторичным половым признакам, не входящим в число морфометрических признаков, которые мы использовали для анализа половых различий.

Для выявления селективных механизмов, обуславливающих особенности полового диморфизма, успешно спарившихся самцов сравнивали с одиночными самцами, отловленными в 1992–1996 гг. в тех же перестовых водоемах. Кроме того, использовали также данные по длине тела, возрасту и плодовитости самок в амплексусе. Поскольку плодовитость самок положительно коррелирует с длиной тела, ассортативность спаривания особей разных размеров показывает, насколько сильна связь длины тела спарившихся самцов с количеством оставленных потомков.

Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

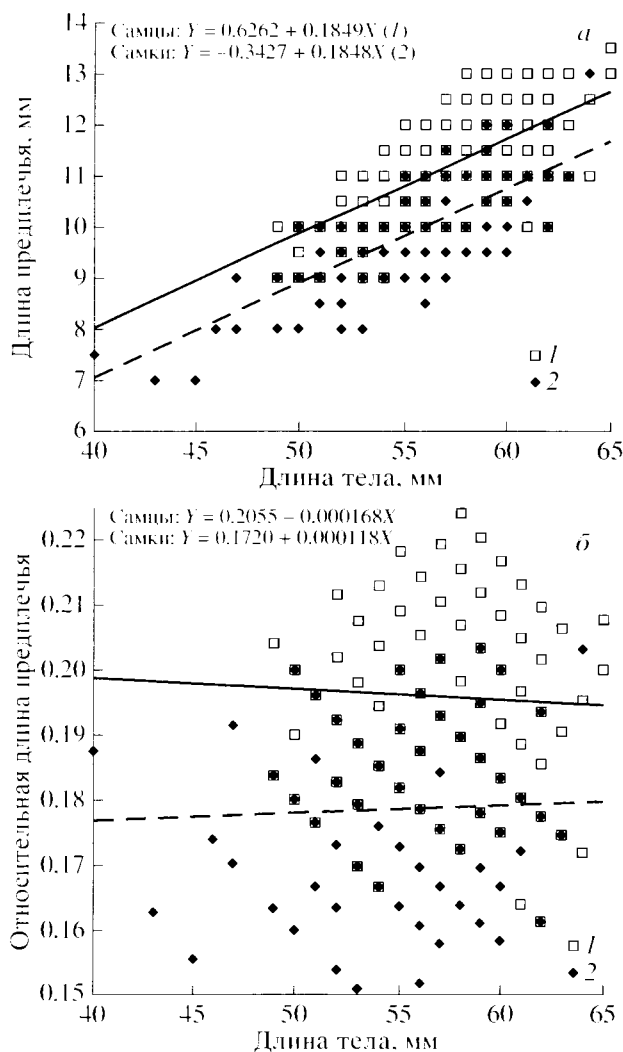


Рис. 1. Зависимость абсолютной величины длины предплечья (а) и его относительной величины (б) от длины тела остромордой лягушки.

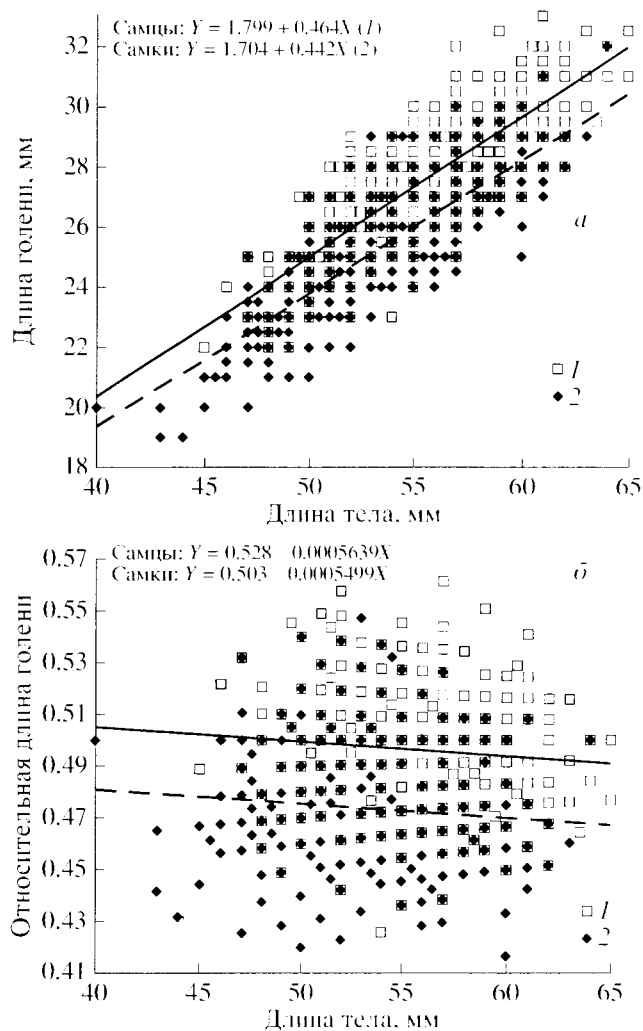


Рис. 2. Зависимость абсолютной величины длины голени (а) и ее относительной величины (б) от длины тела остромордой лягушки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Половой диморфизм морфометрических признаков и их зависимость от абсолютных размеров

Зависимости признаков от длины тела у самцов и самок

Прежде всего, мы исследовали зависимость каждого из морфометрических признаков (Y) от длины тела и от I-й ГК. Для всей совокупности данных, а также отдельно для самцов и самок, были определены параметры (a и b) в моделях линейной ($Y = a + bX$) и аллометрической ($Y = aX^b$) зависимостей. Затем была оценена доля изменчивости, обусловленной зависимостью, предполагаемой каждой из двух моделей. По этому показателю различий между двумя моделями не было выявлено ни для одного из признаков (данные не

приводятся), и в дальнейшем мы использовали только линейную модель. В то же время, при использовании в качестве характеристики общих размеров I-й ГК, для отделов задней конечности величина изменчивости, объясняемой линейной регрессией, оказалась больше, чем для регрессии по L , поэтому при дальнейшем анализе мы использовали как L , так и I-ю ГК.

Анализ зависимости морфометрических признаков от L позволил выявить различия между полами. В диапазоне изменчивости L половозрелых особей абсолютные величины большинства признаков – *Sp.n.*, *D.n.o.*, длины плеча, предплечья (рис. 1а), бедра, голени (рис. 2а), стопы (рис. 3а) и 4-го пальца задней конечности (рис. 4а) – были достоверно больше у самцов, чем у самок. Половые различия были достоверны как в объединенной выборке (табл. 1), так и в пределах каждого

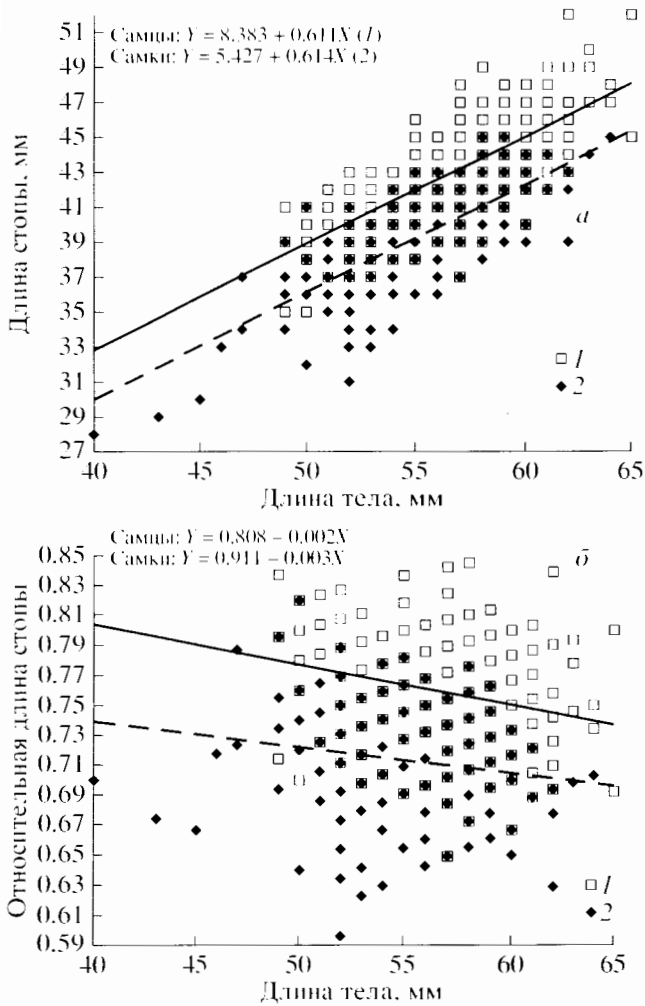


Рис. 3. Зависимость абсолютной величины длины стопы (а) и ее относительной величины (б) от длины тела остромордой лягушки.

года ($p < 0.01$, согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, факторы "пол" и "год"; за исключением 1987 и 1996 гг. для *D.l.o.*, и за исключением 1996 г. для *Dig.1*). В отличие от травяной лягушки (Ляпков и др., 2004), длина 1-го пальца передней конечности также была больше у самцов, чем у самок, хотя по мере роста это различие ослабевало (рис. 5а). Единственным признаком, по которому не наблюдался половой диморфизм, была ширина головы: ее среднее значение было одинаковым у самцов и самок (табл. 1), причем угол наклона линии регрессии также был одинаков (рис. 6а).

У остромордой лягушки наибольший вклад в половые различия (оцененный также по "величине влияния" и по отношению средних значений – табл. 1) вносят следующие 5 признаков: длина плеча, предплечья, голени, стопы и 4-го пальца.

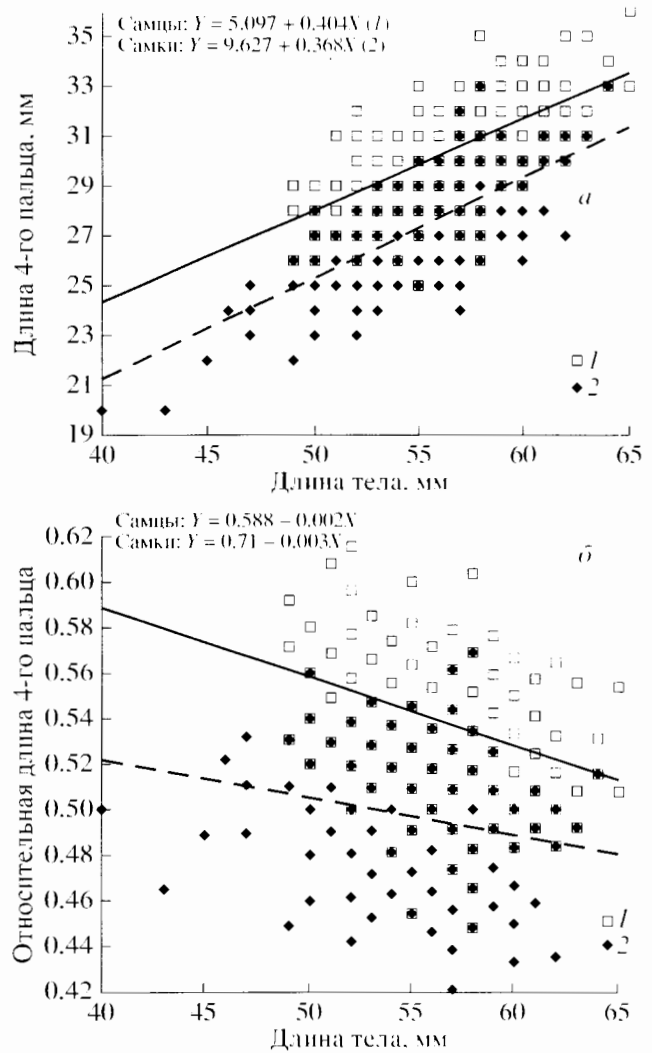


Рис. 4. Зависимость абсолютной величины длины 4-го пальца задней конечности (а) и его относительной величины (б) от длины тела остромордой лягушки.

Преимущественное развитие характеризуемых этими признаками особенностей морфологического строения облегчает самцам захват самки и ее удержание в амplexусе, способствуя их репродуктивному успеху (Кабардина, Ляпков, 2001). У травяной лягушки, наряду с признаками, средние значения которых больше у самцов (длина плеча, предплечья и 4-го пальца задней конечности), существенный вклад в половой диморфизм вносят признаки, средние значения которых больше у самок (длина тела и 1-го пальца передней конечности, см. табл. 1). Очевидно, помимо действия полового отбора, для формирования диморфизма у этого вида важную роль играет отбор на увеличение плодовитости самок. Отличие от остромордой лягушки заключается в том, что для травяной лягушки такой отбор более эффективен (Ляпков и др., 2004а).

Таблица 1. Количественные оценки полового диморфизма остромордой лягушки по отдельным признакам

Признак	Показатель										
	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>x(ind)</i>	<i>x(adjust)</i> ¹	<i>x(res)</i> ²	<i>x(adjust)</i> ³	<i>x(res)</i> ⁴	ES	ES <i>R.L.</i>	%	% <i>R.L.</i>
<i>L</i>	934*	53.33				54.35	-0.080				
	1069	55.65				54.57	0.078	0.1059	0.0599	1.04	1.04
<i>L. brach.</i>	247	9.97	0.182	10.15	-0.421	10.11	-0.366				
	256	11.25	0.198	11.06	0.407	11.11	0.353	0.2939	0.2894	1.13	1.07
<i>L. anthr.</i>	247	9.79	0.179	9.98	-0.453	9.96	-0.376				
	256	11.15	0.196	10.96	0.437	10.99	0.363	0.3676	0.3456	1.14	1.08
<i>Dig. 1</i>	247	8.06	0.147	8.21	-0.156	8.15	-0.164				
	256	8.69	0.153	8.54	0.151	8.60	0.158	0.0738	0.1358	1.08	1.07
<i>F</i>	928	25.60	0.480	26.11	-0.543	26.65	-0.041				
	953	27.81	0.501	27.30	0.528	26.77	0.040	0.1836	0.1636	1.09	1.02
<i>T</i>	928	25.26	0.474	25.76	-0.598	26.17	-0.183				
	953	27.58	0.496	27.08	0.583	26.68	0.178	0.2604	0.2307	1.09	1.02
<i>t</i>	247	39.12	0.714	39.75	-1.287	40.20	-0.681				
	256	43.15	0.759	42.52	1.241	42.07	0.657	0.3201	0.1315	1.10	1.03
<i>Dig. 4</i>	247	27.26	0.497	27.66	-1.163	28.16	-0.546				
	256	30.55	0.537	30.15	1.122	29.65	0.527	0.4138	0.2542	1.12	1.04
<i>Sp. n.</i>	933	4.62	0.087	4.69	-0.054	4.66	-0.067				
	958	4.90	0.088	4.82	0.052	4.85	0.065	0.0418	0.0045	1.06	1.02
<i>D. n. o.</i>	933	3.22	0.060	3.31	-0.006	3.27	-0.035				
	958	3.42	0.062	3.33	0.006	3.37	0.034	0.0003	0.0014	1.06	1.03
<i>Lt. c.</i>	121	17.23	0.312	17.49	0.135	17.55	0.157				
	151	17.48	0.305	17.22	-0.108	17.16	-0.126	0.0321	0.0072	1.01	1.03

Примечания. *n* – объем выборки; *x* – среднее значение признака; *x(ind)* – среднее значение индекса; *x(adjust)* – скорректированное среднее значение; *x(res)* – среднее значение остатков; ES – “величина влияния”; % – отношение средних значений признаков для самцов и самок; *R.L.* – данные по травяной лягушке (Ляпков и др., 2004), серым цветом выделены признаки, средние значения которых больше у самок, чем у самцов. ¹ – коварианса *L*; ² – регрессия по *L*; ³ – коварианса 1-я ГК; ⁴ – регрессия по 1-й ГК. Достоверно различающиеся средние значения выделены жирным шрифтом. Методы вычисления показателей и условные обозначения признаков – см. текст. Для каждого признака верхняя строка самки, нижняя – самцы.

Половые различия отдельных признаков с учетом их зависимости от общих размеров

Индексы. Относительная длина плеча, предплечья (рис. 1б), бедра, голени (рис. 2б), стопы (рис. 3б), 4-го пальца задней конечности (рис. 4б) и величины *Sp.n.* в размерном интервале взрослых особей у самцов была больше, чем у самок. Средние значения каждого из этих индексов достоверно различались между полами как в объединенной выборке (табл. 1), так и в пределах каждого года (согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, факторы “пол” и “возраст”, $p < 0.01$ для всех признаков, кроме *Sp.n.* и *D.n.o.*). У обоих полов, по мере роста относительные величины большинства признаков уменьшались, за исключением относительной длины предплечья (рис. 1б). У самцов этот индекс немного уменьшался, а у самок оставался неизменным. У самцов относительная длина 1-го пальца с увели-

чением длины тела уменьшалась (рис. 5б), а у самок увеличивалась. Такая динамика роста подтверждает важное значение для самцов 1-го пальца, как местоположения брачной мозоли, особенно для небольших самцов, что отмечалось ранее и для травяной лягушки (Ляпков и др., 2004). Кроме того, относительная величина *D.n.o.* у мелких самцов несколько меньше, чем у самок, а у крупных самцов – наоборот, больше. Относительная ширина головы у мелких самцов и самок характеризуется сходными значениями (рис. 6б), а по мере дальнейшего роста становится несколько больше у самок, поэтому, в отличие от всех других признаков, среднее значение этого индекса достоверно больше у самок (табл. 1).

“Остатки” и скорректированные средние значения. Анализ средних значений, скорректированных по длине тела, и “остатков” (полученных при вычислении линейной регрессии по длине те-

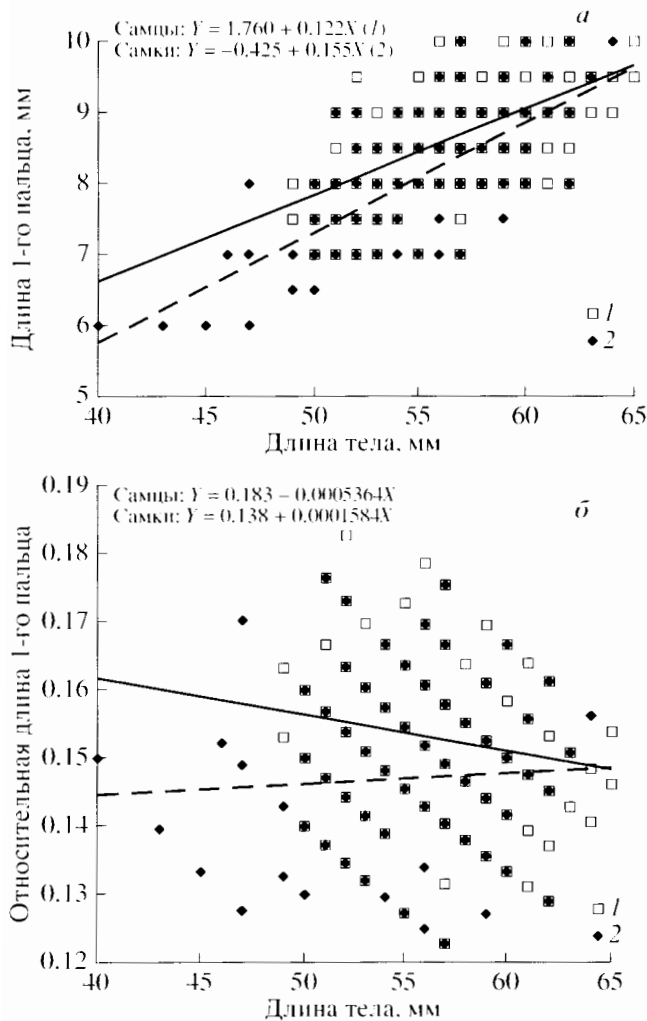


Рис. 5. Зависимость абсолютной величины длины 1-го пальца передней конечности (а) и его относительной величины (б) от длины тела остромордой лягушки.

ла) дает такие же результаты, как и индексы (табл. 1). Эти показатели относительной величины каждого из признаков достоверно больше у самцов. Исключение составляют 2 признака: ширина головы достоверно больше у самок, а величина *D.l.o.* достоверно не различается между полами.

Перейдем к анализу зависимости каждого из признаков от другой выбранной нами характеристики общих размеров – 1-й ГК. Сначала следует рассмотреть взаимосвязь с 1-й ГК того признака, который мы использовали до сих пор только в качестве характеристики общих размеров, т.е. длины тела. Линии регрессии *L* самцов и самок по 1-й ГК практически совпадают (рис. 7а), а скорректированные по 1-й ГК средние значения *L* достоверно не различаются (табл. 1). Линия регрессии остатков *L* по 1-й ГК у самцов проходит несколько выше, чем у самок (рис. 7б), однако различия по средним значениям остатков также недостоверны

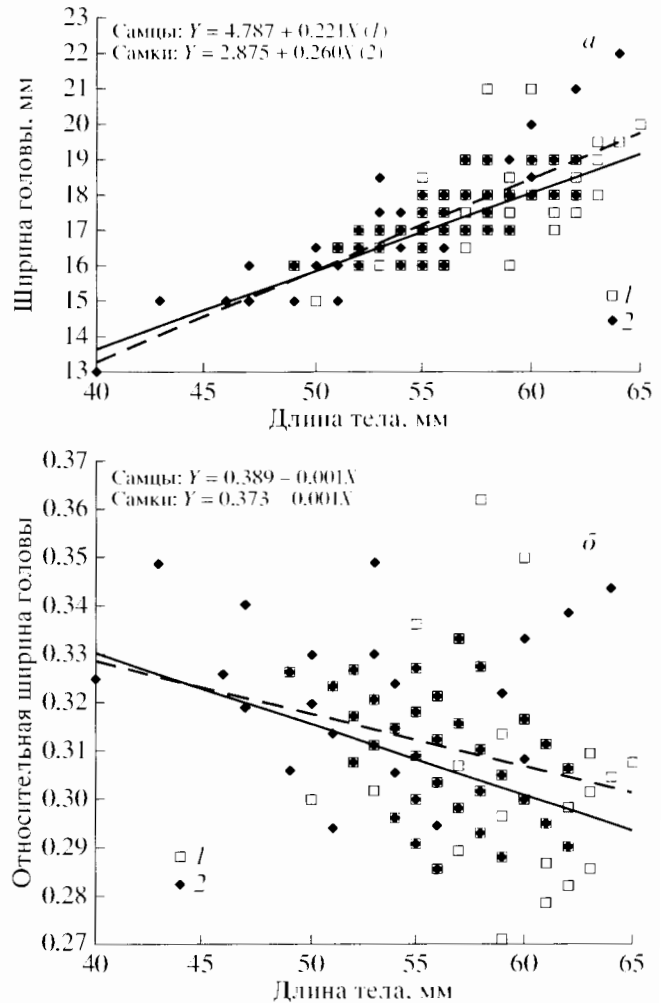


Рис. 6. Зависимость абсолютной величины ширины головы (а) и ее относительной величины (б) от длины тела остромордой лягушки.

(табл. 1). Другими словами, при использовании более общей, чем длина тела, характеристики размеров, оказывается, что половые различия по относительной длине тела минимальны. Причина, очевидно, в том, что вклад этого признака в 1-ю ГК не очень велик (см. следующий раздел).

Характер различий между полами по всем остальным признакам остается таким же, как при использовании *L* в качестве характеристики общих размеров, за исключением *D.l.o.*, различия по которому в этом случае оказываются достоверными (табл. 1). Отметим, что при использовании 1-й ГК также были выявлены достоверные различия ширины головы у самцов и самок.

Половые различия по совокупности признаков

Структура изменчивости морфометрических признаков. Из анализа главных компонент (табл. 2)

следует, что структура изменчивости морфометрических признаков у самцов и самок практически одинакова, так как у обоих полов выделяются одни и те же блоки совместно варьирующих признаков. Длина тела образует единый блок с проксимальными отделами задних конечностей (бедром и голенью), еще один блок образуют признаки, характеризующие размер стопы, и еще один – признаки, характеризующие проксимальные отделы передних конечностей. Изменчивость остальных признаков не входит в состав этих блоков.

Принципиальное сходство организации изменчивости свидетельствует, что половые различия не связаны с функциональной специализацией самцов и самок, поэтому эти различия можно считать эффектом полового отбора. Для обоих полов наилучшим показателем абсолютных размеров является 1-я ГК, в которую входит максимальное число признаков, характеризующих реальный размер особи. Следует также отметить, что и у самцов, и самок структура корреляций индексов (табл. 2) совпадает практически полностью со структурой корреляций признаков.

Половые различия по данным дискриминантного анализа. Несмотря на качественное сходство организации изменчивости признаков у самцов и самок, они различаются вкладом одних и тех же “блоков” в общую фенотипическую изменчивость, что обнаруживается с помощью дискриминантного анализа абсолютных значений признаков и индексов (табл. 3). Для разграничения полов наиболее важны (в порядке убывания) ширина головы (больше у самок), длина 4-го пальца, предплечья, голени и стопы (больше у самцов). Максимальный вклад в различия между полами вносят абсолютная и относительная величина ширины головы (табл. 3) – единственный признак, среднее значение которого больше у самок, а не у самцов (см. табл. 1). Вклад этого признака не выявляется только при дискриминантном анализе совокупности “остатков”, полученных при использовании регрессии каждого из признаков по 1-й ГК (см. табл. 3). Таким образом, использование в дискриминантном анализе совокупностей различных показателей дает очень сходные результаты, за исключением более слабых различий, которые выявляются при использовании “остатков”, полученных при вычислении регрессии каждого из признаков по 1-й ГК.

Следует также сравнить вклад каждого из признаков, оцененный с помощью дискриминантного анализа, с вкладом отдельных признаков по “величине влияния” и по отношению средних значений (ср. табл. 1 и 3). Совпадение наблюдается для всех тех признаков, которые наиболее сильно различаются по средним значениям, т.е. *Dig.4*, *L.antbr.* и *t* (за исключением *L.brach.*, которая, как было показано, сильно коррелирует с *L.antbr.*).

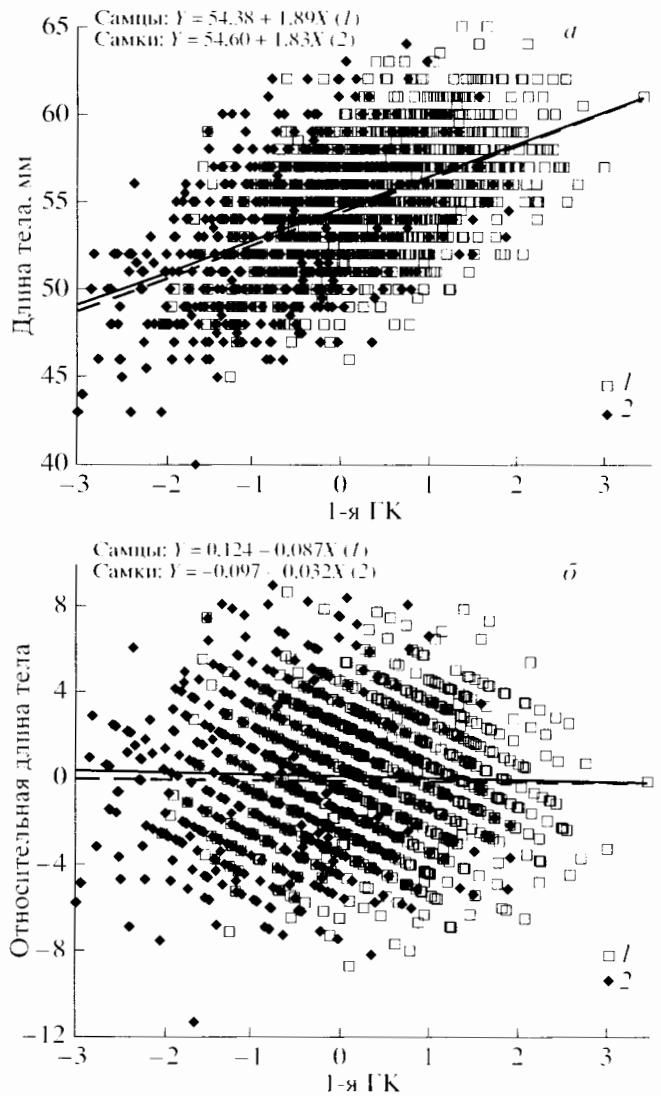


Рис. 7. Зависимость длины тела от величины 1-й ГК (а) и зависимость “остатков” длины тела (по 1-й ГК) от величины 1-й ГК (б) остромордой лягушки

Различия по средним значениям ширины головы слабые (см. табл. 1), поэтому “величина влияния” и отношение средних значений низкие, что явно не соответствует большому вкладу этого признака, выявленному в дискриминантном анализе.

В литературе имеется немного данных о половом диморфизме бурых лягушек как по длине тела, так и морфометрическим признакам (обзор см. Кабардина, Ляпков, 2001; Ляпков и др., 2006). У травяной лягушки (Терегищев, 1945; Кабардина, 2002; Ляпков и др., 2004) и остромордой лягушки (Тоноркова, 1970; Таращук, 1984; Яковлев, 1986; Косова, 1996) относительная длина задних конечностей у самцов больше, чем у самок. Половые различия у этих двух видов выявлены также по длине отделов передних конечностей (Obradović, Janev, 1997). У самцов *R. lybatica* (Howard,

Таблица 2. Структура взаимосвязей (факторные нагрузки) морфометрических признаков остромордой лягушки

Выборка	Признак	Главная компонента (ГК)					
		1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	6-я
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
Самцы и самки вместе	<i>L</i>	0.282	0.298	0.246	0.245	0.263	0.733
	<i>L. brach.</i>	0.306	0.243	0.796	0.247	0.181	0.297
	<i>L. antbr.</i>	0.346	0.236	0.765	0.224	0.214	0.323
	<i>Dig. 1</i>	0.271	0.213	0.306	0.815	0.192	0.294
	<i>F</i>	0.369	0.116	0.358	0.221	0.246	0.713
	<i>T</i>	0.492	0.222	0.430	0.211	0.201	0.604
	<i>t</i>	0.702	0.296	0.346	0.226	0.095	0.388
	<i>Dig. 4</i>	0.808	0.097	0.296	0.199	0.267	0.292
	<i>Sp. n.</i>	0.227	0.279	0.221	0.175	0.837	0.286
	<i>D. n. o.</i>	0.176	0.863	0.257	0.178	0.253	0.218
Самки	<i>L</i>	0.378	0.323	0.310	0.262	0.199	0.641
	<i>L. brach.</i>	0.233	0.221	0.822	0.146	0.261	0.299
	<i>L. antbr.</i>	0.245	0.219	0.804	0.208	0.185	0.348
	<i>Dig. 1</i>	0.240	0.216	0.335	0.156	0.814	0.309
	<i>F</i>	0.268	0.107	0.316	0.241	0.225	0.795
	<i>T</i>	0.381	0.202	0.358	0.183	0.218	0.725
	<i>t</i>	0.674	0.345	0.318	0.027	0.193	0.421
	<i>Dig. 4</i>	0.825	0.059	0.214	0.301	0.171	0.304
	<i>Sp. n.</i>	0.232	0.291	0.214	0.833	0.139	0.279
	<i>D. n. o.</i>	0.151	0.863	0.259	0.267	0.176	0.192
Самцы	<i>L</i>	0.363	0.366	0.317	0.240	0.614	0.148
	<i>L. brach.</i>	0.178	0.863	0.205	0.135	0.264	0.211
	<i>L. antbr.</i>	0.208	0.815	0.255	0.176	0.289	0.217
	<i>Dig. 1</i>	0.209	0.307	0.815	0.112	0.188	0.170
	<i>F</i>	0.224	0.243	0.261	0.200	0.825	0.116
	<i>T</i>	0.386	0.371	0.234	0.144	0.683	0.281
	<i>t</i>	0.653	0.278	0.276	-0.057	0.399	0.367
	<i>Dig. 4</i>	0.844	0.179	0.223	0.260	0.268	0.045
	<i>L. pad.</i>	0.189	0.134	0.843	0.210	0.271	0.109
	<i>Sp. n.</i>	0.193	0.227	0.271	0.817	0.262	0.250
	<i>D. n. o.</i>	0.149	0.322	0.197	0.256	0.200	0.835

Таблица 2. Окончание

1	2*	3	4	5	6	7	8
Самцы и самки вместе	<i>L. brach.</i>	0.213	0.053	0.897	0.177	0.183	0.132
	<i>L. ambr.</i>	0.250	0.078	0.885	0.137	0.210	0.118
	<i>Dig. I</i>	0.167	0.076	0.227	0.939	0.145	0.108
	<i>F</i>	0.188	0.116	0.175	0.130	0.917	0.008
	<i>T</i>	0.486	0.033	0.362	0.084	0.662	0.120
	<i>t</i>	0.830	-0.064	0.249	0.135	0.200	0.205
	<i>Dig. 4</i>	0.842	0.220	0.195	0.104	0.213	-0.092
	<i>Sp. n.</i>	0.092	0.958	0.077	0.069	0.103	0.180
	<i>D. n. o.</i>	0.067	0.186	0.172	0.102	0.044	0.948
Самки	<i>L. brach.</i>	0.889	0.192	0.023	0.119	0.209	0.120
	<i>L. ambr.</i>	0.935	0.146	0.058	0.070	0.092	0.075
	<i>Dig. I</i>	0.245	0.156	0.017	0.104	0.942	0.115
	<i>F</i>	0.137	0.883	0.154	0.085	0.117	-0.061
	<i>T</i>	0.196	0.834	-0.007	0.263	0.072	0.050
	<i>t</i>	0.163	0.226	-0.140	0.823	0.061	0.266
	<i>Dig. 4</i>	0.040	0.149	0.336	0.817	0.087	-0.211
	<i>Sp. n.</i>	0.059	0.113	0.931	0.090	0.013	0.204
	<i>D. n. o.</i>	0.149	-0.024	0.202	0.031	0.111	0.926
Самцы	<i>L. brach.</i>	0.058	0.931	0.063	0.034	0.092	0.141
	<i>L. ambr.</i>	0.075	0.904	0.133	0.093	0.133	0.139
	<i>Dig. I</i>	0.168	0.224	0.833	0.074	0.095	0.068
	<i>F</i>	0.068	0.076	0.124	0.116	0.933	-0.022
	<i>T</i>	0.393	0.236	0.048	0.003	0.704	0.295
	<i>t</i>	0.776	0.124	0.153	-0.204	0.161	0.373
	<i>Dig. 4</i>	0.860	0.026	0.089	0.297	0.156	-0.156
	<i>Sp. n.</i>	0.083	0.105	0.167	0.903	0.107	0.209
	<i>D. n. o.</i>	0.063	0.264	0.106	0.254	0.104	0.859
	<i>L. pad.</i>	0.030	-0.012	0.905	0.106	0.068	0.057

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения.

* – индекс признака.

Kluge, 1985) относительная длина предплечья больше, чем у самок. Кроме того, преобладание самцов у *Bufo marinus* и *B. terrestris* отмечено по относительным размерам плеча и предплечья (Lee, 1986, 2001), а у *Bombina variegata* – по длине плеча, бедра и голени (Radojicic et al., 2002). Для *Adeleotus brevis* показаны половые различия по длине предплечья и голени, а также по длине и ширине головы (Katsikaros, Shine, 1997). Эти различия очевидным образом влияют на успех спаривания самцов: с помощью плеча, предплечья и первого пальца самец удерживает самку в амplexусе, кроме того, на первом пальце располагается брачная мозоль. Очевидно также, что более длинные – как в абсолютном, так и относительном смысле – задние конечности обеспечивают самцам боль-

шую подвижность и также влияют на успех спаривания.

Взаимосвязь морфометрических признаков с компонентами приспособленности самцов

Сравнение самцов в амplexусе с одиночными самцами

Различия по отдельным признакам, индексам и остаткам. В 1992 г. самцы в парах ($L = 56.8$ мм) были достоверно ($p = 0.01$) крупнее одиночных самцов ($L = 55.2$ мм) и, соответственно, характеризовались достоверно большей длиной бедра, голени и большим значением величины *Sp.n.* Во все остальные годы сборов достоверных различий между спарившимися и одиночными самца-

Таблица 3. Результаты сравнения (дискриминантный анализ) самцов с самками и самцов двух групп остромордой лягушки по совокупности признаков

Сравнение	Показатели	WL	Первые 5 признаков, дающих максимальный вклад (по убыванию)	MD	Правильно классифицированные особи (%)	
					1-й группы	2-й группы
Самки (1) и самцы (2)	признаки	0.387	<i>Lt. c., Dig. 4, L. antbr., T, t</i>	6.4219	90.08	91.39
	индексы	0.365	<i>Lt. c., L. antbr., Dig. 4, T, t</i>	7.0429	90.91	94.04
	“остатки” ¹	0.429	<i>Lt. c., Dig. 4, L. antbr., T, t</i>	4.3459	88.43	90.07
	“остатки” ²	0.629	<i>Dig. 4, T, Dig. 1, t, D. n. o.</i>	2.3929	74.38	80.13
Самцы в парах (1) и одиночные (2)	признаки	0.903	<i>L. antbr., Sp. n., T, Dig. 1, D. n. o.</i>	0.0028	99.06	2.27
	индексы	0.881	<i>L. antbr., T, Sp. n., Dig. 1, D. n. o.</i>	0.0003	97.17	2.27
	“остатки” ¹	0.881	<i>L. antbr., T, Sp. n., Dig. 1, D. n. o.</i>	0.9519	97.64	4.55
	“остатки” ²	0.890	<i>Dig. 4, T, Dig. 1, t, L. brach.</i>	0.8706	98.58	4.55

Примечание. WL – показатель Wilks' Lambda (везде $p < 0.00$), MD – расстояние по Махаланобису, ¹ – регрессия по *L.*, ² – регрессия по 1-й ГК. Обозначения признаков – см. в тексте.

ми не было. Это позволило объединить вместе данные за все годы. Оказалось, что одиночные и спаривающиеся самцы достоверно различаются длиной плеча и предплечья, причем, удивительным образом, как относительная, так и абсолютная величина этих признаков больше у одиночных самцов (табл. 4). Кроме того, у одиночных самцов были достоверно больше относительные величины длины голени и *D.n.o.* (при использовании 1-й ГК – см. табл. 4). “Величина влияния” и отношение средних значений были максимальными у тех же признаков. По этим показателям выявляются также более крупные (недостоверно) абсолютные и относительные размеры брачной мозоли у самцов в парах. Адаптивность этого различия очевидна, однако причины более крупных размеров отделов передних конечностей, голени и *D.n.o.* у одиночных самцов не вполне ясны. Следует отметить, что такая же направленность различий длины плеча и предплечья были выявлены при сравнении тех же двух групп самцов у травяной лягушки, но лишь в одном из 4 годов исследования (Ляпков и др., 2004).

Различия по совокупности признаков. Сравнение совокупности всех признаков (табл. 3, нижняя часть) также позволяет выявить достоверные различия между двумя рассматриваемыми группами самцов. Как и при анализе отдельных признаков, наибольший вклад в них вносят те же длина предплечья, голени и величина *D.n.o.*.

Этот результат явно противоречит всем изложенным выше косвенным данным, свидетельствующим о том, что половой отбор действует в пользу самцов с более длинными передними конечностями. Можно предположить, что методика сбора материала не выявляет реальных различий половой активности самцов. То, что данный самец был пойман вне пары, не означает, что у него

было (или будет) меньше шансов участвовать в спаривании. Более того, “лучшие” самцы, с более длинными передними конечностями, могут проводить в амplexусе относительно меньше времени, спариваясь быстрее, и тогда с большей вероятностью они будут отлавливаться не в парах, а поодиночке.

При количественной оценке различия самцов этих групп (см. расстояние по Махаланобису и долю правильно классифицированных особей в табл. 3), оказывается, что оно гораздо меньше, чем при сравнении самцов и самок. Сходная ситуация была выявлена нами у травяной лягушки: отловленные на пересте самцы этих двух групп различались между собой незначительно, но все вместе сильно отличались от самок, а также от самцов, находящихся во время размножения вне перестовых водоемов (Ляпков и др., 2004, 2004а). Это позволяет предположить, что и у остромордой лягушки все готовые к размножению и приходящие на перест самцы имеют сходные шансы оставить потомство, в отличие от самцов, не готовых к размножению и не появившихся в перестовых водоемах в данном году.

Ассортативность спаривания по размерам и возрасту самцов и самок и корреляция размеров самцов с плодовитостью самок

Корреляция длины тела самцов и самок в амplexусе была низкой, но достоверной, причем значения параметрического коэффициента корреляции (r) и ранговой корреляции Спирмена (r_s) совпадали практически полностью ($r = 0.189$, $r_s = 0.188$, в обоих случаях $p < 0.01$). Корреляция возраста самцов и самок в парах была еще слабее, но также достоверна ($r = 0.095$, $r_s = 0.106$, $p < 0.02$). Такой же слабой была корреляция длины тела

Таблица 4. Количественные оценки различий по отдельным признакам между двумя группами самцов остромордой лягушки

Признак	Группа	\bar{x}	$x(ind)$	$x(adjust)^1$	$x(res)^2$	$x(adjust)^3$	$x(res)^4$	ES	G_i
<i>L</i>	1	56.36				56.87	-0.027	0.0009	1.00
	2	56.16				57.02	0.130		
<i>L. brach.</i>	1	11.18	0.197	11.19	-0.062	11.18	-0.066	0.0386	1.03
	2	11.56	0.203	11.55	0.300	11.56	0.318		
<i>L. antbr.</i>	1	11.07	0.195	11.08	-0.075	11.07	-0.079	0.0657	1.04
	2	11.52	0.202	11.52	0.362	11.53	0.381		
<i>Dig. 1</i>	1	8.69	0.153	8.69	0.005	8.69	0.002	0.0003	1.00
	2	8.67	0.152	8.67	-0.022	8.67	-0.010		
<i>F</i>	1	28.08	0.498	27.97	-0.041	28.30	-0.059	0.0041	1.00
	2	28.06	0.502	28.17	0.159	28.64	0.284		
<i>T</i>	1	28.06	0.498	27.95	-0.043	28.51	-0.116	0.0060	1.00
	2	28.05	0.502	28.16	0.163	29.18	0.561		
<i>t</i>	1	43.05	0.757	43.07	-0.093	43.01	-0.114	0.0104	1.01
	2	43.64	0.766	43.62	0.450	43.68	0.548		
<i>dig. 4</i>	1	30.52	0.537	30.53	-0.032	30.49	-0.046	0.0024	1.01
	2	30.73	0.540	30.71	0.152	30.76	0.223		
<i>Sp. n.</i>	1	4.97	0.088	4.95	0.010	4.98	0.002	0.0053	1.02
	2	4.88	0.087	4.90	-0.039	4.97	-0.010		
<i>D. n. o.</i>	1	3.79	0.067	3.77	0.009	3.98	-0.025	0.0025	1.021
	2	3.71	0.066	3.73	-0.035	4.13	0.122		
<i>Lt. c.</i>	1	17.50	0.304	17.43	-0.017	17.532	0.040	0.0016	1.00
	2	17.43	0.306	17.49	0.042	17.395	-0.097		
<i>L. pad.</i>	1	6.20	0.109	6.20	0.021	6.19	0.019	0.0105	1.02
	2	6.08	0.107	6.08	-0.102	6.08	-0.089		

Примечания. G_i – отношение средних значений признаков для самцов двух групп. ¹ – коварианса L ; ² – регрессия по L ; ³ – коварианса 1-я ГК; ⁴ – регрессия по 1-й ГК; 1 – спарившиеся самцы, 2 – одиноким. Остальные обозначения – см. табл. 1; обозначения признаков – в тексте.

самцов с плодовитостью самок, с которыми они спаривались. В каждом из годов исследования эта корреляция была близка к нулю, и лишь в объединенной по всем годам выборке большого объема ($n = 871$) была выявлена слабая положительная корреляция между этими признаками ($r = 0.125$, $r_s = 0.136$, $p < 0.01$). Следует также отметить, что у более крупных травяных лягушек корреляция длины тела самцов и самок и корреляция длины тела самцов с плодовитостью самок были несколько выше (соответственно, $r = 0.267$ и $r = 0.290$ – см. Ляпков и др., 2004а). Различия между видами объясняются существенно более мелкими размерами самок у остромордой лягушки. Следовательно, в отличие от травяной лягушки, у остромордой менее выражен отбор, действующий в пользу крупных самцов, которые, благодаря большей плодовитости самок, с которыми они спариваются, оставляют более многочисленное потомство.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Величина всех исследованных морфометрических признаков, в особенности – длины отделов передних конечностей и стопы, у самцов остромордой лягушки достоверно больше, чем у самок. Эти различия касаются как абсолютных значений признаков, так и относительных величин (при сопоставлении с длиной тела или другой характеристикой общих размеров – 1-й ГК). Единственным исключением является ширина головы, которая больше у самок.

У двух близких видов, остромордой и травяной лягушек, выявлен одинаковый характер различий по относительным размерам отделов конечностей и некоторым другим морфометрическим признакам (у самцов эти величины больше), несмотря на различную направленность размерного полового диморфизма. Это – основной довод в пользу действия полового отбора, благоприят-

ствующего самцам с более длинными передними и задними конечностями.

У самок травяной лягушки отбор на плодовитость эффективен, поэтому их размеры в каждом из возрастов, начиная с 4-летнего, больше, чем у самцов. Среди самцов отбор на увеличение размеров также эффективен, поскольку более крупные самцы, спариваясь с более крупными самками, оставляют более многочисленное потомство (Ляпков и др., 2004 а). Самцы остромордой лягушки лишены такой возможности, поскольку у этого вида отбор на увеличение размеров самок не эффективен, по причинам, которые еще предстоит исследовать.

Одной из таких причин могут быть условия зимовки – на суше, а не в воде, как у травяной лягушки. Возможно, что более крупные особи не находили бы подходящих убежищ, расположенных ниже поверхности грунта. Известно, что в популяциях северо-востока ареала остромордой лягушки взрослые особи зимуют обычно в воде и реже – на суше, а их размеры крупнее, чем в европейской части ареала (обзор см. Ляпков, 1997). Если такое ограничение действительно существует, то оно влияет не только на самок, но и на самцов. Этому соответствуют выявленные нами сходные темпы роста обоих полов после первого размножения, т.е. начиная с 3-летнего возраста (Ляпков и др., 2006).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (02-04-49230, 05-04-48701), РФФИ-БРФФИ (06-04-81027) и гранта президента РФ государственной поддержки ведущих научных школ (1825.2003.4 тема 330-11).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иценко В.Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.
- Кабардина Ю.А., 2002. Формирование межвидовых различий по морфометрическим признакам травяной, *Rana temporaria*, и остромордой, *R. arvalis*, лягушек // Зоол. журн. Т. 81, Вып. 2, С. 221–233.
- Кабардина Ю.А., Ляпков С. М., 2001. Формирование полового диморфизма в процессе постметаморфозного роста и адаптивное значение диморфных морфометрических признаков у травяной лягушки // Труды Звенигородской биологической станции. Т. 3, С. 184–201.
- Косова С.В., 1996. Анализ морфометрической и фенетической структуры популяций амфибий рода *Rana* в Беларуси. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 20 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, № 3, С. 356–363.
- Ляпков С.М., 2005. Половой диморфизм у бурых лягушек: различия по размерам тела и демографическим характеристикам // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Изд-во КМК. С. 297–310.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики // Зоол. журн. Т. 83, № 11, С. 1375–1386. – 2004а. 2. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом // Там же. № 12, С. 1448–1462.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. Т. 86, Вып. 4, С. 475–491.
- Песков В.Н., Коцержинская И.М., Манило В.В., Писанец Е.М., 2004. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоол. Т. 38, № 6, С. 29–40.
- Таращук С.В., 1984. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоол. № 5, С. 80–82.
- Терентьев П.В., 1945. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* L. // Зоол. журн. Т. 24, Вып. 3, С. 175–181. – 1950. Лягушка. М.: Советская наука. 346 с.
- Топоркова Л.Я., 1970. О географической изменчивости некоторых признаков амфибий, связанных с полом // Сб. научн. трудов. Уч. зап. Уральск. гос. ун-та. Сер. биол. "Фауна Урала и пути ее реконструкции". № 108, Вып. 7, С. 67–70.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоол. журн. Т. 76, Вып. 2, С. 187–198.
- Яковлев В.А., 1986. К морфологии остромордой лягушки у верхней и нижней границ вертикального распространения в Алтайском заповеднике // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М.: Наука. С. 81–87.
- Babik W., Rafinsky J., 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // J. Zool. Syst. Evol. Research. V. 38, P. 239–247.
- Hayek L.-A., Heyer W.R., 2005. Determining sexual dimorphism in frog measurement data: integration of statistical significance, measurement error, effect size and biological significance // Anais da Academia Brasileira de Ciencias. V. 77, № 1, P. 45–76.
- Howard R.D., Kluge A.G., 1985. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs // Evolution. V. 39, № 2, P. 260–277.
- Katsikaros K., Shiue R., 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection // Biol. J. Linn. Soc. V. 60, P. 39–51.
- Kratochvil L., Fokl M., Rehak I., Frynta D., 2003. Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimor-

- phism in body shape of common lizards // *Can. J. Zool.* V. 81, № 6, P. 1112–1117.
- Lee J.C., 1986. Is the large-male mating advantage in anurans an epiphenomenon? // *Oecologia*, V. 69, № 2, P. 207–212. – 2001. Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus* // *Copeia*, V. 4, P. 928–935.
- Lovich J.E., Gibbons J.W., 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth, development and aging*, V. 56, № 4, P. 269–281.
- Obradovic S., Janev B., 1997. Morphometric study of two brown frog populations (*Rana arvalis* and *Rana temporaria*) from Central Croatia // *Herpetology'97 Abstr.* 3rd World Congress of herpetology, 2–10 August 1997, Prague, Czech Republic, P. 152.
- Radojčić J.M., Cvetković D.D., Tomović L.M. et al., 2002. Sexual dimorphism in fire-bellied toads *Bombina* spp. from the central Balkans // *Folia Zool.* V. 51, № 2, P. 129–140.
- Ranta E., Laurila A., Elmberg J., 1994. Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size // *Oikos*, V. 71, P. 313–321.
- Reist J.D., 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63, P. 1429–1439.
- Thompson G.G., Withers P.C., 2005. Size-free shape differences between male and female Western Australian dragon lizards (Agamidae) // *Amphibia-Reptilia* V. 26, № 1, P. 55–63.

THE SEXUAL DIMORPHISM OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN *RANA ARVALIS*

S. M. Lyapkov, V. G. Cherdantsev, E. M. Cherdantseva

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia

e-mail: lyapkov@mail.ru

The morphometric characteristics were studied in adult frogs (*Rana arvalis*) collected in the same population during some years. All the characteristics studied, including the size of forelimbs and hindlimbs, were shown to be of greater average values in males than in females. The differences between sexes are preserved with adjustment for the body length variation. The same sexual differences were revealed earlier in the related species, *R. temporaria*, despite different trends in sexual dimorphism in these two species. This similarity showed that in both species, the sexual selection favored males with longer limbs. The growth rate of *R. arvalis* individuals of both sexes after the first reproduction was similar, unlike that in individuals of *R. temporaria*. This fact is explained by a low efficiency of the selection favoring the increase in the length of *R. arvalis* female body and decrease in the efficiency of the selection for a greater length of male bodies.