

УДК 597.828

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ САМЦОВ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*).

2. СВЯЗЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ САМЦОВ С ИХ РЕПРОДУКТИВНЫМ УСПЕХОМ

© 2004 г. С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова, А. С. Северцов

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119992

Поступила в редакцию 20.11.2003 г.

Многолетние исследования репродуктивной части популяции травяной лягушки не выявили различий по длине тела и другим морфометрическим признакам между самцами в амплексусе и одиночными самцами, отловленными в нерестовых водоемах. Крупные самцы получают селективное преимущество только в условиях высокой их численности (плотности) в нерестовых водоемах или при их численном преобладании над самками. По сравнению с мелкими, крупные самцы спариваются с более крупными самками и оставляют несколько больше потомков. Вместе с тем выявлены сильные различия по длине тела и морфометрическим признакам между самцами в нерестовых водоемах и теми, которые отловлены вне этих водоемов. То же относится и к самкам соответствующих двух групп. Очевидно, различия между полами обусловлены не только успехом размножения самцов, но и конкуренцией процессов роста и подготовки к размножению и у самцов, и у самок. Более крупные размеры половозрелых самок травяной лягушки – результат не низкой эффективности полового отбора на увеличение размеров самцов, а высокой эффективности отбора на увеличение плодовитости самок.

Сравнение половозрелых травяных лягушек, отловленных в нерестовых водоемах, показало различия между полами по длине тела и ряду морфологических признаков (см. Сообщение 1)¹. Вместе с тем, для выявления взаимосвязи между этими признаками и успешностью размножения как у самцов, так и у самок, необходимо сравнение половозрелых особей, участвующих и не участвующих в размножении. В этой связи, настоящее сообщение посвящено анализу различий между спарившимися самцами и одиночными самцами, отловленными в тех же нерестовых водоемах, а также между приходящими в нерестовые водоемы особями и половозрелыми лягушками, собранными вне нерестовых водоемов.

Задачами данного исследования были:

1. Выявление характера взаимосвязи длины тела и морфометрических признаков самцов с успехом размножения.

2. Оценка влияния интенсивности конкуренции между самцами на взаимосвязь морфометрических признаков с успехом размножения, а также на ассортативность спаривания по размерам. Поскольку плодовитость самок положительно коррелирует с длиной тела, ассортативность по размерам показывает, насколько сильна связь длины тела спарившихся самцов с количеством оставленных потомков.

3. Интерпретация различий по длине тела между взрослыми самцами и самками на основании полученных оценок действия полового отбора (Ляпков и др., 2004, настоящая работа), а также более ранних (Ляпков и др., 2002, 2002а) данных по взаимосвязи длины тела с репродуктивными характеристиками самок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оценки действия полового отбора по длине тела и морфометрическим признакам самцов. Подробное описание сбора материала и получения первичных данных (промеры особей, определение их возраста) приведено в предыдущем сообщении. Количественные оценки действия полового отбора по длине тела и морфометрическим признакам получали на основании сопоставления самцов в амплексусе с одиночными самцами, собранными в тех же нерестовых водоемах. При этом мы допускали, что отловленные в парах самцы оставляли потомство в данном сезоне размножения. Выборка же одиночных самцов была случайной в том отношении, что включала как размножившихся, так и не оставивших потомство особей. Использовали показатели селекционного дифференциала (S) и интенсивности отбора (i) (Arnold, Wade, 1984, 1984a):

$$S = Z_1 - Z_2,$$

$$i = S/\sigma(Z_2),$$

¹ Ляпков С.М. и др., 2004 // Зоол. журн. Т. 83. № 11.

где Z_1 – среднее значение данного признака у самцов в амплексусе, т.е. $Z_1 = (\sum Z_{1k})/n_1$, (Z_{1k} – значение данного признака у k -го самца в амплексусе, n_1 – объем выборки самцов в амплексусе), Z_2 – среднее значение данного признака у одиночных самцов, $\sigma(Z_2)$ – стандартное отклонение. Величины Z_k представляют собой натуральные логарифмы абсолютных значений признака (X_k), т.е. для k -й особи

$$Z_k = \ln X_k.$$

Выбранные количественные показатели отбора (S и i) следовало оценивать в пределах одного года, а также в пределах каждого отдельного нерестового водоема: только в этом случае сравнивались особи, реально взаимодействующие между собой.

В качестве количественного показателя различий между средними значениями признака в двух выборках (т.е. у самцов в парах X_1 и одиночных X_2) использовали относительную разность этих средних, выраженную в процентах, т.е. $(X_1 - X_2)/X_2 \times 100\%$. Использование этого показателя позволило получить количественные оценки, необходимые для сравнения наших данных с литературными в тех случаях, когда в публикациях указаны только средние значения и не приведены показатели S и i .

Особей в амплексусе отлавливали также на путях миграций с зимовки (р. Москва) к нерестовым водоемам весной 1993 и 1994 гг. Кроме того, мы оценивали различия по длине тела и морфометрическим признакам между готовыми к размножению особями и половозрелыми, но не участвующими в размножении. Для этого лягушек собирали также с помощью заборчиков, расположенных вдоль берега реки, на расстоянии около 10 м от уреза воды (подробнее см. Ляпков и др., 2002а). Далее отдельно самцов и самок, отловленных в нерестовых водоемах в период размножения, сравнивали с особями, отловленными заборчиками. Эти последние собирались либо весной (но они выходили с зимовки сравнительно поздно и не участвовали в размножении), либо осенью, перед уходом в зимовку. Такие отловы были проведены весной 1995–1997 гг. и осенью 1994–1996 гг.

Оценка интенсивности конкуренции между самцами в нерестовых водоемах. Для оценки интенсивности конкуренции использовали показатель относительной численности самцов, т.е. их численности в нерестовых водоемах, деленной на численность самок, находящихся одновременно с ними в тех же водоемах². Чтобы оценить эту численность, в 1993–1995 гг. отлавливали и учитывали самцов и самок в нерестовых водоемах; во избежание повторных учетов отловленных лягу-

шек метили индивидуально. Полученные значения относительной численности самцов сопоставляли с величинами селекционного дифференциала и интенсивности отбора, а также с оценками ассортативности спаривания по длине тела. Как уже отмечалось, от размеров самцов может зависеть не только успешность спаривания, но и количество оставляемых ими потомков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение по длине тела и морфометрическим признакам самцов в парах и одиночных самцов, собранных в нерестовых водоемах

Для сравнения средних значений длины тела и каждого из морфометрических признаков (и их индексов) у самцов в парах и у одиночных самцов использовали выборки одного года или выборки из одного водоема в пределах одного года (табл. 1). Средние значения этих признаков у самцов двух рассматриваемых групп в большинстве случаев были сходны, причем их величина для самцов в паре могла быть как больше, так и меньше, чем у одиночных. Средняя длина тела достоверно не отличалась у самцов двух групп ни в одном из годов. Вместе с тем, различия между годами в пределах каждой группы были достоверными (согласно результатам 2-факторного дисперсионного анализа, факторы “годы” и “группы”). Это объясняется мелкими размерами особей в выборке 1996 г. по сравнению с другими годами (табл. 1). В итоге, величины селекционного дифференциала (S) и интенсивности отбора (i) по длине тела, полученные при сравнении самцов в парах и одиночных самцов из различных водоемов и в различные годы, были близки к нулю (табл. 1). При рассмотрении отдельных морфометрических признаков также были выявлены различия между годами, соответствующие таковым по длине тела, однако достоверными они были редко. Только в 1993 г. длина плеча и предплечья отличались довольно сильно (более 10%). Мы не можем предложить объяснений расхождений по этим признакам, поскольку различия по длине тела составляли всего 0.1%. Величины S и i по отдельным морфометрическим признакам не уклоняются сильно от нулевого значения), поэтому различия по индексам наблюдались крайне редко: только по относительной длине плеча и предплечья в 1993 г., вследствие наиболее сильных различий по абсолютным значениям этих признаков (табл. 1).

Кроме того, у этих двух групп самцов выявляется сходный характер зависимости каждого из признаков от длины тела, причем относительные значения несколько уменьшались с увеличением размеров тела. В качестве примеров приведена зависимость от длины тела абсолютной и относи-

²Эту относительную численность в англоязычной литературе называют “operational sex ratio”, что можно перевести как “соотношение численности полов в данный момент”.

Таблица 1. Сравнение самцов в парах (\bar{X}_1) с одиночными самцами (\bar{X}_2) в нерестовых водоемах по средним значениям длины тела и морфометрических признаков

Год	<i>n</i>	Признак	X_1	X_2	<i>S</i>	<i>i</i>	$(X_1 - X_2)/X_2$ (%)
1	2	3	4	5	6	7	8
1993	$n(X_1) = 9$	<i>L</i>	74.80	74.90	-0.001	-0.015	-0.138
	$n(X_2) = 61$	<i>L. brach</i>	15.07	17.49	<u>-0.151</u>	-1.302	-13.870
		<i>L. antbr</i>	14.79	16.61	<u>-0.117</u>	-1.078	-10.921
		<i>Dig. 1</i>	11.54	11.31	0.020	0.219	2.024
		<u><i>L. brach/L</i></u>	0.201	0.233	<u>-0.150</u>	-2.011	-13.772
		<u><i>L. antbr/L</i></u>	0.198	0.222	<u>-0.116</u>	-1.764	-10.760
		<u><i>Dig. 1/L</i></u>	0.155	0.151	0.022	0.351	2.202
1994	$n(X_1) = 150$	<i>L</i>	75.26	76.5	-0.017	-0.290	-1.621
	$n(X_2) = 100$	<i>L. brach</i>	15.49	15.41	0.005	0.087	0.541
		<i>L. antbr</i>	15.56	15.51	0.004	0.050	0.322
		<i>Dig. 1</i>	11.43	11.4	0.003	0.060	0.336
		<i>L. pad</i>	8.93	8.765	<u>0.018</u>	0.328	1.844
		<i>F</i>	37.13	37.21	-0.003	-0.043	-0.202
		<i>T</i>	37.30	37.59	-0.009	-0.155	-0.780
		<i>t</i>	51.80	53.92	<u>-0.041</u>	-0.741	-3.932
		<i>Dig. 4</i>	40.18	40.95	-0.020	-0.380	-1.880
		<u><i>L. brach/L</i></u>	0.206	0.202	0.022	0.444	2.249
		<u><i>L. antbr/L</i></u>	0.207	0.203	0.021	0.368	2.072
		<u><i>Dig. 1/L</i></u>	0.152	0.149	0.020	0.408	2.067
		<u><i>L. pad/L</i></u>	0.119	0.115	0.035	0.724	3.582
		<u><i>F/L</i></u>	0.494	0.487	0.014	0.281	1.404
		<u><i>T/L</i></u>	0.496	0.492	0.008	0.204	0.826
<u><i>t/L</i></u>	0.690	0.706	-0.024	-0.370	-2.373		
<u><i>Dig. 4/L</i></u>	0.535	0.536	-0.003	-0.056	-0.245		
1995	$n(X_1) = 92$	<i>L</i>	75.08	75.3	-0.003	-0.054	-0.297
	$n(X_2) = 100$	<i>L. brach</i>	16.14	16.06	0.004	0.066	0.538
		<i>L. antbr</i>	16.10	15.93	0.010	0.139	1.088
		<i>Dig. 1</i>	11.88	11.69	0.017	0.264	1.626
		<i>L. pad</i>	8.58	8.67	-0.011	-0.177	-1.083
		<i>F</i>	38.02	38.31	-0.009	-0.140	-0.752
		<i>T</i>	38.25	38.67	-0.012	-0.203	-1.086
		<i>t</i>	54.84	55.98	<u>-0.021</u>	-0.325	-2.042
		<i>Dig. 4</i>	39.43	40.06	-0.017	-0.288	-1.561
		<i>Lt. c.</i>	23.51	23.72	-0.010	-0.133	-0.884
		<u><i>L. brach/L</i></u>	0.215	0.213	0.007	0.157	0.801
		<u><i>L. antbr/L</i></u>	0.215	0.212	0.013	0.244	1.329
		<u><i>Dig. 1/L</i></u>	0.159	0.155	0.020	0.344	1.987
		<u><i>L. pad/L</i></u>	0.114	0.115	-0.008	-0.144	-0.772
		<u><i>F/L</i></u>	0.507	0.509	-0.005	-0.116	-0.500
		<u><i>T/L</i></u>	0.510	0.514	-0.008	-0.250	-0.811
		<u><i>t/L</i></u>	0.731	0.744	-0.018	-0.326	-1.762
<u><i>Dig. 4/L</i></u>	0.526	0.533	-0.014	-0.243	-1.353		
<u><i>Lt. c./L</i></u>	0.086	0.087	-0.013	-0.229	-0.615		

Таблица 1. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8
1996	$n(X_1) = 42$ $n(X_2) = 61$	<i>L</i>	71.21	71.07	0.003	0.040	0.209
		<i>L. brach</i>	15.12	15.21	-0.004	-0.049	-0.618
	<i>L. antbr</i>	15.31	15.15	0.012	0.130	1.069	
	<i>Dig. 1</i>	11.54	11.37	0.015	0.212	1.468	
	<i>L. pad</i>	8.42	8.451	-0.004	-0.041	-0.404	
	<i>F</i>	35.86	35.82	0.002	0.023	0.105	
	<i>T</i>	36.17	36.34	-0.004	-0.050	-0.489	
	<i>t</i>	54.12	54.61	-0.009	-0.131	-0.893	
	<i>Dig. 4</i>	38.79	38.70	0.003	0.034	0.209	
	<i>Lt. c.</i>	22.24	22.31	-0.002	-0.020	-0.329	
	<u><i>L. brach/L</i></u>	0.213	0.214	-0.008	-0.125	-0.725	
	<u><i>L. antbr/L</i></u>	0.215	0.213	0.008	0.137	0.863	
	<u><i>Dig. 1/L</i></u>	0.162	0.160	0.012	0.231	1.156	
	<u><i>L. pad/L</i></u>	0.118	0.119	-0.007	-0.139	-0.630	
	<u><i>F/L</i></u>	0.504	0.504	-0.001	-0.021	-0.103	
	<u><i>T/L</i></u>	0.508	0.512	-0.008	-0.177	-0.711	
	<u><i>t/L</i></u>	0.761	0.770	-0.012	-0.301	-1.187	
	<u><i>Dig. 4/L</i></u>	0.545	0.546	-0.001	-0.009	-0.107	
<u><i>Lt. c./L</i></u>	0.085	0.086	-0.017	-0.285	-0.437		

Примечание. Подчеркнуты названия тех признаков, по совокупности относительных величин которых выявлены достоверные различия между двумя группами самцов. n – объем выборки; S – селекционный дифференциал (подчеркнутые значения соответствуют случаям, когда выявлены достоверные ($p < 0.01$) различия между соответствующими группами самцов); i – интенсивность отбора. $(\bar{X}_1 - \bar{X}_2) / \bar{X}_2$ – количественная оценка различия средних значений (%). Условные обозначения признаков см. Ляпков и др., 2004.

тельной длины предплечья (рис. 1), голени (рис. 2), 1-го пальца (рис. 3) и ширины головы (рис. 4).

Сравнение этих двух групп самцов по совокупности относительных величин признаков с помощью дискриминантного анализа, выявило достоверные различия (Wilks' lambda = 0.8595; $F(11, 347) = 5.156$; $p < 0.00001$). Вместе с тем расстояние между этими двумя группами по Махаланобису (0.66) было меньше, чем при сравнении самцов и самок (6.99 – см. Ляпков и др., 2004), отловленных на нересте (рис. 5). Доля правильно классифицированных самцов в парах составила 71.71%, одиночных самцов – 58.39%. Таким образом, успешность спаривания самцов, пришедших в нерестовые водоемы, не определяется их морфологическими особенностями.

Сравнение самцов, собранных в местах размножения и на путях миграций к нерестовым водоемам, по средней длине тела

По средней длине тела одиночных самцов сравнивали с самцами в парах, собранными в трех различных местах: 1. на берегу реки неподалеку от нерестовых водоемов во время миграции к ме-

сту нереста (т.е. после выхода с зимовки, но до начала размножения); 2. в нерестовом водоеме, но вне скопления кладок икры; 3. в нерестовом водоеме, в скоплении кладок икры (т.е. там, где вероятность участия самцов в размножении максимальна). В ряде случаев (табл. 2) средняя длина тела одиночных самцов была достоверно больше, но их отличие от спарившихся особей указанных выше групп никогда не было сильным. Достоверно большая средняя длина тела самцов в парах была лишь в одном случае (1996 г., водоем № 6). При объединении данных по всем водоемам за все годы, достоверные различия между самцами в парах и одиночными были выявлены только среди 4-летних особей, а общей тенденцией также было небольшое превосходство в размерах у одиночных самцов (табл. 2).

Полученные результаты лишь частично совпадают с литературными данными (табл. 3). У травяной лягушки самцы в парах были мельче одиночных (Ryser, 1989), либо их размеры в этих двух группах совпадали (Elmberg, 1987). У *R. sylvatica* (Howard, 1980) самцы в парах были крупнее. У других Anura (в основном, видов рода *Bufo*) также не наблюдается четкой закономерности, хотя

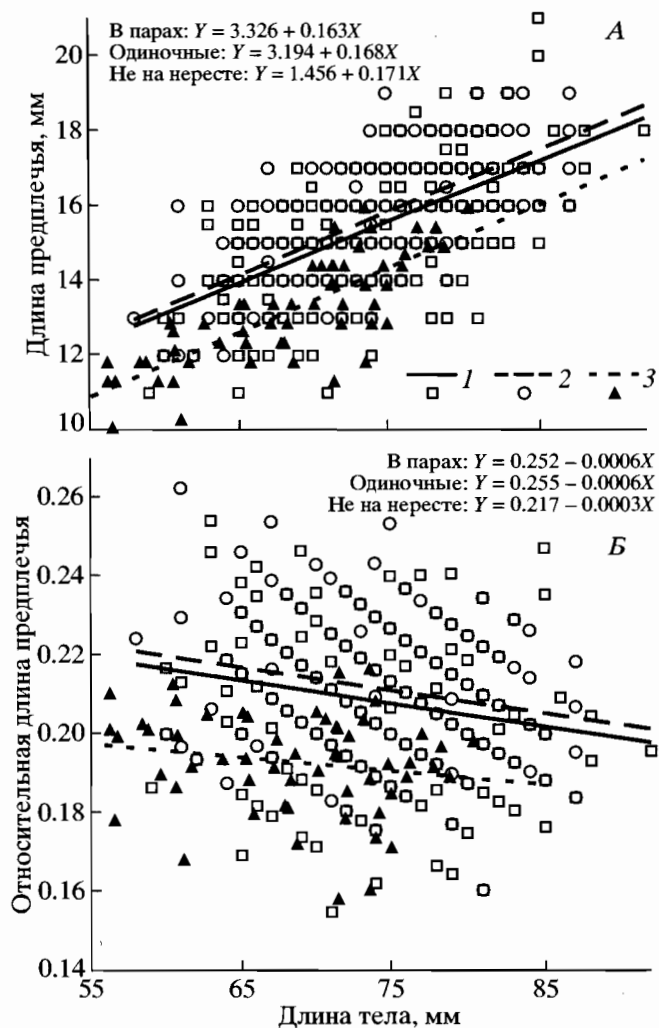


Рис. 1. Зависимость абсолютного (А) и относительного (Б) значений длины предплечья от длины тела у самцов в парах (1); одиночных самцов (2); у самцов, отловленных вне нерестовых водоемов (3).

и существует тенденция к превосходству у самцов в парах по длине тела и другим признакам. Так, при сравнении одиночных, спарившихся (но не размножавшихся) и размножавшихся самцов *B. bufo* было показано, что у последней группы длина тела максимальна, что не совпадает с нашими данными (обзор см. Amntzen, 1999). Причиной несовпадения результатов может быть более сильное, чем у травяной лягушки, превосходство самок *B. bufo* по длине тела по сравнению с самцами, что обеспечивает сравнительно крупным самцам больший успех спаривания и оплодотворения.

Для объяснения слабой взаимосвязи между различиями в размерах тела самцов и успехом размножения необходимо рассмотреть также соотношение численности самцов и самок в нерестовых водоемах. Эту относительную численность используют как оценку интенсивности конкурен-

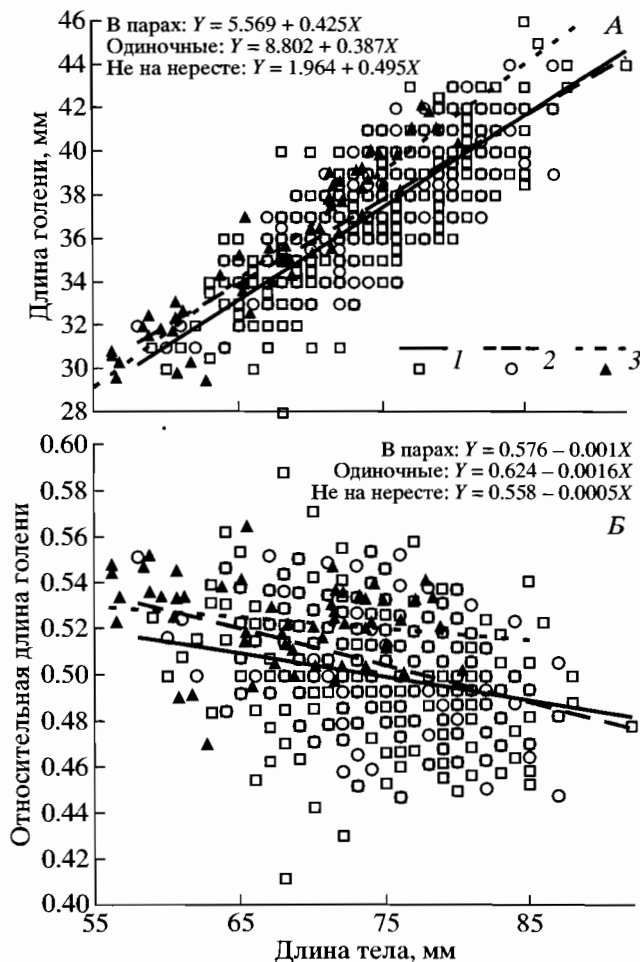


Рис. 2. Зависимость абсолютного (А) и относительного (Б) значений длины голени от длины тела у самцов в парах, одиночных самцов, и самцов, отловленных вне нерестовых водоемов. Условные обозначения для 1–3 здесь и на рис. 3, 4 – те же, что на рис. 1.

ции за самок (Howard, Kluge, 1985). Сопоставления показателей действия отбора с этим соотношением численности следует проводить для отдельных водоемов в пределах одного года (табл. 2). Корреляция соотношения численности с селекционным дифференциалом (по длине тела самцов) близка к нулевой ($R_S = 0.10$; $p = 0.798$), также как с интенсивностью отбора ($R_S = 0.05$; $p = 0.898$). Это означает, что усиление конкуренции в данном нерестовом водоеме не увеличивает успех спаривания самцов определенных размеров тела.

Столь же высокие, как выявленные нами (максимум 6.98), значения относительной численности самцов травяной лягушки на нерестилищах наблюдались в других исследованиях крайне редко (табл. 4). Создаваемые в условиях опыта высокие значения относительной численности (5.33) были несколько ниже наблюдаемых в природе (6.25). Минимальное отмеченное нами значение (1.45) несколько превышало приведенные в литературе

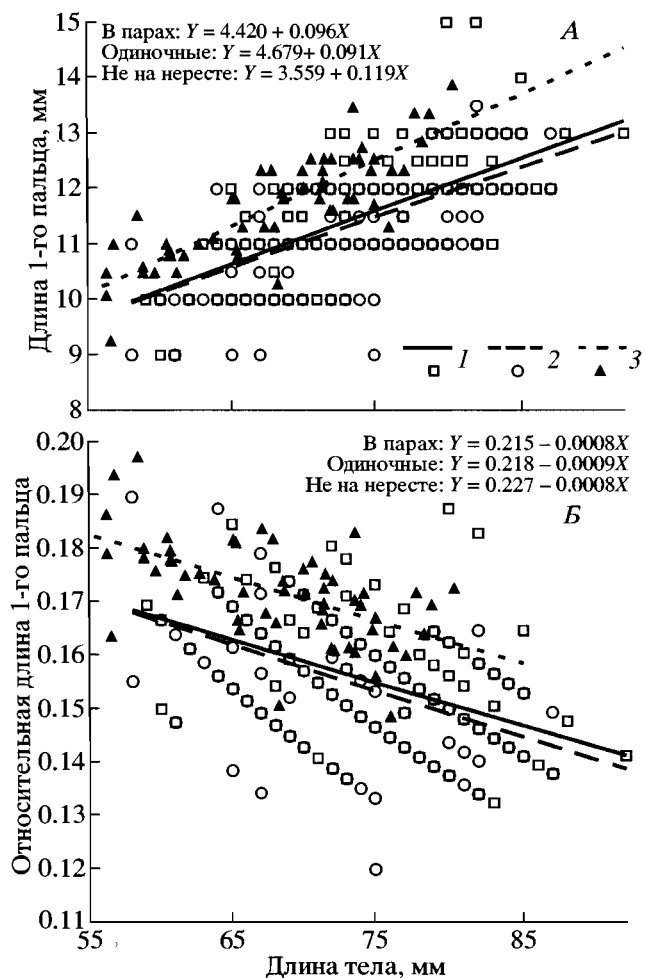


Рис. 3. Зависимость абсолютного (А) и относительного (Б) значений длины 1-го пальца от длины тела у самцов в парах, одиночных самцов, и самцов, отловленных вне нерестовых водоемов.

(см. табл. 4). Вместе с тем, преимущество при спаривании более крупных самцов было отмечено только или при максимальной относительной численности самцов (Arak, 1982, цит. по: Elmberg, 1991), или при максимальной их плотности, созданной в эксперименте (Elmberg, 1991).

Сравнение взрослых особей на нересте с особями, собранными вне нерестовых водоемов

В весенних отловах заборчиками (табл. 5) преобладали неполовозрелые лягушки, а также самки, сходные по размерам с размножавшимися, но не готовые к размножению в данном году (без зрелой икры). И напротив, половозрелые самцы и готовые к размножению самки встречались в этих отловах крайне редко, что объясняется их более ранним выходом с зимовки.

Сравнение по средней длине тела самцов, отловленных в нерестовых водоемах, с самцами, не

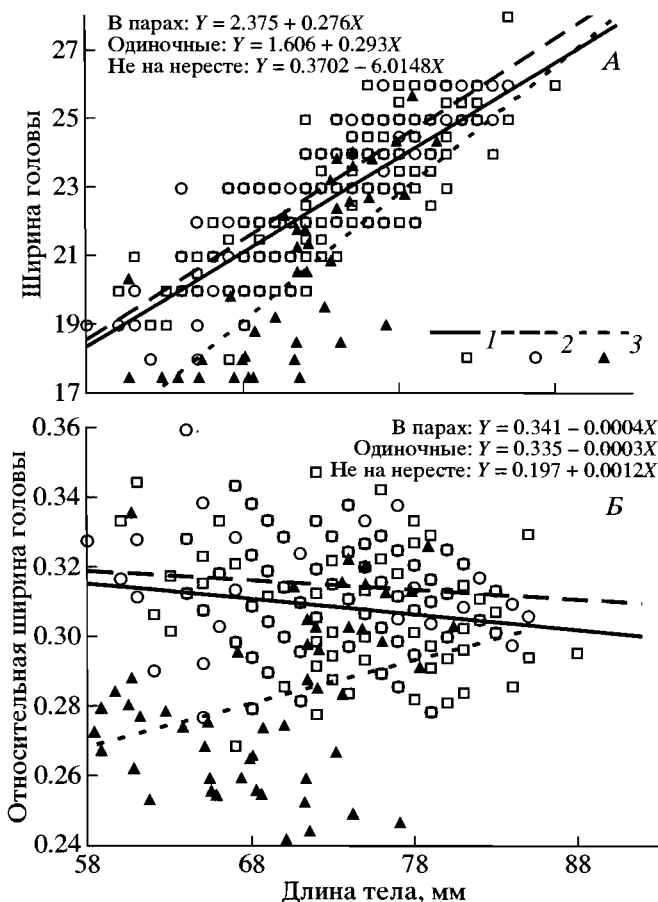


Рис. 4. Зависимость абсолютного (А) и относительного (Б) значений ширины головы от длины тела у самцов в парах, одиночных самцов, и самцов, отловленных вне нерестовых водоемов.

участвовавшими в размножении (отловленными весной заборчиками в конце сезона размножения), выявило более сильные различия, чем между самцами в нерестовых водоемах (табл. 6). Следствием этого были существенно более высокие значения селекционного дифференциала и интенсивности отбора по длине тела. Такие же сильные различия (табл. 6) были выявлены и при сравнении двух групп самок (размножавшихся и не размножавшихся, т.е. самок без овулировавшей икры, отловленных весной заборчиками). Сильные различия между группами сохранялись в течение всех трех лет наблюдений (с 1995 по 1997 г.), что указывает на их закономерный характер. Количественные оценки различий (т.е. *S*, *i* и разность в процентах) намного превышали известные из литературы (см. табл. 3).

Кроме того, самцов, отловленных на нерестилищах весной 1997 г., сравнивали с самцами, отловленными заборчиками осенью 1996 г. перед уходом в зимовку. Сопоставлялись длина тела, и совокупность морфометрических признаков

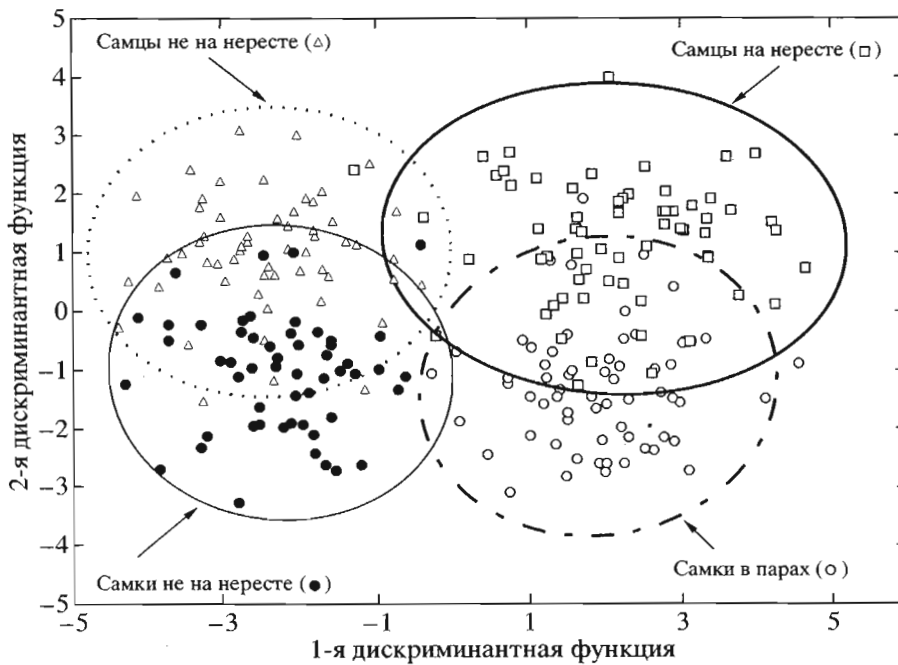


Рис. 5. Распределение самок в парах, самцов в парах, одиночных самцов в нерестовых водоемах и самцов не на нересте в пространстве 1-й и 2-й дискриминантных функций по результатам анализа относительных значений (индексов) морфометрических признаков (внутри каждого эллипса находится 95% особей данной группы).

(табл. 7). Чтобы исключить влияние расхождений в размерах, самцов сравнивали и по абсолютным значениям морфометрических признаков, и по индексам. Кроме самцов, сравнивали самок тех же двух групп. Размножившиеся самцы были достоверно крупнее отловленных осенью ($p < 0.01$); у самок наблюдалась такая же тенденция, но различия были недостоверными. У размножившихся особей обоих полов были также достоверно больше средняя длина плеча и предплечья ($p < 0.01$), однако средние значения других признаков (длина стопы и 4-го пальца) были достоверно больше у особей в осенней выборке. Кроме того, у лягушек обоих полов осенью были достоверно больше значения индексов тех же (длина стопы и 4-го пальца) и других признаков (длина 1-го пальца и голени), но меньше относительная ширина головы (рис. 1–4). Этот “проигрыш” размножившихся особей по величине ряда признаков и индексов можно рассматривать как свидетельство в пользу конкуренции процесса роста отдельных частей тела (прежде всего – задних конечностей) с процессом подготовки к размножению. Ранее такие конкурентные отношения между ростом задних конечностей и репродукцией были выявлены у самок остромордой лягушки (Черданцев и др., 1997). Возможно также, что сравнительно быстрый рост отделов задних конечностей – результат пропуска размножения в данном году.

Следствием этих различий по отдельным признакам было достоверное различие по совокуп-

ности индексов морфометрических характеристик (рис. 6) как между самками (Wilks' lambda = 0.1926; $F(10, 241) = 101.015$; $p < 0.00001$), так и между самцами (Wilks' lambda = 0.2868; $F(10, 405) = 100.693$; $p < 0.00001$) двух групп, расстояние по Махаланобису составило, соответственно, 24.89 и 21.03. Доля правильно классифицированных самок на нересте достигла 99.49%, не на нересте – 100%. Для самцов соответствующие значения составили 99.44% и 98.25%. Замечательно, что эти различия между уходящими в зимовку и размножившимися особями одного пола были сильнее, чем между самцами и самками, отловленными на нересте (см. выше), и чем различия между полами в осенней выборке (расстояние по Махаланобису 14.09).

Ассортативность спаривания по длине тела и возрасту

Ассортативность спаривания по размерам тела и по возрасту оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена; полученные результаты и литературные данные сведены в табл. 8. В пределах одного года ассортативность и по длине тела, и по возрасту была достоверной только в 1997 г. Наиболее вероятно, что такая сравнительно высокая положительная корреляция связана с самыми низкими средними значениями длины тела и у самцов, и у самок (Ляпков и др., 2004; табл. 1): мелкие самцы спаривались только с мелкими самками, и это обеспечивало

Таблица 2. Сравнение по средней длине тела самцов в парах (\bar{L}_1), собранных в местах размножения (в скоплении кладок икры и вне этого скопления) и на путях миграций, с одиночными самцами (L_2) в нерестовых водоемах

Год	№ водоема	Выборка	$n(L_1)$	L_1	$n(L_2)$	L_2	S	i	$(L_1-L_2)/L_2$ (%)	$R(L_\sigma L_\varphi)$	
1993	1 (3.14)	Пары вне скопления	132	74.88	487	78.36	-0.045	-0.534	-4.444	<u>0.285</u>	
		Пары в скоплении	65	77.89	487	78.36	-0.008	-0.090	-0.599	<u>0.317</u>	
		Все пары вместе	197	75.87	487	78.36	-0.033	-0.387	-3.175	<u>0.293</u>	
	6 (2.50)	Пары на берегу реки	11	77.64	274	78.03	-0.003	-0.029	-0.508	0.024	
		Пары вне скопления	31	75.77	274	78.03	-0.030	-0.331	-2.894	<u>0.435</u>	
		Пары в скоплении	155	77.68	274	78.03	-0.004	-0.049	-0.447	<u>0.268</u>	
	5 (2.73)	Все пары вместе	197	77.38	274	78.03	-0.008	-0.092	-0.836	<u>0.292</u>	
		Пары вне скопления	31	79.39	71	78.52	0.011	0.163	1.091	0.225	
		Пары в скоплении	10	79.30	71	78.52	0.010	0.147	0.982	-0.159	
	8 (1.74)	Все пары вместе	41	79.37	71	78.52	0.011	0.159	1.064	0.130	
		Пары вне скопления	43	76.79	32	80.69	-0.049	-0.532	-4.829	0.217	
		Все водоемы	478	76.88	864	78.36	-0.019	-0.226	-1.889	<u>0.283</u>	
1995	1 (1.85)	Пары на берегу реки	48	75.48	167	79.37	-0.049	-0.681	-4.896	0.105	
		Пары вне скопления	50	74.74	167	79.37	-0.060	-0.827	-5.828	-0.022	
		Пары в скоплении	98	77.90	167	79.37	-0.019	-0.266	-1.849	<u>0.435</u>	
	6 (3.00)	Все пары вместе	196	76.50	167	79.37	-0.037	-0.511	-3.610	<u>0.278</u>	
		Пары вне скопления	32	78.28	206	76.59	0.022	0.292	2.205	0.340	
		Пары в скоплении	71	78.11	206	76.59	0.021	0.273	<u>1.946</u>	<u>0.285</u>	
	5 (1.45)	Все пары вместе	103	78.17	206	76.59	0.021	0.279	<u>2.012</u>	<u>0.303</u>	
		Пары вне скопления	44	78.07	20	78.20	-0.002	-0.036	-0.169	-0.137	
		Все водоемы	349	77.15	393	77.85	-0.009	-0.118	-0.907	<u>0.257</u>	
	1995	1 (1.80)	Пары вне скопления	51	76.31	115	75.40	0.011	0.162	1.212	0.013
			Пары в скоплении	92	75.08	115	75.40	-0.004	-0.064	-0.430	0.146
			Все пары вместе	143	75.52	115	75.40	0.001	0.017	0.156	0.096
6 (1.58)		Пары в скоплении	55	75.20	32	76.13	-0.014	-0.212	-1.215	0.200	
		Все водоемы	198	75.43	147	75.56	-0.003	-0.037	-0.170	0.134	
		Все водоемы	42	71.21	61	71.07	0.003	0.040	0.209	0.281	
1996	Все годы вместе	2-летние	19	66.89	7	66.57	0.004	0.081	0.486		
		3-летние	105	70.92	52	72.23	-0.020	-0.494	-1.809		
		4-летние	141	74.58	72	76.06	-0.020	-0.567	-1.938		
		5-летние	80	79.46	38	80.24	-0.010	-0.247	-0.965		
		6-летние	25	79.12	6	82.33	-0.041	-1.251	-3.903		

Примечание. Подчеркнутые значения соответствуют случаям, когда выявлены достоверные ($p < 0.01$) различия между соответствующими группами самцов.

$R(L_\sigma L_\varphi)$ – коэффициенты корреляции длины тела самца и самки в парах, подчеркнуты значения, достоверно отличающиеся от нуля. Остальные обозначения – см. табл. 1.

В скобках указано отношение численности самцов к численности самок, принятой за единицу.

увеличение коэффициента корреляции. Другой причиной могла быть максимальная относительная численность самцов (6.98) в 1997 г. В более раннем исследовании популяции Звенигородской биостанции (Мина, 1974) в пределах одного года и одного водоема была выявлена положительная ассортативность (оцененная по величине коэф-

фициента взаимной сопряженности) по длине тела, но не по возрасту. Причиной неполного совпадения с нашими результатами могли быть сравнительно крупные размеры и самцов, и самок в выборке 1973 г. (Мина, 1974; табл. 1 и 2), а также меньшая точность измерения длины тела (до 5 мм) и способ измерения лягушек (“не разъединяя сам-

Таблица 3. Сравнение самцов в парах (\bar{X}_1) с одиночными самцами (\bar{X}_2) в нерестовых водоемах по средним значениям длины тела (L , мм), веса тела (W , г) и морфометрических (мм) признаков (литературные данные)

Вид	Признак	$n(X_1)$	X_1	$n(X_2)$	X_2	Оценка отбора или плотности		$(X_1 - X_2)/X_2(\%)$	Источник
<i>R. temporaria</i>	<i>L</i>	39	74.1	223	73.9	–	–	0.27	Elmberg, 1987
	<i>F + T + t</i>	39	127.7	223	129.1			–1.08	»
<i>R. temporaria</i>	<i>L</i>	10	72.8	30	69.2	4 ¹	51 ²	5.20	Elmberg, 1991
		10	71	30	69.8	4 ¹	51 ²	1.72	»
		10	71	30	69.8	4 ¹	51 ²	1.72	
		7	71.7	25	69.6	4 ¹	40 ²	3.02	
		7	70.4	17	69.6	3.43 ¹	30 ²	1.15	
		5	69.6	19	69.9	4 ¹	30 ²	–0.43	
		10	71.4	30	70.3	4 ¹	20 ²	1.56	
		10	71.1	30	70.4	4 ¹	20 ²	0.99	
		8	72.6	32	70.1	4 ¹	20 ²	3.57	
		7	71.5	33	70.4	5 ¹	20 ²	1.56	
		6	72.2	26	70.4	5.33 ¹	16 ²	2.56	
		6	69.2	20	71.5	4.33 ¹	13 ²	–3.22	
		8	71.5	34	70.4	4.20 ¹	21 ²	1.56	
<i>R. temporaria</i>	<i>L</i>	80	74	243	75.3	1.63 ¹		–1.73	Ryser, 1989
<i>R. sylvatica</i>	<i>L</i>	52	40	346	38.9			2.83	Howard, 1980
<i>B. americanus</i>	<i>L</i>	42	65	93	67			–2.99	Licht, 1976
<i>B. bufo</i>	<i>L</i>	25	79.3	26	74.2	0.03 ³	0.43 ⁴	6.87	Hoglund, Saterberg, 1989
	<i>L. antbr</i>	25	22.3	26	23	–0.01 ³	–0.09 ⁴	–3.04	
	<i>L. pad</i>	25	4.3	26	4	0.03 ³	0.49 ⁴	7.50	
	<i>W</i>	25	40	26	44.5	–0.07 ³	–0.39 ⁴	–10.11	
<i>B. bufo</i> ^p	<i>L</i>	15	64.5	141	62.7			2.79	Loman, Madsen, 1986
<i>B. bufo</i> ^m	<i>L</i>	7	62.7	164	60.9			2.87	
<i>B. calamita</i>	<i>L</i>	62	73.7	148	72.5			1.66	Tejedo, 1992
	<i>W</i>	62	34.9	148	33.4			4.49	
<i>B. calamita</i>	<i>L</i>	43	77.7	124	75.2			3.32	»
1988 г.	<i>W</i>	43	42.9	124	38.7			10.85	
<i>B. marinus</i>	<i>L. antbr</i>		25.0		22.4			11.94	Lee, 1986
<i>B. terrestris</i>	<i>L. antbr</i>		13.4		12.9			4.51	»
<i>B. woodhousei</i>	<i>L</i>	60	93	460	91			2.20	Woodward, 1982

Примечание. ^p – рано приходящие на нерестилище; ^m – поздно приходящие на нерестилище; ¹ – относительная численность самцов (число самцов/число самок); ² – плотность самцов (экз/м², в условиях опыта); ³ – *S* (селекционный дифференциал); ⁴ – *i* (интенсивность отбора). Остальные обозначения – см. табл. 1.

ца и самку» – см. Мина, 1974; с. 1827). Вместе с тем, корреляция относительной численности самцов (в данном водоеме в данном году – табл. 2) с показателем ассортативности была положительной ($R_S = 0.733$; $p = 0.0246$). Это подтверждает, что усиление конкуренции между самцами ведет к положительной ассортативности спаривания по размерам.

При изучении других популяций травяной лягушки (см. табл. 8) положительной ассортативности по длине тела не было выявлено. Исключени-

ем была положительная корреляция размеров самцов и самок в одном водоеме при сравнительно длительном периоде размножения, а также высокой плотности и относительной численности самцов (Agak, 1982, цит. по Elmberg, 1991). Следует отметить, что положительная ассортативность не была обнаружена даже в случае преимущества более крупных самцов при высокой плотности и относительной численности самцов в условиях опыта (Elmberg, 1991).

Таблица 4. Соотношение численности ($n_{\delta} : n_{\varphi}$) самцов и самок (принятой за единицу) в нерестовых водоемах (литературные данные)

Место исследования	Вид	Выборка	$n_{\delta} : n_{\varphi}$	Источник
Англия	<i>R. temporaria</i>	Водоем 1	4.76...6.25	Arak, 1982
»	»	Водоем 2	5.26	»
»	»		1.80	Arak, 1988
Швеция центральная	»	Естеств. водоем	6.15	Elmberg, 1986
»	»	Естеств. водоем	1.85	Elmberg, 1990
»	»	Опыт	1.00...5.33	Elmberg, 1991
Швейцария,	»	Естеств. водоем*	1.18	Ryser, 1986
600 м над ур. м.	»		1.63	»
США, Мичиган	<i>R. sylvatica</i>		2.40	Howard, Kluge, 1985
Московская обл., ЗБС	<i>R. temporaria</i>		1.45...6.98	Наши данные

* По данным отловов заборчиком, окружающим весь водоем.

Таблица 5. Абсолютная численность (N) и доля (%) неполовозрелых особей, самок и самцов травяной лягушки, отловленных заборчиками

Год и сезон	Возрастной класс, пол							
	неполовозрелые		самки с икрой		самки без икры		самцы	
	N	%	N	%	N	%	N	%
1994, осень	319	29.2	484	44.4	не отмечали		288	26.4
1995: весна	315	54.3	8	1.4	174	30	83	14.3
осень	2230	41.7	853	16.0	688	12.9	1575	29.5
1996, весна	1450	78.1	30	1.6	335	18.0	41	2.2
осень	176	13.0	281	20.7	502	37.0	396	29.2
1997, весна	149	57.8	2	0.8	94	36.4	13	5.0

Таблица 6. Сравнение по средней длине тела самцов (самок), собранных в нерестовых водоемах (\bar{L}_1), с самцами (самками), не принимавшими участие в размножении (\bar{L}_2)

Пол	Год	$n(L_1)$	L_1	$n(L_2)$	L_2	S	t	$(L_1-L_2)/L_2(\%)$
Самцы	1995	345	75.48	77	61.42	0.214	2.855	<u>22.91</u>
	1996	103	71.13	38	66.79	0.066	0.878	<u>6.493</u>
	1997	64	72.55	13	64.62	0.119	1.443	<u>12.27</u>
Самки	1995	231	78.48	157	59.36	0.280	3.786	<u>32.20</u>
	1996	76	73.61	331	57.28	0.249	2.330	<u>28.50</u>
	1997	72	74.36	88	58.86	0.231	2.460	<u>26.33</u>

Примечание. Подчеркнутые величины относительных различий между средними соответствуют случаям, когда различия между соответствующими группами самцов (самок) достоверны ($p < 0.01$). Остальные обозначения – см. табл. 1.

В отношении репродуктивной приспособленности самцов, наибольшее значение положительной ассортативности состоит в том, что они оставляют большее число потомков при спаривании с более крупной самкой. Такое преимущество объясняется прежде всего сильной положитель-

ной корреляцией в плодовитости самок травяной лягушки с длиной тела, причем эта связь принципиально нелинейна (положительная аллометрия, подробнее см. Ляпков и др., 2002). Действительно, рассчитанные ожидаемые значения плодовитости (табл. 9) обычно связаны с длиной тела самцов

Таблица 7. Сравнение самцов (самок), отловленных в нерестовых водоемах весной 1997 г. (\bar{X}_1), с самцами (самками), отловленными заборчиками перед уходом в зимовку осенью 1996 г. (\bar{X}_2), по средним значениям длины тела и морфометрических признаков

Выборка (n)	Признак	\bar{X}_1	\bar{X}_2	S	i	$(X_1 - X_2)/X_2(\%)$	
Самцы $n(X_1) = 64$ $n(X_2) = 57$	L	72.55	68.38	<u>0.061</u>	0.613	6.099	
	<i>L. brach</i>	15.40	12.55	<u>0.205</u>	2.133	22.691	
	<i>L. antbr</i>	15.40	13.17	<u>0.158</u>	1.442	16.879	
	<i>Dig. 1</i>	11.29	11.72	-0.037	-0.463	-3.685	
	F	36.13	34.61	0.046	0.399	4.368	
	T	36.49	35.80	0.021	0.211	1.929	
	t	54.81	55.88	-0.017	-0.190	-1.917	
	<i>Dig. 4</i>	38.48	40.93	<u>-0.060</u>	-0.616	-5.964	
	<i>Lt. c.</i>	21.67	19.30	<u>0.124</u>	0.839	12.304	
	<u><i>L. brach/L</i></u>	0.212	0.184	<u>0.145</u>	2.130	15.473	
	<u><i>L. antbr/L</i></u>	0.212	0.193	<u>0.097</u>	1.426	10.110	
	<u><i>Dig. 1/L</i></u>	0.156	0.172	<u>-0.098</u>	-1.829	-9.360	
	<u>F/L</u>	0.498	0.506	-0.015	-0.270	-1.535	
	<u>T/L</u>	0.504	0.524	<u>-0.040</u>	-1.151	-3.882	
	<u>t/L</u>	0.758	0.818	<u>-0.078</u>	-2.257	-7.425	
	<u><i>Dig. 4/L</i></u>	0.532	0.599	<u>-0.121</u>	-3.587	-11.258	
	<u><i>Lt. c./L</i></u>	0.299	0.281	<u>0.063</u>	0.770	6.289	
	Самки $n(X_1) = 64$ $n(X_2) = 54$	L	75.03	74.36	0.008	0.100	0.897
		<i>L. brach</i>	14.56	12.24	<u>0.173</u>	1.897	19.022
		<i>L. antbr</i>	14.46	12.98	<u>0.106</u>	1.332	11.430
<i>Dig. 1</i>		11.90	12.04	-0.013	-0.175	-1.168	
F		35.53	36.12	-0.018	-0.208	-1.643	
T		36.43	37.10	-0.019	-0.255	-1.810	
t		53.41	57.17	<u>-0.069</u>	-0.978	-6.584	
<i>Dig. 4</i>		37.28	41.66	<u>-0.113</u>	-1.645	-10.512	
<i>Lt. c.</i>		22.64	21.49	0.058	0.405	5.350	
<u><i>L. brach/L</i></u>		0.194	0.165	<u>0.165</u>	2.157	17.794	
<u><i>L. antbr/L</i></u>		0.193	0.175	<u>0.098</u>	1.208	10.146	
<u><i>Dig. 1/L</i></u>		0.159	0.162	-0.021	-0.278	-2.134	
<u>F/L</u>		0.474	0.486	-0.025	-0.487	-2.509	
<u>T/L</u>		0.486	0.499	<u>-0.027</u>	-0.726	-2.617	
<u>t/L</u>		0.713	0.770	<u>-0.077</u>	-2.059	-7.372	
<u><i>Dig. 4/L</i></u>		0.498	0.561	<u>-0.120</u>	-3.211	-11.295	
<u><i>Lt. c./L</i></u>		0.302	0.289	<u>0.050</u>	0.454	4.619	

Примечание. Подчеркнуты названия тех признаков, по совокупности относительных величин которых выявлены достоверные различия между двумя группами самцов (самок). Остальные обозначения – см. табл. 1.

достоверной (хотя невысокой) положительной корреляцией. Однако при использовании вместо рассчитанных реально наблюдаемых значений плодовитости самок такая положительная (достоверная) корреляция выявляется реже (см. результаты 1997 г. в табл. 9). Кроме того, значение показателя ассортативности минимально у пар,

отловленных вне нерестового водоема, несколько большее – у пар в нерестовом водоеме, но вне скопления кладок, и максимальное – у пар, собранных в скоплении кладок (табл. 8). По сравнению с самцами в парах, еще не достигших такого скопления, самцы в парах, оказавшиеся в скоплении, имеют наибольшие шансы оплодотворить

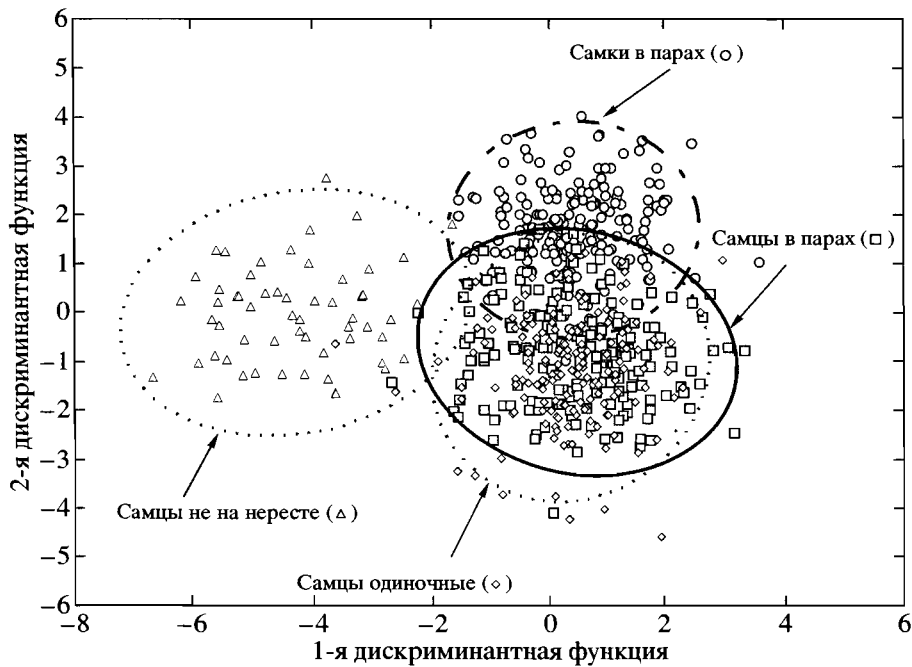


Рис. 6. Распределение самок и самцов, отловленных на нересте весной 1997 г., самок и самцов, отловленных перед уходом в зимовку осенью 1996 г., в пространстве 1-й и 2-й дискриминантных функций по результатам анализа индексов морфометрических признаков (внутри каждого эллипса находится 95% особей данной группы).

кладку (по достижении скопления самки откладывают икру довольно быстро). Следовательно, у более крупных самцов вероятность оставить потомство несколько выше.

Полученные оценки характера зависимости репродуктивной приспособленности самцов от их размеров и морфометрических признаков неоднозначны. Близкие к нулю значения селекцион-

Таблица 8. Ассортативность спаривания по длине тела и по возрасту (R_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена) самцов и самок травяной лягушки на нересте (наши и литературные данные)

Признак	Длина тела			Возраст		
	n	R_s	p	n	R_s	p
Наши данные						
1993	478	0.263	<0.001	95	0.002	0.985
1994	379	0.238	<0.001	122	0.050	0.585
1995	198	0.106	0.1381	84	0.149	0.175
1996	42	0.287	0.0657	–	–	–
1997	64	0.340	0.0060	64	0.386	0.002
Все годы вместе	1131	0.267	0.00001	365	0.106	0.044
Пары на берегу реки	59	0.113	0.3935	–	–	–
Пары вне скопления	420	0.187	0.0001	–	–	–
Пары в скоплении	652	0.333	>0.0001	–	–	–
Литературные данные, источник						
Мина, 1974	69	0.94	<0.001	50	0.095 ¹	>0.5
»				50	0.853	<0.001
Elmberg, 1987	31	0.043 ²	>0.05			
Loman, Madsen, 1986 ³	37	0.02 ²	>0.01			
Ryser, 1989	80	0.08 ²	>0.5			

Примечание. n – объем выборки, p – уровень значимости.

¹ – коэффициент взаимной сопряженности, ² – параметрический коэффициент корреляции Пирсона, ³ – данные по *Bufo bufo*.

Таблица 9. Зависимость от длины тела самцов количества оставленных потомков (т.е. плодовитости самки в паре)

Год	Корреляция					
	длины тела самца с плодовитостью самки в паре			длины тела самца с рассчитанной плодовитостью самки в паре		
	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
1993	87	0.2499	0.020	478	0.2824	0.000001
1994				349	0.2572	0.000001
1995				198	0.1320	0.064
1996	40	0.3454	0.029	42	0.2792	0.073
1997	60	0.0805	0.541	64	0.3434	0.005
Все годы вместе	187	0.1728	0.018	1131	0.2896	0.000001

Примечание. Плодовитость самок (*F*) рассчитывали по формуле $F = 2.133 \times L^{1.541}$, подробнее о зависимости плодовитости от длины тела (*L*) см. Ляпков и др., 2002. *n* – объем выборки, *p* – уровень значимости, *r* – коэффициент корреляции Пирсона.

ного дифференциала и интенсивности отбора при сравнении длины тела и отдельных морфометрических признаков у самцов в парах и у одиночных самцов указывают на слабое влияние этих признаков на успех спаривания. Однако при сравнении самцов в парах (или всех самцов на нерестилищах) с самцами не на нересте (т.е. отловленными весной заборчиками в конце сезона размножения или осенью перед уходом в зимовку) выявляются существенно более высокие значения *S* и *i* по длине тела и по отдельным морфометрическим признакам. Эти значения *S* и *i* намного выше соответствующих значений, известных из литературы (ср. табл. 3 с табл. 6 и 7). Кроме того, сходная направленность изменений морфометрических признаков у особей не на нересте по сравнению с отловленными в нерестовых водоемах была выявлена и у самок (табл. 6 и 7). Следовательно, подготовленность самцов к размножению в данном сезоне контролируется прежде всего не половым отбором, а факторами отбора, действующими на особей обоих полов. Очевидно, для участия в размножении к концу предыдущего теплого сезона необходимо набрать определенный минимальный запас резервных веществ, неодинаковый для самцов и самок. С увеличением массы внутренних органов, служащих для накопления таких веществ (прежде всего – гонад, печени и жировых тел), может конкурировать рост некоторых частей тела, например, конечностей. Заметим также, что сходный у самцов и самок характер различий двух рассматриваемых групп особей не подразумевает сходства самцов и самок в пределах каждой из этих групп. Такие различия между самцами и самками и их адаптивное значение были рассмотрены ранее (Ляпков и др., 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Роль полового и других форм отбора в формировании различий между полами по морфометрическим признакам. Подведем общие итоги на основании результатов, изложенных в предыдущей (Ляпков и др., 2004) и в настоящей работе. Отсутствие достоверных различий по размерам и морфометрическим признакам между самцами в амплексусе и одиночными самцами в нерестовых водоемах указывает на то, что эти две категории могут различаться только по половой активности, которая в свою очередь определяется их гормональным статусом. Существенное расхождение по размерам между самцами и самками в нерестовых водоемах с одной стороны и нерасмножающимися самцами – с другой свидетельствуют о существенных энергетических затратах на размножение. В нерестовые водоемы не приходят те взрослые особи, у которых недостаточно энергетическое обеспечение и роста, и готовности к размножению. То, что самцы на нерестилищах и вне нерестилищ расходятся по размерам так же сильно, как самки двух этих групп, подразумевает, что затраты самцов на подготовку к размножению не меньше, чем у самок. Это подтверждается и более низкой выживаемостью самцов, особенно в первый год их участия в размножении (см. Ляпков и др., 2004), и различиями по индексам между размножающимися и не размножающимися самцами.

Несомненно, половой диморфизм, проявляющийся как превосходство самцов по длине отделов передних и задних конечностей, адаптивен и представляет собой, прежде всего, результат полового отбора, определяющего успех спаривания самцов. Относительно меньшая (у самцов) длина первого пальца передней конечности, на котором расположена брачная мозоль, лишь подтверждает это заключение. Вместе с тем, вследствие конкуренции роста и подготовки к размножению, су-

существует важный эффект отбора, контролирующего подготовленность к сезону размножения и обуславливающего определенный морфотип не только самцов, но и самок. В нерестовые водоемы приходят и получают возможность оставить потомство особи с большей относительной шириной головы и относительной длиной отделов передних конечностей, но с меньшей относительной длиной отделов задних конечностей. Кроме того, определенный минимальный размер, по достижении которого возможно первое размножение, существует и у самцов, и у самок. Следовательно, это ограничение также обусловлено не половым отбором. Очевидно, объектом полового отбора может становиться характер изменения данного морфометрического признака по достижении минимального размера тела (соответствующего первому размножению) и по мере дальнейшего роста. В итоге, само различие между половым и другими формами отбора, определяющими морфотип самцов, представляется довольно тонким.

Причины существования размерного полового диморфизма у травяной лягушки. Размеры тела самцов травяных лягушек, размножающихся впервые (т.е. 2-х и 3-летних), практически одинаковы, поэтому требует объяснения дальнейший более быстрый рост самок, в сравнении с самцами.

При образовании пар селективное преимущество самцы сравнительно крупных размеров получают лишь в условиях их высокой абсолютной (плотности) или относительной (по сравнению с самками) численности на нерестилищах. При этом дополнительное преимущество благодаря ассортативности по размерам (ведущей к оплодотворению кладок более крупных самок и тем самым – оставлению большего числа потомков), получаемое крупными самцами только в условиях высокой плотности или относительной численности, сравнительно невелико. Известно также, что крупные самцы *R. sylvatica* чаще мелких спариваются более одного раза за сезон размножения (Howard, 1980), однако мы не проводили специальных наблюдений, позволяющих выявить эту закономерность у травяной лягушки.

С другой стороны, отбор на увеличение репродуктивного усилия может влиять на размеры самок травяных лягушек более эффективно, поскольку корреляция репродуктивных характеристик самок (прежде всего – плодовитости, а также относительной массы кладки) с их размерами положительная (Ляпков и др., 2002). Эта корреляция не зависит от плотности размножающихся особей или от соотношения численности полов в нерестовых водоемах. Свидетельство в пользу эффективности такого отбора – более крупные (по сравнению с самцами) размеры самок во всех возрастах, начиная с 4-летнего. Кроме того, при избыточном количестве пищи в лабораторных

опытах наблюдалась положительная корреляция скорости роста самок травяной лягушки с относительным объемом кладки в следующем сезоне размножения. В случае ограничения количества пищи, уменьшалась и скорость роста, и относительный объем кладки, однако корреляция между ними оставалась положительной, хотя и ослабевала (Lardner, Loman, 2003).

Таким образом, более крупные размеры самок травяных лягушек – результат того, что отбор на увеличение репродуктивного усилия самок более эффективен, чем половой отбор на увеличение размеров самцов.

Если понимать размерный половой диморфизм более широко – как различия между совокупностями самцов и самок в каждом данном сезоне размножения, то выявляются и другие обуславливающие его причины. К ним относится меньший средний возраст самцов как следствие их более раннего полового созревания и более низкой выживаемости до первого и каждого последующего размножения.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (02-04-49230, 03-04-63027), Программы “Университеты России” (07.03.014) и ведущих научных школ (1825.2003.4 тема 330-11).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. – 2002а. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Там же. № 10. С. 1251–1259.
- 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.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол. журн. Т. 76. № 2. С. 187–198.
- Arak A., 1982. Male-male competition and mate choice in frogs and toads. Ph. D Thesis, Univ. Cambridge, UK. 1988. Sexual dimorphism in body size: a model and a test // Evolution. V. 42. № 4. P. 820–825.
- Arnold S.J., Wade M.J., 1984. On the measurement of natural and sexual selection: theory // Evolution. V. 38. № 4. P. 709–719. – 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: applications // Evolution. V. 38. № 4. P. 720–734.
- Arntzen J.W., 1999. Sexual selection and male mate choice in the common toad, *Bufo bufo* // Ethol. ecol. and evol. V. 11. № 4. P. 407–414.
- Elmberg J., 1986. Apparent lack of territoriality during the breeding season in a boreal population of common frogs

- Rana temporaria* L. // Herpetological Journal. V. 1. P. 81–85. – 1987. Random mating in a boreal population of European common frogs *Rana temporaria* // Holarctic Ecology. V. 10. № 3. P. 193–195. – 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. V. 68. № 1. P. 121–127. – 1991. Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. № 2. P. 125–131.
- Hoglund J., Saterberg L., 1989. Sexual selection in common toads: correlates with age and body size // J. Evol. Biol. V. 2. P. 367–372.
- Howard R.D., 1980. Mating behaviour and mating success in woodfrogs, *Rana sylvatica* // Animal Behaviour. V. 28. № 3. P. 705–716.
- Howard R.D., Kluge A.G., 1985. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs // Evolution. V. 39. № 2. P. 260–277.
- Lardner B., Loman J., 2003. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // Oecologia. V. 142. P. 541–546.
- Lee J.C., 1986. Is the large-male mating advantage in anurans an epiphenomenon? // Oecologia. V. 69. № 2. P. 207–212.
- Licht L.E., 1976. Sexual selection in toads (*Bufo americanus*) // Canadian J. of Zoology. V. 54. № 8. P. 1277–1284.
- Loman J., Madsen T., 1986. Reproductive tactics of large and small male toads, *Bufo bufo* // Oikos. V. 46. № 1. P. 57–61.
- Ryser J., 1986. Altersstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz // Zool. Anzeiger. V. 217. № 3–4. P. 234–251. – 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria* // Oecologia. V. 78. № 2. P. 264–268.
- Tejedo M., 1992. Large male mating advantage in natterjack toads, *Bufo calamita*: sexual selection or energetic constraints? // Anim. Behav. V. 44. № 3. P. 557–569.
- Woodward B.D., 1982. Male persistence and mating success in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*) // Ecology. V. 63. № 2. P. 583–585.

FACTORS AFFECTING REPRODUCTIVE SUCCESS IN *RANA TEMPORARIA* MALES. 2. RELATIONSHIP BETWEEN MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS AND REPRODUCTIVE SUCCESS IN MALES

S. M. Lyapkov, M. B. Kornilova, A. S. Severtsov

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

Based on the long-term stationary studies of a *Rana temporaria* population, the differences in the body length and other morphometric characters between amplexant and non-amplexant males collected in breeding ponds were not revealed. The large males gained a selective advantage only in conditions of the high abundance of males in the breeding ponds or when they outnumbered females. The larger males (as compared to smaller ones) mated with larger females and produced more offspring. In both sexes, the essential differences in the body length and morphometric characters were revealed between frogs in the breeding ponds and those collected outside these ponds. Therefore, the differences between sexes are due to not only to a male reproductive success but also due to the competition between processes of growth and preparation for reproduction in males and females. The larger size in adult *Rana temporaria* females is not the result of a low efficiency of sexual selection for larger body size, but it results from a high efficiency of natural selection for raising the fecundity of females.