

ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ТЕМПОВ РОСТА И ВЫЖИВАЕМОСТИ У ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*) ПОСЛЕ ЗАВЕРШЕНИЯ МЕТАМОРФОЗА

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

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия
e-mail: lyapkov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2006 г.

При многолетнем стационарном исследовании (с 1987 по 1996 гг.) у остромордой лягушки одной подмосковной популяции обнаружен размерный половой диморфизм: самцы всех возрастов крупнее самок. Эти различия устойчиво воспроизводятся и обусловлены более высокими темпами роста самцов в период между завершением метаморфоза и первым размножением. Масштаб этих половых различий не выходит за пределы индивидуальной нормы реакции особей данной популяции, то есть различий, обусловленных исходными размерами сеголеток и (или) сроком завершения метаморфоза. Самцы быстрее вовлекаются в репродуктивный состав популяции: относительная численность самцов, впервые размножающихся в 3-летнем возрасте, всегда выше, чем у самок. Имеется обратная зависимость между темпами роста особей каждой генерации и плотностью населения сеголеток. Из-за меньших затрат на репродукцию темпы роста самцов менее чувствительны к стрессу. Выживаемость зависит от размеров, сроков выхода и пола сеголеток. У исходно более многочисленных, но более мелких сеголеток 1989 года рождения (г. р.) влияние сроков выхода сказывается меньше, чем влияние размеров по окончании метаморфоза, а у исходно менее многочисленных, но более крупных особей 1990 г. р. – наоборот. Выживаемость особей данной генерации имеет отрицательную связь с начальной численностью и положительную – с размерами сеголеток по завершении метаморфоза, причем у самцов она слабее, чем у самок. У самок большинства генераций выживаемость в целом выше, чем у самцов.

Причины и механизм формирования полового диморфизма у бесхвостых амфибий в последнее время становятся предметом многочисленных исследований (Ляпков, 2005). Можно считать установленным, что размерные различия самцов и самок – следствие не только полового, но и других форм отбора (Mopnet, Cherry, 2002). Обычно половым диморфизмом по размерам называют статистически достоверные различия между половозрелыми самками и самцами, принадлежащими к одной популяции (Lovich, Gibbons, 1992). У бесхвостых амфибий с их многократным размножением и непрерывным ростом в течение всей жизни при характеристике различий между полами в пределах популяции необходимо учитывать возраст особи. Размерный половой диморфизм в строгом смысле – это различия размеров самок и самцов одного возраста, относящихся к одной и той же генерации.

У подавляющего большинства видов бурых лягушек умеренной зоны Евразии самки крупнее самцов (Shine, 1979; Mopnet, Cherry, 2002). К таким видам относится широко распространенная травяная лягушка (*Rana temporaria*), для которой описаны не только различия в размерах самцов и самок, но и их онтогенез. Самки становятся крупнее самцов, начиная с трехлетнего возраста, и

различия между полами воспроизводятся в нескольких последовательных генерациях (Ляпков и др., 2004; Lyapkov, 2005). При этом среди размножающихся особей самки в среднем старше самцов и лучше выживают к следующему сезону размножения.

Более крупные размеры самок свойственны не только крупным, но и сравнительно мелким видам бурых лягушек, например *R. iberica* (Esteban, Sanchiz, 2002), *R. latastei* (Guarino et al., 2003), *R. rugosa* (Khonsue et al., 2001) и *R. tagoi* (Kusano et al., 1995). У широко распространенной североамериканской *R. sylvatica* самки также крупнее самцов (Berven, 1982; Bastien, Leclair, 1992; Sagar et al., 1998; Leclair et al., 2000). В отличие от всех перечисленных видов, у наиболее широко распространенной в Евразии остромордой лягушки (*R. arvalis*), самцы обычно крупнее самок (Иценко, 1978; Кабардина, 2002). Это редкий случай как для бурых лягушек, так и для бесхвостых амфибий в целом (Shine, 1979). Этот вид часто не только симпатричен, но и синтопичен с травяной лягушкой, отличаясь от нее меньшими размерами взрослых особей. Характер размерного полового диморфизма сохраняется по мере сезонного (ежегодного) роста: как правило, в каждом данном

возрасте у остромордой лягушки самцы крупнее самок, а у травяной – наоборот (Ляпков, 2005).

Для бесхвостых амфибий недостаточно изучены не только причины, но и сам процесс формирования размерных различий между особями разного пола. Часто считается, что различие размеров является следствием демографических различий – самки крупнее потому, что их средний возраст больше, чем у самцов (Mopnet, Cherry, 2002). Такое предположение подразумевает лучшую выживаемость самок, показанную далеко не во всех случаях. Оно также не принимает в расчет возможности половых различий темпов роста. Вместе с тем, более высокие темпы роста особей одного из полов в сочетании с более низкой выживаемостью могут вести к увеличению их размеров независимо от возраста. Очевидно, обсуждению эволюционных причин возникновения полового диморфизма – возрастной структуры и выживаемости самцов и самок, а также факторов, обуславливающих успех размножения – должно предшествовать изучение онтогенетических механизмов его формирования, т.е. анализ динамики роста в зависимости от особенностей фенотипа особи, что и является предметом данного исследования.

В 1982–1984 гг. мы собирали завершивших метаморфоз особей, выходящих из расположенного в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ нерестового водоема, использующегося популяцией остромордой лягушки, которую мы изучали в течение длительного времени. В 1987–1991 гг. собирали размножавшихся в этом водоеме лягушек, у которых измеряли длину тела и определяли возраст. Полученные данные позволили оценить динамику роста и выживаемости самцов и самок нескольких последовательных поколений, причем для трех из них, родившихся в период 1982–1984 гг., были известны начальная численность и размеры завершивших метаморфоз сеголеток.

В 1989–1991 гг. проводили массовое мечение сеголеток, выходящих из основного нерестового водоема (Ляпков и др., 2000), разделяя с помощью групповой метки сеголеток разного размера, различавшихся также сроками окончания метаморфоза. В течение сезонов 1992–1996 гг. в поисках меченых особей проводили массовые отловы приходящих на нерест лягушек. Данные этих опытов позволяют сопоставить половые фенотипические различия с различиями динамики роста и выживаемости особей, не связанными с полом, но вытекающими из различия размеров сеголеток в начале наземной жизни, сроков их выхода и начальной плотности населения.

Ранее для остромордой лягушки было показано (Черданцев и др., 1997), что самки этого вида увеличивают свою плодовитость не только за

счет увеличения размера, но и за счет изменения относительной длины задних конечностей, что связано с перераспределением ресурса между формированием соматических признаков и собственно плодовитости. Из этого следует, что формирование плодовитости у самок ограничивает возможность варьирования темпов роста, и в этом может заключаться их отличие от самцов, которые могут быть более уязвимыми, чем самки (Pechmann et al., 1997). В этой работе мы намерены показать, что размерный половой диморфизм у остромордой лягушки формируется в ходе онтогенеза на основе различий динамики роста особей разного пола, темпов их вовлечения в репродукцию и, наконец, темпов их гибели в наземной фазе жизненного цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Завершивших метаморфоз особей отлавливали в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ вокруг зарастающего верхового болота, возникшего на месте старого торфяного карьера. Этот лесной постоянный водоем представлял собой основное нерестилище популяции остромордой лягушки (Ляпков, 2005а). В 1982–1984 гг. выходящих сеголеток учитывали путем их отлова с помощью поставленных на расстоянии 1–3 м от уреза воды заборчиков из полиэтиленовой пленки общей длиной 120 м. Численность завершивших метаморфоз особей определяли делением числа всех отловленных сеголеток на долю, которую составляла длина заборчиков относительно периметра береговой линии водоема. В 1987–1991 гг. в этом же водоеме в период размножения отлавливали половозрелых самцов и самок. У каждой особи измеряли длину тела и позднее определяли возраст по поперечным срезам фаланги IV пальца задней конечности, окрашенных гематоксилином Эрлиха. На основании полученных возрастных распределений и данных по численности всех размножавшихся в водоеме особей была рассчитана численность особей каждого возраста всех исследованных поколений, за исключением поколений 1985–1986 гг. Выживаемость половозрелых особей оценивали по числу особей данного возраста, деленному на число вышедших из водоема сеголеток данной генерации. При отсутствии данных о численности сеголеток, выживаемость оценивали относительно начальной численности генерации, которую, в свою очередь, оценивали по числу кладок икры и средней плодовитости (Ляпков, 2005а). В 1989–1990 гг. выделяли 2 группы особей в зависимости от сроков завершения метаморфоза, т.е. особей с ранним и поздним выходом из водоема. Сеголеток делили на ранних (покидавших водоем в 1989 г. с 12.VI по 2.VII, в 1990 г. – с 26.VI по 13.VII) и поздних (соответственно, с 7.VII по 25.VII и с 16.VII по

3.VIII). В каждой из этих групп выделяли мелких, средних и крупных особей по их размеру после завершения метаморфоза. В результате получилось 6 фенотипических групп, каждая из которых имела собственную метку – определенную комбинацию отрезанных концевых фаланг пальцев передних и задних конечностей, причем у каждой особи по окончании метаморфоза было отрезано одинаковое число фаланг. В 1991 г. из-за низкой численности вышедших сеголеток, были выделены только мелкие, средние и крупные особи, без разделения на ранних и поздних. Всего в 1989 г. было помечено 12113 сеголеток, в 1990 г. – 4311, в 1991 г. – 476 (Ляпков и др., 2000). Кроме принадлежности к данной группе, метка маркировала год рождения, что позволяло определить возраст каждой повторно отловленной половозрелой особи.

С 1992 по 1996 гг. проводили массовые отловы идущих на нерест лягушек в поисках особей, помеченных в 1989–1991 гг. Эти отловы проводили с помощью заборчика (длиной около 300 м), установленного вблизи уреза воды и занимавшего приблизительно 2/3 периметра береговой линии. У каждой отловленной взрослой особи измеряли длину тела. При расчете численности самцов и самок по повторно отловленным особям вводили поправки на эффективность отлова (Ляпков и др., 2001а).

Для оценки численности самцов и самок использовали общепринятые методики интерпретации результатов повторных отловов (Коли, 1979). В исследованной популяции лягушки начинают размножаться не раньше, чем в трехлетнем возрасте, но часть доживших до этого возраста лягушек начинает размножаться только на следующий год. Исходя из этого, долю впервые размножающихся самцов и самок вычисляли как отношение численности трехлетних особей, пришедших на размножение, к числу особей, доживших до 3 лет, т. е. всех особей, пришедших на нерест в каждом из возрастов.

Для анализа динамики выживаемости вычисляли доли повторно отловленных особей (относительно числа особей, меченных данной групповой меткой), полученные на основе соответствующих оценок численности. При этом считалось, что среди завершивших метаморфоз особей численность самцов и самок одинакова. Достоверность различий в выживаемости (долях повторно отловленных особей) оценивали по χ^2 -критерию. Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Краткая история основного нерестилища

Основное нерестилище исследуемой популяции (Ляпков, 2005) представляет собой зарастаю-

щее верховое болото, образовавшееся на месте заброшенного торфяного карьера. В 1982–1987 гг. численность размножавшихся особей, а также выходящих из водоема сеголеток была высокой и испытывала лишь небольшие колебания. С 1988 г. началось необратимое падение численности сначала выходящих из водоема сеголеток, а потом и приходящих на нерест лягушек. При этом водоем не испытывал существенной антропогенной нагрузки, и все описанные события происходили по мере его естественного зарастания (сукцессии). Выживаемость икры и головастиков, а также численность выходящих сеголеток постоянно уменьшались вплоть до почти полного вымирания данной внутривидовой группировки. Переломным моментом сукцессии водоема можно считать 1991 г., когда численность вышедших сеголеток уменьшилась на порядок по сравнению с предыдущим годом (Черданцева и др., 2007). По мере уменьшения плотности, то есть увеличения гибели в водной фазе, выходящие сеголетки становились крупнее, а гибель после завершения метаморфоза уменьшалась (Ляпков и др., 2001а; Ляпков, 2005). Для понимания излагаемых ниже данных следует иметь в виду, что у остромордой лягушки влияние размерных характеристик фенотипа на приспособленность отчетливо проявляется лишь при высокой плотности особей в водной фазе жизненного цикла и в начале наземной жизни (Ляпков и др., 2001а; Черданцева и др., 2007).

Половые различия длины тела и возраста

Если отбросить единичных особей, приходящих на нерест в 2-летнем возрасте, а также тех, которые продолжают размножаться в 7-летнем и более поздних возрастах, то можно считать, что размножение в исследуемой популяции начинается в 3 года и заканчивается в 6 лет, как у самцов, так и у самок (табл. 1). Из этого следует, что в случайных выборках особей на нересте, то есть в выборках 1987–1991 гг., представлены не менее 4 последовательных генераций самцов и самок, а в выборках 1991–1996 гг. (повторный отлов меченых особей) – всего 3 генерации. В обоих случаях, если различия численности последовательных генераций не слишком велики, динамика распределения возрастов служит одним из показателей темпов вовлечения особей в репродукцию и темпов их гибели.

Предельные значения длины тела участвующих в размножении самцов и самок были сходными (табл. 1). Однако, в распределении длины тела самцов частота относительно крупных особей была выше, чем у самок (рис. 1: для сборов 1987–1991 гг. $\chi^2 = 74.1$, $df = 2$, $p < 0.0001$; для сборов 1991–1996 гг. $\chi^2 = 87.5$, $df = 2$, $p < 0.0001$), поэтому во всех выборках, включая объединенную по

Таблица 1. Длина тела и возраст самок и самцов остромордой лягушки, отловленных в нерестовых водоемах

Год	Признак	Длина тела, мм				Возраст, годы			
	пол	n	X	min	max	n	X	min	max
1987	♀	87	<u>50.99</u>	43	62	81	<u>4.54</u>	3	9
	♂	87	<u>52.54</u>	45	59	66	<u>3.89</u>	3	5
1988	♀	79	<u>51.40</u>	45.5	58	78	<u>4.55</u>	3	8
	♂	79	<u>53.56</u>	46	63.5	76	<u>4.0</u>	3	5
1989	♀	122	<u>52.93</u>	47	60	111	<u>4.65</u>	3	7
	♂	120	<u>55.66</u>	49.5	62	114	<u>4.26</u>	3	6
1990	♀	107	<u>53.92</u>	45	63	99	4.15	2	6
	♂	105	<u>55.79</u>	48	63	101	4.08	3	6
1991	♀	90	<u>53.90</u>	47	61	90	<u>4.38</u>	3	6
	♂	89	<u>56.13</u>	48	62	88	<u>3.72</u>	3	6
1992	♀	74	<u>53.57</u>	46	61	67	—*	3	3
	♂	102	<u>56.06</u>	51	64	57	—*	3	3
1993	♀	128	<u>52.55</u>	46	62	128	3.66	3	4
	♂	125	<u>54.99</u>	48	62	125	3.58	3	4
1994	♀	126	<u>54.45</u>	45	63	122	4.33	3	5
	♂	209	<u>56.37</u>	47	65	121	4.26	3	5
1995	♀	70	<u>55.10</u>	47	61	67	4.66	3	6
	♂	100	<u>57.22</u>	49	65	41	4.9	3	6
1996	♀	51	<u>55.49</u>	40	64	20	6.15	5	7
	♂	53	<u>57.74</u>	50	63	10	6.20	5	7
1987–1991	♀	485	<u>52.73</u>	43	63	459	<u>4.45</u>	2	9
	♂	480	<u>54.87</u>	45	63.5	445	<u>4.01</u>	3	6
1992–1996	♀	449	<u>53.98</u>	40	64	404	4.04	3	7
	♂	589	<u>56.29</u>	47	65	354	4.02	3	7
Все годы	♀	934	<u>53.33</u>	40	64	863	<u>4.26</u>	2	9
	♂	1069	<u>55.65</u>	45	65	799	<u>4.02</u>	3	7

Примечание. n – объем выборки, X – среднее, min – минимальное значение, max – максимальное значение. Подчеркнуты средние значения, достоверно различающиеся у самцов и самок данного года отловов.

* Все 3-летние особи (генерация 1989 г.р.).

всем годам, средняя длина тела у самцов была достоверно выше, чем у самок (табл. 1).

Частотные распределения возрастов самцов и самок представлены на рис. 2. В обеих группах выборок для особей обоего пола модальный возраст размножения – 4 года. В группе выборок 1987–1991 гг. частота 3-летних самцов выше, чем 3-летних самок. Обратное соотношение частот самцов и самок наблюдается у особей после 4 лет. В итоге средний возраст у размножающихся самок оказывается больше, чем у самцов, несмотря на то, что самцы крупнее самок (табл. 1).

В группе выборок 1992–1996 гг. частота 3-летних самцов также больше, чем у самок (рис. 2), но средний возраст самцов и самок оказывается одинаковым (см. табл. 1). В выборках 1992–1996 гг. частота 3-летних размножающихся особей выше,

а 4- и 5-летних – ниже, чем в выборках 1987–1991 гг. (для самок $\chi^2 = 63.8$, $df = 2$, $p < 0.0001$, для самцов $\chi^2 = 24.7$, $df = 2$, $p < 0.0001$). Дело, очевидно, не в различии способов формирования выборок, а в том, что особи генераций, вошедших в состав выборок 1992–1996 гг., с самого начала наземной жизни были крупнее, испытывали меньшее давление плотности и быстрее входили в репродуктивный состав популяции (Ляпков и др., 2001а; Ляпков, 2005; Черданцева и др., 2007). Очевидно, при такой динамике обновления репродуктивного состава возрастные различия самцов и самок стираются. В выборках же, представляющих генерации особей, начинавших свою наземную жизнь более мелкими сеголетками в условиях более высокой плотности (1987–1991 гг.), самцы входят в репродуктивный состав популяции и вы-

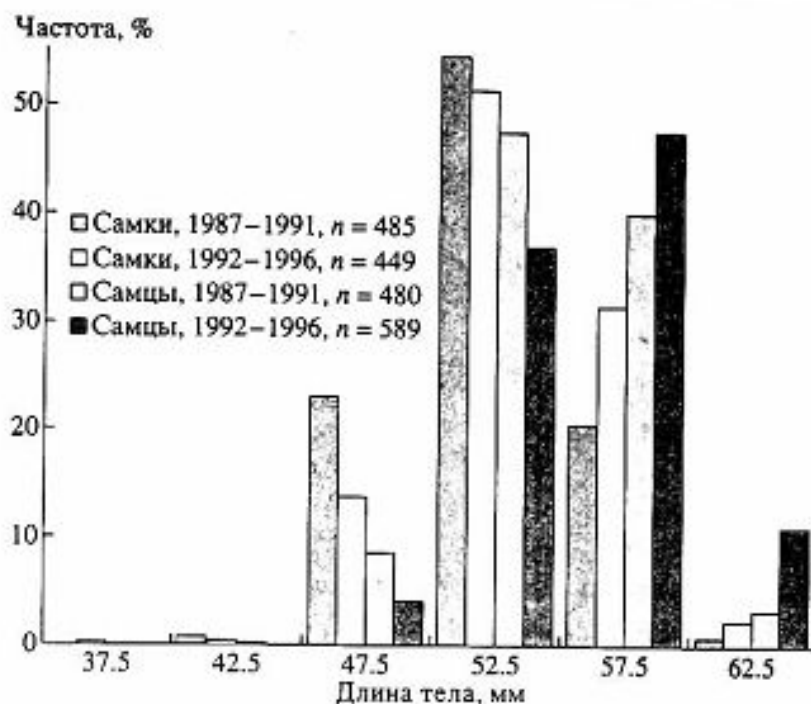


Рис. 1. Распределение длины тела половозрелых самок и самцов.

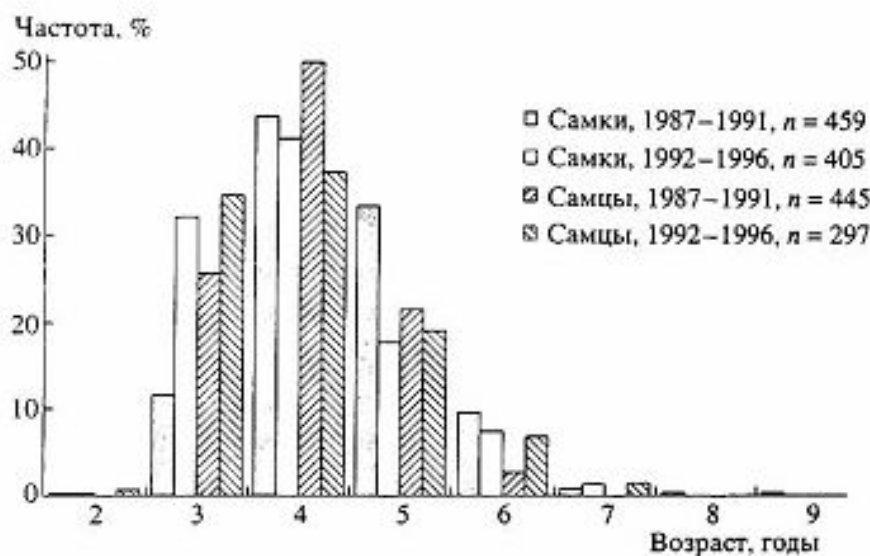


Рис. 2. Распределение возрастов половозрелых самок и самцов.

ходят из него быстрее, чем самки, отчего последние оказываются в среднем старше самцов.

В табл. 2 приведены объединенные по всем годам данные, показывающие, что в каждом данном возрасте самцы крупнее, чем самки, что можно объяснить только более высокими темпами роста самцов с самого начала наземной жизни. Это, в свою очередь, объясняет, почему в обеих группах выборок самцы чаще встречаются среди особей, начинающих размножаться в 3-летнем возрасте.

Изложенные в этом разделе результаты позволяют предположить, что размерные половые различия связаны с различием темпов роста и выживаемости самцов и самок. Мы можем прямо проверить это предположение, поскольку располагаем данными (выборки 1992–1996 гг.), позволяющими проследить судьбу особей трех последовательных генераций – 1989, 1990 и 1991 гг. – с самого начала наземной жизни с учетом различий времени выхода и начальных размеров сеголеток.

Таблица 2. Длина тела (мм) самок и самцов возрастных классов у остромордой лягушки, отловленных в нерестовых водоемах

Возраст	Пол	n	X	min	max
3	♀	183	<u>51.66</u>	43	58
	♂	217	<u>53.59</u>	47	59
4	♀	368	<u>52.90</u>	43	62
	♂	332	<u>55.25</u>	46	63
5	♀	226	<u>54.45</u>	47	63
	♂	153	<u>57.32</u>	51	65
6	♀	74	<u>55.77</u>	50	61
	♂	32	<u>58.66</u>	55	64
7	♀	9	55.78	52	62
	♂	4	59.0	57	62

Примечание. Подчеркнуты средние значения, достоверно различающиеся у самцов и самок данного возраста.

Темпы вовлечения в репродуктивный состав популяции и темпы роста половозрелых особей

Созревание и рост особей отдельных генераций в зависимости от сроков выхода и начальных размеров сеголеток

Генерация 1989 г. р. Из трех генераций, входивших в состав выборок 1992–1996 гг., эта генерация характеризовалась наибольшей численностью и наименьшими начальными размерами сеголеток (см. "Материал и методика", Ляпков и др., 2000). Для всех выделенных фенотипических групп доля самцов, размножающихся в трехлетнем возрасте, оказалась выше, чем у самок, но только у крупных и средних сеголеток эти различия были статистически достоверными (табл. 3). При этом, независимо от пола, имелась четкая положительная связь между начальными размерами сеголеток и долей особей, размножающихся в 3 летнем возрасте, между тем как сроки выхода сеголеток фактически не влияли на скорость их полового созревания (табл. 3). На рис. 3 показана возрастная динамика роста особей различных фенотипических групп. Достоверность различий средней длины тела (L) оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы "пол" и "группа") и последующих множественных сравнений средних значений. Среди 3- и 4-летних самок крупнее оказывались те, которые развивались из крупных сеголеток с ранним выходом, а сеголетки с поздним выходом догоняли "ранних" сеголеток лишь в том случае, если принадлежали к группе изначально крупных особей. К 5-летнему возрасту достоверные размерные различия между особями разных фенотипических групп исчезали.

Во всех размерных группах сеголеток с ранним завершением метаморфоза 3- и 4-летние сам-

Таблица 3. Доля самок и самцов остромордой лягушки, впервые размножающихся в возрасте 3 лет

Генерация	Группа	♂	♀
1989 г.р.	Ранние мелкие	0.474	0.473
	средние	0.509	0.443
	крупные	0.676	0.482
	Поздние мелкие	0.390	0.268
	средние	0.602	0.367
	крупные	0.803	0.545
	Все мелкие	0.432	0.371
	средние	0.556	0.405
	крупные	0.740	0.514
	Все ранние	0.553	0.466
	поздние	0.599	0.393
	Все вместе	0.576	0.430
1990 г.р.	Ранние мелкие	0.757	0.491
	средние	0.600	0.500
	крупные	0.832	0.476
	Поздние мелкие	0.000	0.000
	средние	1.000	0.513
	крупные	0.564	0.421
	Все мелкие	0.379	0.246
	средние	0.800	0.506
	крупные	0.698	0.449
	Все ранние	0.730	0.489
	поздние	0.521	0.311
	Все вместе	0.659	0.400
1991 г.р.	Ранние мелкие	0.593	0.000
	средние	0.399	0.337
	крупные	0.543	0.268
	Все вместе	0.512	0.202

Примечание. Подчеркнуты значения, различающиеся между самцами и самками, выделены жирным шрифтом значения, различающиеся в пределах одного пола между группами (или объединенными по группам данными).

цы были достоверно крупнее самок (рис. 3). То же самое справедливо и для размерных групп сеголеток с поздним завершением метаморфоза, за исключением мелких особей. В 3-летнем возрасте были пойманы только 2 самца и 1 самка из этой группы, которые исключены из рассмотрения. Следовательно, впервые размножающимся особям этой группы соответствовали не 3-, а 4-летние лягушки (рис. 3). У самцов и самок поздних возрастов размерные различия постепенно утрачивались, точно так же, как у самок из разных размерных групп сеголеток.

В то же время, у самцов связь их размера с размерами сеголеток была гораздо слабее, чем у са-

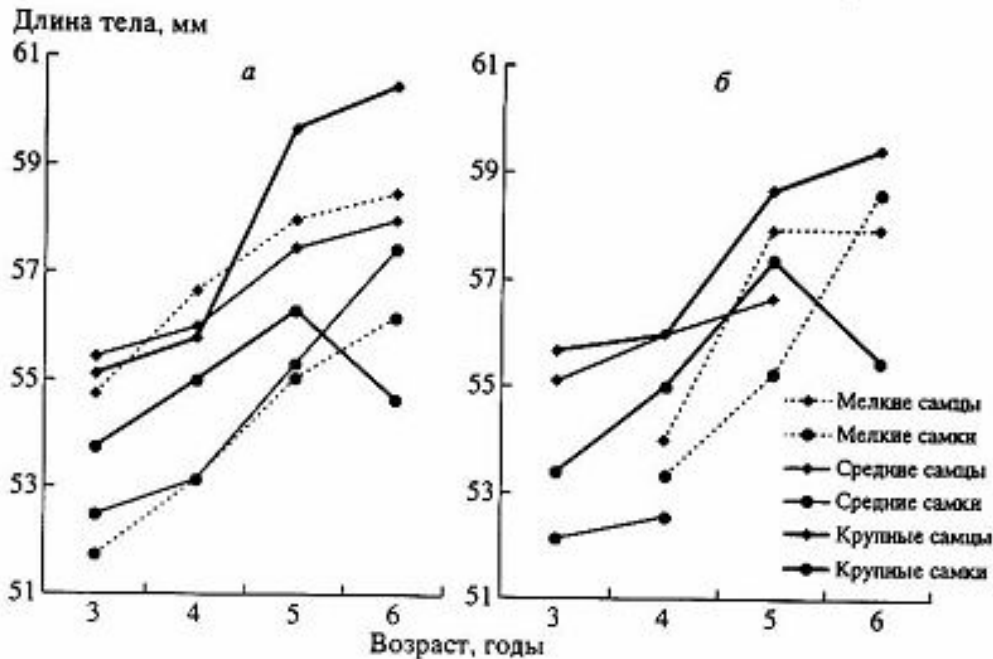


Рис. 3. Возрастная динамика роста особей фенотипических групп 1989 г. р. а – группы с ранним выходом, б – группы с поздним выходом.

мок. Между самцами всех фенотипических групп достоверных различий не обнаруживалось ни в 3-, ни в 4-летнем возрасте. Меньшая зависимость темпов роста самцов от размера сеголеток говорит о большей "буферной емкости" онтогенеза, возможно, из-за меньших затрат на репродукцию.

Генерация 1990 г. р. В этой генерации из водоема вышло втрое меньше сеголеток, и их размеры достоверно увеличились (Ляпков и др., 2001; Черданцева и др., 2007). Как и в предыдущей генерации, доля самцов, размножившихся в 3-летнем возрасте, была выше, чем самок, но столь же четкой зависимости от размеров сеголеток уже не обнаруживалось (табл. 3). Однако, при объединении сеголеток с ранним и поздним выходом оказывается, что для различия между самцами и самками достоверны лягушек, вырастающих из крупных сеголеток, а при объединении всех размерных групп они достоверны для особей, вырастающих из сеголеток с ранним выходом.

Точно так же обстояло дело и с динамикой роста: статистически достоверные различия величины L наблюдались лишь между наиболее контрастными фенотипическими группами (рис. 4). Так, среди 3-летних самок наиболее крупными были самки, выросшие из крупных сеголеток с ранним выходом, а самки, выросшие из мелких сеголеток с поздним выходом были самыми мелкими среди 4-летних самок. С увеличением возраста утрачивались и эти различия.

Самцы оставались достоверно более крупными, чем самки, только среди лягушек, впервые размножившихся в 3-летнем возрасте. При этом у

самцов, как и в предыдущей генерации, различия фенотипических групп были слабее, чем у самок: только самцы из средних сеголеток с поздним выходом были достоверно мельче самцов других фенотипических групп, и только до 5-летнего возраста. Начальные размеры этих самцов соответствовали, по-видимому, минимальному начальному размеру особи, еще позволяющему ей начать размножение в 3-летнем возрасте. Дело в том, что самцы (и самки), выросшие из группы поздних мелких сеголеток, начинали размножаться только в 4-летнем возрасте (рис. 4).

Генерация 1991 г. р. Появление этой генерации пришлось на переломный момент сукцессии водоема. Условия эмбрионального и личиночного развития ухудшились настолько, что из водоема вышло на порядок меньше сеголеток, чем в предыдущем году, и они были еще крупнее. Между фенотипическими группами (ввиду сокращения численности сеголеток и сокращения периода выхода на сушу, были выделены только размерные группы) уже не наблюдалось достоверного различия доли самцов и самок, размножающихся в 3-летнем возрасте. Преобладание самцов среди 3-летних особей выявлялось только при объединении особей всех фенотипических групп (табл. 3).

В возрастной динамике длины тела, показанной на рис. 5, единственное достоверное различие фенотипических групп – более мелкие размеры самцов, выросших из мелких сеголеток и размножающихся в 3-летнем возрасте. Различия между полами недостоверно, хотя самцы остаются крупнее самок на уровне тенденции.

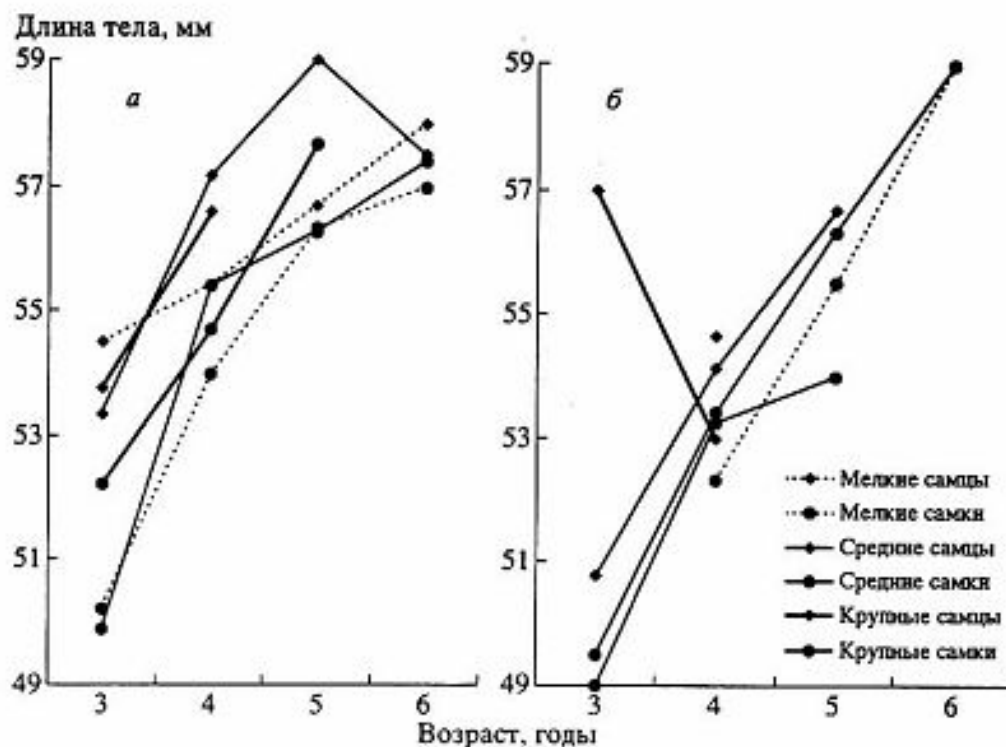


Рис. 4. Возрастная динамика роста особей фенотипических групп 1990 г. р. *a* – группы с ранним выходом, *б* – группы с поздним выходом.

Зависимость динамики роста самцов и самок от размера и времени выхода сеголеток в генерациях 1989–1990 гг. Для большей наглядности для генераций этих лет мы представляем возрастную динамику роста самцов и самок фенотипических групп, объединенных по характеристикам “время выхода сеголеток” и “размеры сеголеток”. В ге-

нерации 1989 г. (рис. 6а) время выхода не влияло на темпы роста ни у самок, ни у самцов, а в генерации 1990 г. ранний выход приводило к достоверному увеличению длины тела и самцов, и самок, самцов – в 3- и 4-летнем, самок – в 4–5 летнем возрасте (рис. 6б).

Влияние размеров сеголеток было сильнее. В генерации 1989 г. (рис. 7а) 3-летние самки, выросшие из крупных сеголеток, были достоверно крупнее самок, выросших из сеголеток двух остальных размерных групп, а выросшие из крупных же сеголеток самцы оказывались самыми крупными 5-летними самцами. В генерации 1990 г. (рис. 7б) для 3- и 4-летних особей не было четкой зависимости размеров лягушек от размеров сеголеток.

Трех и четырехлетние самцы, выросшие из сеголеток каждой из размерных групп генерации 1989 г., были достоверно крупнее самок, за исключением самок, выросших из крупных сеголеток (рис. 7а). В генерации 1990 г. влияние размера сеголеток было не столь отчетливо отчасти из-за более сильного влияния времени их выхода. При этом различия, связанные с полом, проявлялись независимо от их принадлежности к той или иной группе. Так, среди 3-летних особей генерации 1990 г. достоверно крупнее всех самок оказывались самцы, выросшие не только из крупных, но и из мелких сеголеток (рис. 7б). Половые различия темпов роста (очевидно, обусловленные

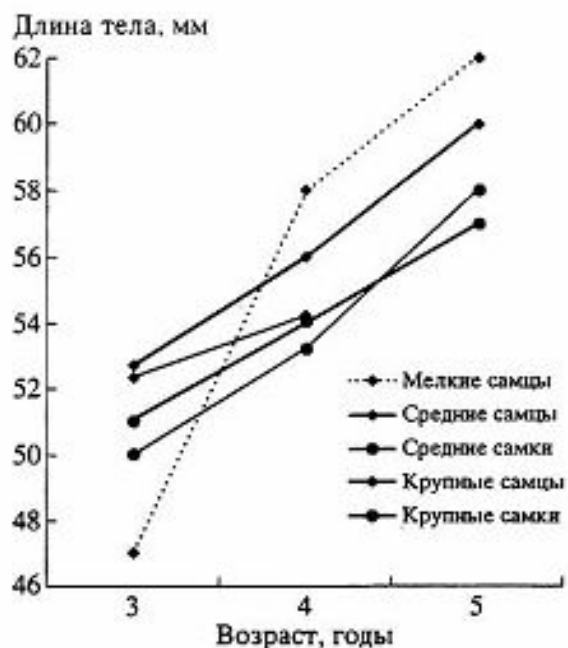


Рис. 5. Возрастная динамика роста особей фенотипических групп 1991 г. р.

ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ТЕМПОВ РОСТА И ВЫЖИВАЕМОСТИ

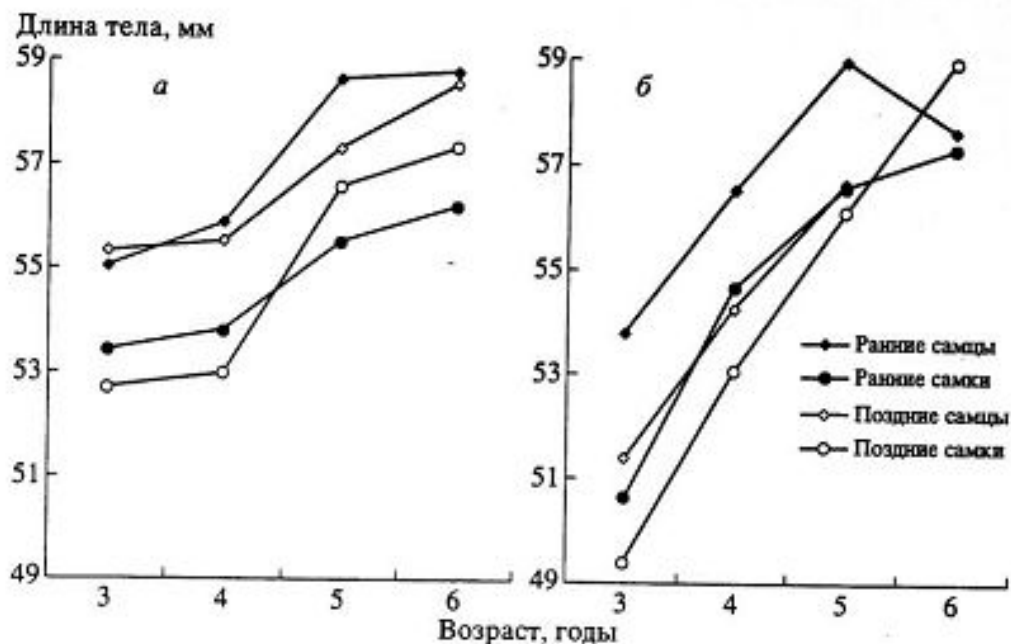


Рис. 6. Возрастная динамика роста самок и самцов генераций 1989 г. р. (а) и 1990 г. р. (б), объединенных по характеристике "время выхода сеголеток".

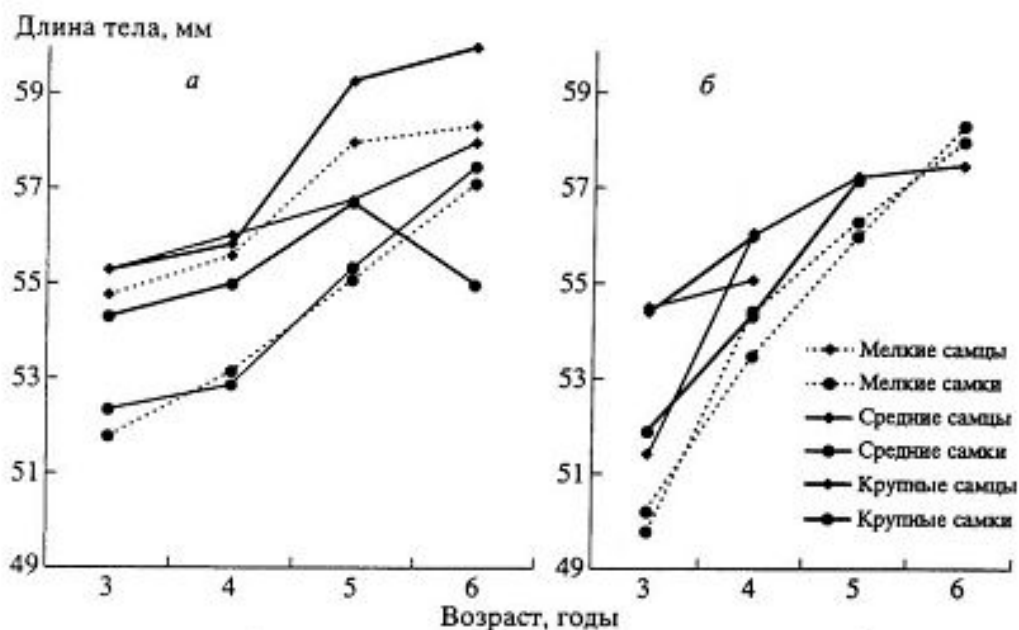


Рис. 7. Возрастная динамика роста самок и самцов генераций 1989 г. р. (а) и 1990 г. р. (б), объединенных по характеристике "размеры сеголеток".

генетически) имеют такой же масштаб, что и различия, обусловленные размерами сеголеток.

Половые различия при сравнении темпов роста различных генераций

Достоверность различий средневозрастных значений длины тела самцов и самок различных генераций (1984–1986 и 1989–1991 гг.) оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы "пол" и "генерация") и множе-

ственных сравнений средних значений. Во всех исследованных генерациях (рис. 8), за исключением генерации 1991 г., самцы, размножавшиеся в 3-летнем возрасте, были достоверно крупнее размножавшихся в этом же возрасте самок. Различия в темпах роста формируются в период полового созревания, что и определяет размерные различия самцов и самок, остающиеся достоверными вплоть до 6-летнего возраста.

Итак, половые размерные различия формируются по мере созревания лягушек благодаря то-

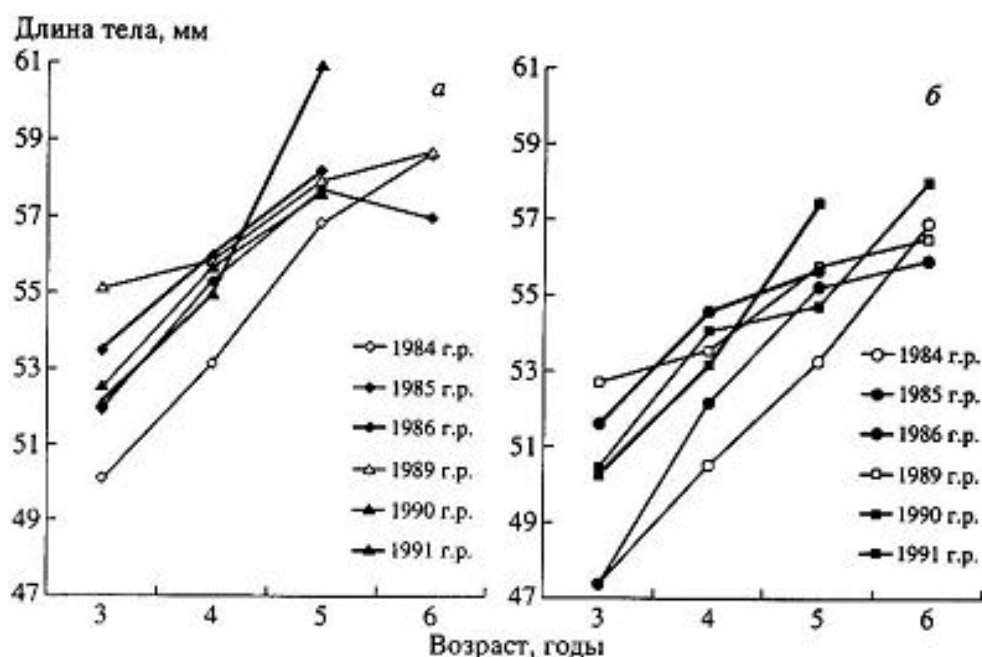


Рис. 8. Возрастная динамика роста самцов (а) и самок (б) генераций 1984–1986 и 1989–1991 гг. р. (объединенные по всем группам данные).

му, что до первого размножения самцы растут быстрее, чем самки. В этом заключается основная закономерность, остающаяся неизменной в широком диапазоне различий начальных условий жизни исследованных генераций. Так, наземная жизнь более ранних генераций (1984–1986 гг.) начиналась при более высокой плотности населения и, как правило, более мелких размерах сеголеток. На размерах 3-летних самок, которые в генерациях 1984 и 1985 гг. были достоверно мельче особей того же возраста всех остальных генераций, это сказывалось сильнее, чем на размерах самцов. Диапазон изменчивости размеров самок разных генераций в каждом возрасте, исключая шестилетний, был шире, чем у самцов (рис. 8). Это хорошо согласуется с предположением, что из-за меньших затрат на репродукцию самцам легче компенсировать недостаток своих исходных (после завершения метаморфоза) размеров путем ускорения роста в первые годы наземной жизни.

Отметим, что в более поздний период исследования (1998–2002 гг.), когда основной водоем фактически перестал существовать как место массового нереста, возрастная динамика размерного полового диморфизма несколько изменилась. В 3- и 4-летнем возрасте самцы были достоверно крупнее самок, но, начиная с 5-летнего возраста, эти различия утрачивались (Ляпков, 2005). В исследованной нами популяции остромордой лягушки в Кировской обл. с менее длительным сезоном активности (сильнее ограничивающим рост) самцы были крупнее самок только в воз-

расте 3 лет, а половые различия у особей старших возрастов были недостоверны (Ляпков, 2005).

Следует также отметить онтогенетические различия размерного полового диморфизма у остромордой и травяной лягушек. У травяной лягушки, размерные половые различия (самки крупнее самцов) начинают формироваться после наступления половой зрелости в 2-летнем возрасте и становятся достоверными у особей старше 3 лет (Ляпков и др., 2004; Ляпков, 2005). Такое различие близких видов, связанное, вероятно, с ограничением размеров у остромордой лягушки, будет обсуждаться в следующих публикациях.

Выживаемость половозрелых особей

Выживаемость групп одной генерации

В силу того, что разные генерации лягушек в исследуемой популяции различались своей начальной численностью, а также темпами гибели на разных стадиях жизненного цикла, различия в структуре возрастных распределений самцов и самок, отмеченного в группе выборок 1987–1991 гг. (рис. 2), недостаточно для оценки их выживаемости. Верно и обратное: отсутствие таких различий в выборках 1992–1996 гг. может быть следствием низкой репрезентативности этой группы выборок, состоящей из особей всего 3 генераций разной численности. Для выявления различий в выживаемости между полами как внутри генераций, так и между генерациями в целом, недостаточно анализа только возрастных распределений, а необходима также оценка абсолютной численности взрослых особей каждого возраста.

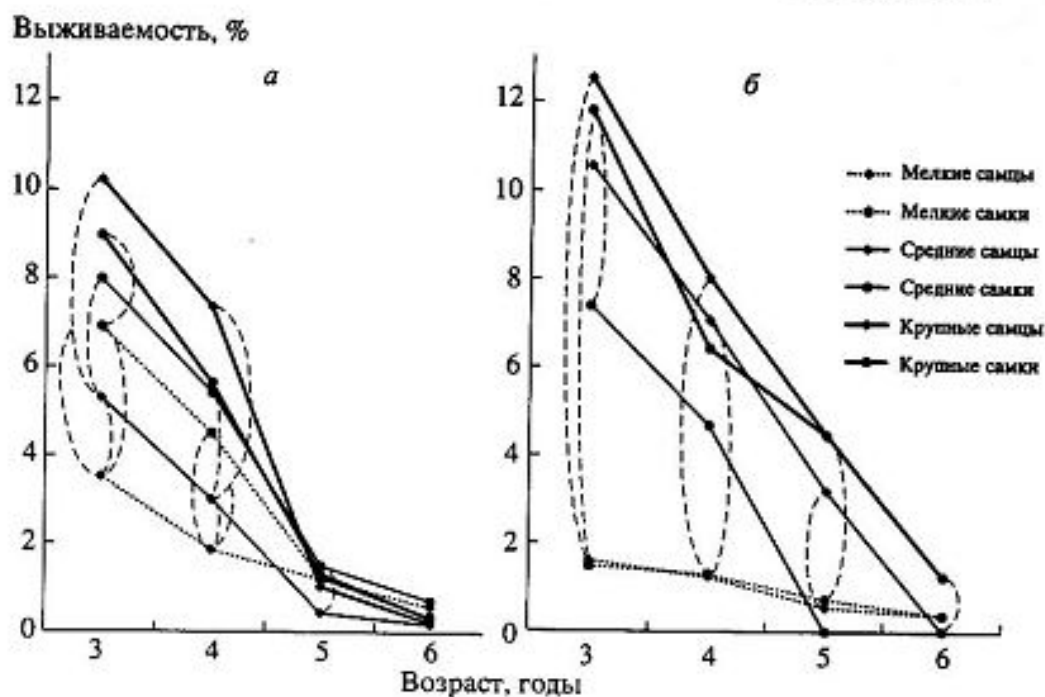


Рис. 9. Выживаемость особей фенотипических групп 1989 г. р. *а* – группы с ранним выходом, *б* – группы с поздним выходом. Здесь и на рис. 10–15 вертикально ориентированными дугами отмечены достоверно различающиеся пары значений выживаемости.

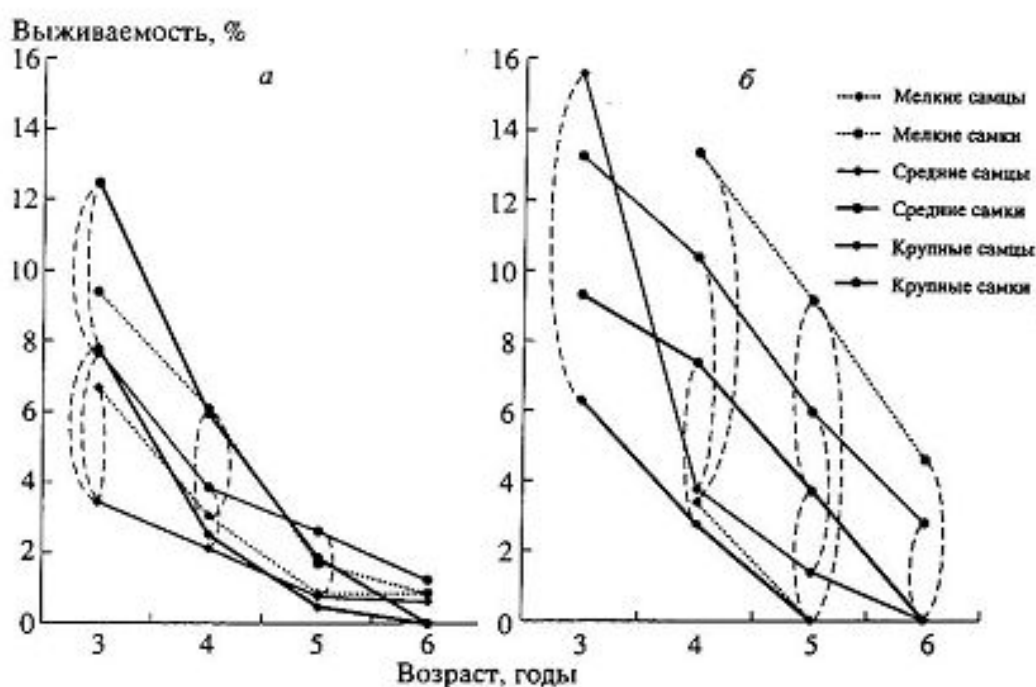


Рис. 10. Выживаемость особей фенотипических групп 1990 г. р. *а* – группы с ранним выходом, *б* – группы с поздним выходом.

Генерация 1989 г. Среди 3- и 4-летних лягушек лучше всего выживали те, что выросли из крупных сеголеток, независимо от времени их выхода и пола (рис. 9). Половые различия в выживаемости касаются лишь особей, вырастающих из мелких “ранних” сеголеток: лучше выживают самки (вплоть до 5-летнего возраста). Следует отметить, что в группе с поздним выходом выживаемость

особей, вырастающих из мелких сеголеток, была очень низкой независимо от пола, поэтому выживаемость ранних сеголеток связана с половыми различиями.

Генерация 1990 г. Численность сеголеток этой генерации была втрое меньше, чем в генерации 1989 г., поэтому выживаемость была немного выше, особенно в группах поздних сеголеток (рис. 10).

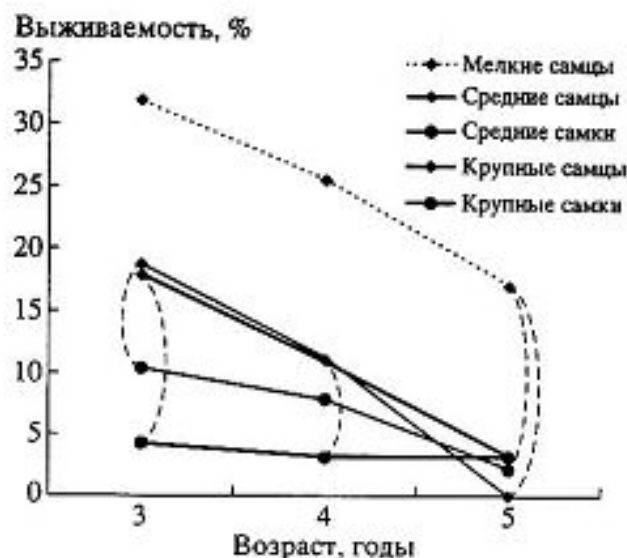


Рис. 11. Выживаемость особей фенотипических групп 1991 г. р.

Как и в случае размеров лягушек, выживаемость особей меньше зависела от размера сеголеток, и больше – от времени их выхода и пола. Среди 3-, 4-, и даже 5-летних особей, выросших из ранних сеголеток, выживаемость у самок была выше, чем у самцов, независимо от размера сеголеток. Что же касается лягушек из поздних групп сеголеток, то нужно учесть, что лягушки, выраставшие из самых мелких сеголеток с поздним выходом, начинали размножаться только с 4-летнего возраста, то есть размерные группы сеголеток с ранним и поздним выходом не вполне сопоставимы. Возможно, что именно поэтому связь между размерными группами сеголеток и выживаемо-

стью лягушек в 3-летнем возрасте отсутствовала, или даже инвертировалась (рис. 10б). Начиная же с 4-летнего возраста, самки выживали лучше, чем самцы, независимо от размерной группы сеголеток, к которой они принадлежали.

Генерация 1991 г. р. Численность сеголеток этой генерации была на порядок ниже, чем в генерации 1990 г., и они были гораздо крупнее (Ляпков и др., 2000). Выживаемость взрослых лягушек также была выше, чем во всех предыдущих генерациях (рис. 11), несмотря на то, что размеры самцов и самок, размножавшихся в 3-летнем возрасте, были меньше, чем в предыдущих генерациях (рис. 3, 4 и 5). Выживаемость лягушек не зависела от размерной группы сеголеток, к которой они принадлежали, но при этом выявлялись различия, связанные с полом. Самцы из крупных и средних сеголеток выживали достоверно лучше, чем самки соответствующих размерных групп.

Зависимость выживаемости от размера и времени выхода сеголеток в генерациях 1989–1990 гг. Для лучшего представления такой зависимости мы, как и в случае с динамикой роста, представим динамику выживаемости самцов и самок генераций 1989–1990 гг. для фенотипических групп, объединенных по времени выхода сеголеток и их размерам. В генерации 1989 г. (рис. 12а) зависимость от времени выхода и пола проявлялись примерно в одинаковой и небольшой степени. Выживаемость более ранних возрастов (3–4 года) была выше у особей, вырастающих из рано выходящих сеголеток, причем у самок это проявлялось сильнее, чем у самцов. В генерации 1990 г. (рис. 12б) выживаемость 3-летних лягушек была выше у особей, вырастающих из поздних сеголеток, что

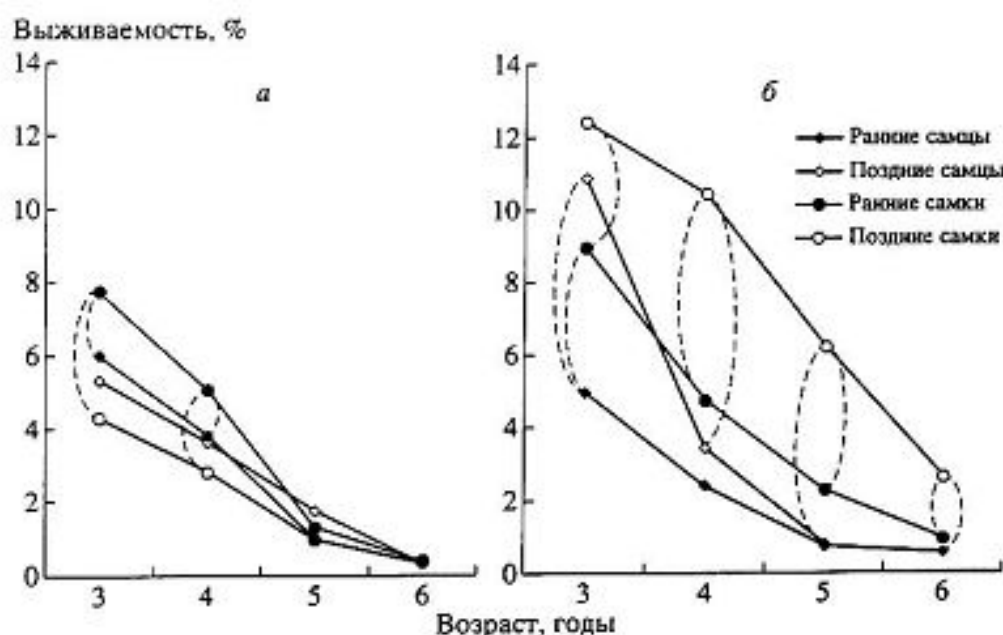


Рис. 12. Выживаемость самок и самцов генераций 1989 г. р. (а) и 1990 г. р. (б), объединенных по характеристике "время выхода сеголеток".

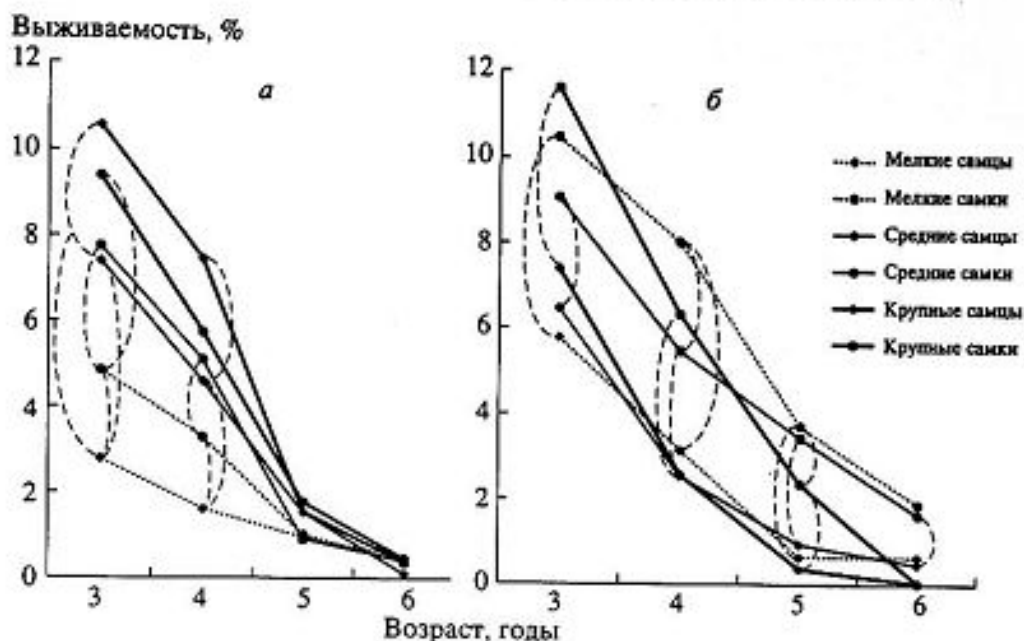


Рис. 13. Выживаемость самок и самцов генераций 1989 г. р. (а) и 1990 г. р. (б), объединенных по характеристике "размеры сеголеток".

объясняется, во-первых, снижением плотностно-зависимой гибели, а во-вторых, тем, что особи, вырастающие из самых мелких, то есть самых уязвимых сеголеток, начинали размножаться только в 4-летнем возрасте. При этом самки всех возрастов выживали лучше, чем самцы, то есть сильнее реагировали на улучшение условий развития данной фенотипической группы.

В генерации 1989 г. (рис. 13а) положительная связь выживаемости 3- и 4-летних лягушек с размерами сеголеток была настолько сильна, что половые различия выживаемости проявлялись только у лягушек, выраставших из самых мелких особей (в пользу самок). В генерации же 1990 г. (рис. 13б), в которой по указанным выше причинам зависимость от размера сеголеток была слабее, преимущественно выживали самки, что проявлялось у особей всех возрастов, за исключением 6-летних.

Половые различия при сравнении выживаемости различных генераций

Для сравнения самцов и самок генераций 1989–1991 гг. с другими генерациями были объединены особи всех фенотипических групп (рис. 14). Лучше всех выживали самцы генерации 1991 г., вплоть до 5-летнего возраста. В генерациях 1989–1990 гг. выживаемость самок была достоверно выше, чем у самцов. Это наблюдалось для всех возрастов генерации 1990 г. и у 3- и 4-летних лягушек генерации 1989 г. Объединение всех трех генераций показало, что в возрасте 3 и 4 лет лучше выживали самцы, начиная же с 5-летнего возраста – самки (рис. 14), хотя преимущество 3- и 4-лет-

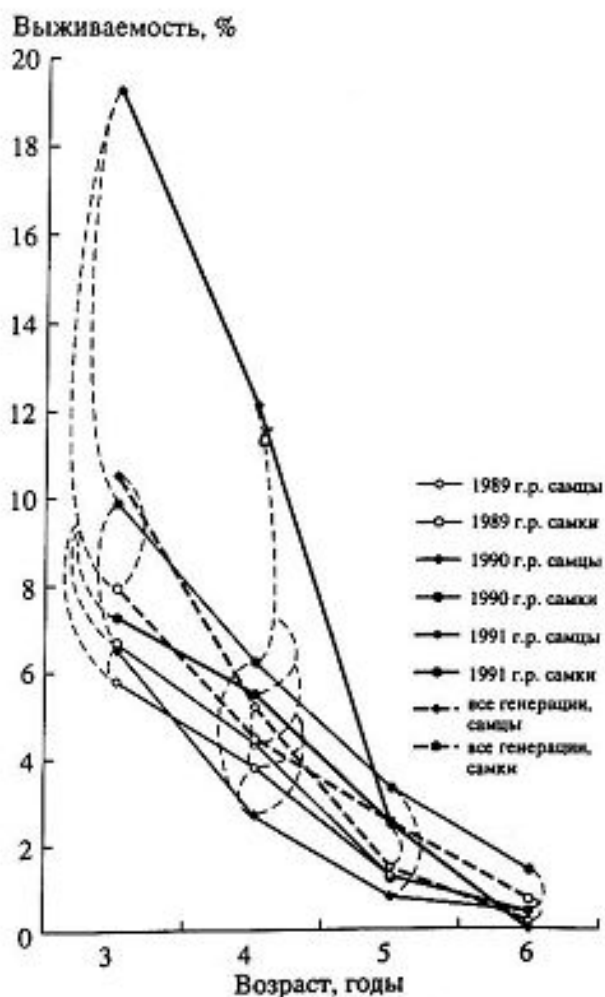


Рис. 14. Выживаемость самок и самцов генераций 1989–1991 гг. р. (объединенные по всем группам данные).

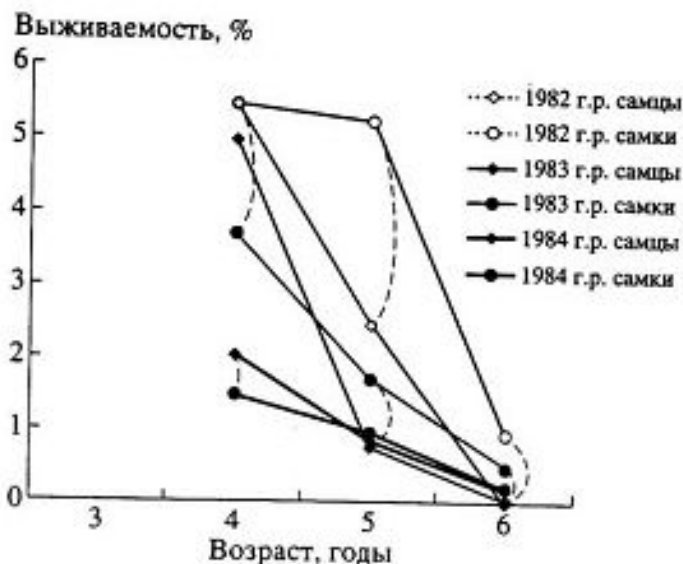


Рис. 15. Выживаемость самок и самцов генераций 1984–1986 гг. р.

них самцов выявлялось только благодаря вкладу генерации 1991 г.

Выживаемость самцов и самок генераций 1982–1984 гг., начиная с 4-летнего возраста, представлена на рис. 15. Как и для генераций 1989–1991 гг., выживаемость была, как правило, отрицательно связана с начальной численностью и размерами сеголеток данной генерации. Однако, та было не всегда, так как на гибель особей влияли также и не зависящие от плотности факторы. Тем не менее, наибольшей численности сеголеток (1984 г.) соответствовала наименьшая, а наименьшей численности сеголеток (1982 г.) – наибольшая выживаемость взрослых лягушек. Связь между численностью сеголеток и выживаемостью лягушек различалась в зависимости от пола: у

самок она была сильнее, чем у самцов ($r_s = -0.486$, $n = 6$, $p = 0.33$ – у самцов и $r_s = -0.714$, $n = 6$, $p = 0.11$ – у самок). Таким образом, у самок плотность в начале наземной жизни влияла на выживаемость сильнее, чем у самцов. Точно так же плотность влияла и на темпы роста в период полового созревания.

До сих пор речь шла о выживаемости сеголеток. Из-за того, что гибель особей до завершения метаморфоза намного превышала их гибель после выхода на сушу, выживаемость, рассчитываемая относительно начальной численности генерации, была настолько мала, что почти все реальные различия ее значений оказывались статистически недостоверными. Тем не менее, эти данные заслуживают рассмотрения, так как позволяют сравнить выживаемость наибольшего числа исследованных генераций (рис. 16). По сравнению с генерациями 1990 и 1991 гг., выживаемость 3- и 4-летних лягушек генераций 1982–1986 гг. была заметно выше. Причина заключается в постоянном ухудшении условий развития в водной фазе жизненного цикла по мере сукцессии нерестового водоема. При этом в генерациях 1982–1986 гг. среди 4-летних особей лучше выживали самцы, а потом, как правило, их выживаемость резко падала. В генерациях же 1989–1990 гг. самки выживали не хуже (1989 г.) или даже лучше самцов (1990 г.) уже с первых репродуктивных возрастов. Генерация 1991 г. стоит особняком из-за катастрофического снижения численности сеголеток (Черданцева и др., 2007). Данные, приведенные на рис. 16, подтверждают вывод о том, что будучи сеголетками, самки более чувствительны к воздействию зависящих от плотности факторов в начале наземной жизни.

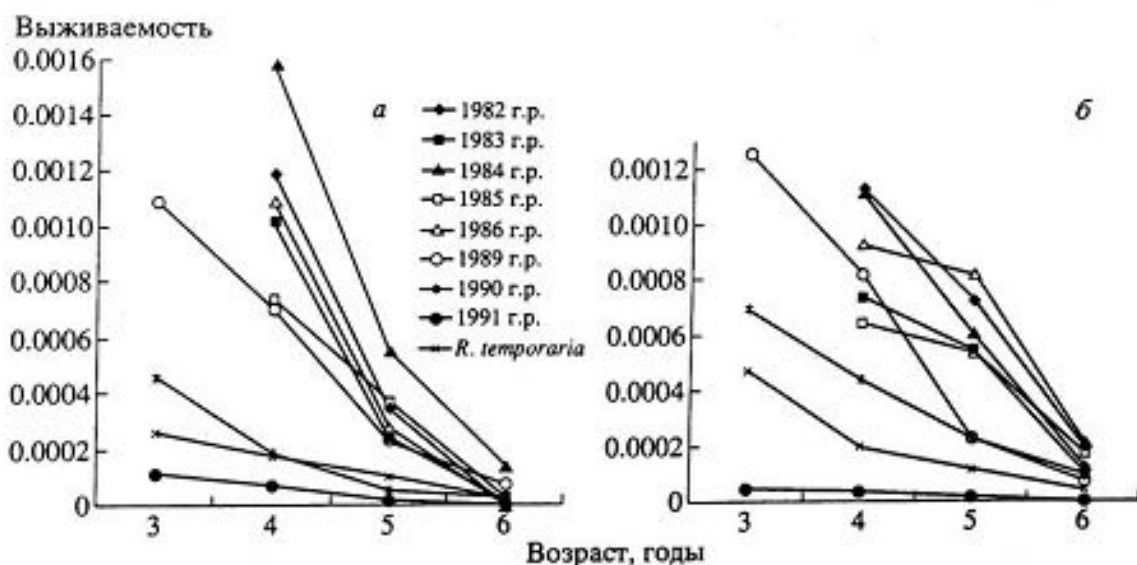


Рис. 16. Выживаемость (рассчитываемая относительно начальной численности генерации) самцов (а) и самок (б) 1982–1986 гг. р. и 1989–1991 гг. р.

У травяной лягушки самки выживают лучше самцов по достижении половой зрелости (Ляпков и др., 2004), и это различие сохраняется для всех последующих возрастов (рис 16). Сходные результаты, полученные для двух видов, указывают на отсутствие прямой зависимости выживаемости от размеров особей: самки остромордой лягушки мельче, но их выживаемость как правило выше, чем у самцов. Обычно предполагают, что влияние пола на выживаемость связано с особенностями поведения в нерестовых водоемах: самцы находятся там дольше, чем самки, активнее, более заметны и поэтому сильнее подвержены влиянию хищников (Rechtman et al., 1997).

Несмотря на существенно более крупные размеры, выживаемость травяных лягушек до 3-летнего возраста была ниже, чем у остромордой лягушки (см. рис. 16). Следует уточнить, что это различие обусловлено более низкой выживаемостью особей исследованной популяции до завершения метаморфоза (Ляпков, 2005; Ляпков и др., 2006). Вместе с тем у травяных лягушек в возрасте от 4 до 7 лет выживаемость, оцененная как доля особей одной генерации, доживших до следующего сезона размножения, была стабильно выше, чем у остромордых лягушек (Ляпков и др., 2002).

Литературные данные по выживаемости взрослых самцов и самок бурых лягушек немногочисленны (Ляпков и др., 2004). Принципиально сходными с нашими результатами являются данные многолетнего исследования популяции Талицкого р-на Свердловской обл. (Леденцов, 1990). В Швеции у самцов травяной лягушки выживаемость была в среднем в 2 раза выше, чем у самок (Elmberg, 1990), однако для швейцарских популяций не было выявлено таких различий (Ryser, 1986). В Германии лучшая выживаемость самок была установлена для травяной и прыткой (*R. dalmatina*) лягушек (Nachtel et al., 2005). Однако, во всех названных работах возможно смещение оценки, связанное с тем, что данные получены путем повторных отловов в нерестовых водоемах особей, которых метили уже взрослыми. После мечения самки могли болезненнее реагировать на отрезание фаланг пальцев (или подкожное введение РИТ-меток) и реже возвращаться в те же водоемы. У *R. sylvatica* – вида, близкого к остромордой лягушке как по размерам, так и по особенностям экологии – выживаемость самцов каждой из исследованных генераций до второго размножения была ниже, чем у самок, но средняя за год выживаемость была сходной (Berven, 1990).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Самцы остромордой лягушки оказываются крупнее самок благодаря более высоким темпам роста самцов в период между завершением мета-

морфоза и первым приходом на нерест. Этот результат получается как при сравнении особей в случайных выборках, так и при сравнении самцов и самок одного и того же возраста. Очевидно, различия темпов роста связаны с полом генетически, однако следует подчеркнуть, что их масштаб не выходит за пределы индивидуальной нормы реакции особей данной популяции. Дело в том, что такие же по своему масштабу различия темпов роста могут возникать между особями одного пола, вырастающими, например, из крупных и мелких сеголеток одной и той же генерации или из сеголеток с разными сроками завершения метаморфоза.

Прямым следствием более высоких темпов роста в начале наземной жизни является более раннее вовлечение самцов в репродуктивный состав популяции: относительная численность особей, впервые размножающихся в 3-летнем возрасте, среди самцов всегда выше, чем у самок. В генерациях 1989 и 1990 гг. этот показатель был выше, чем в генерации 1991 г., несмотря на минимальную численность и максимальные размеры вышедших на сушу особей генерации 1991 г. Из этого следует, что темпы вовлечения в репродуктивный состав популяции определяются в основном не размерами и численностью вышедших на сушу особей (характеристиками, формирующимися в личиночной фазе жизненного цикла), а условиями наземной жизни в течение сезонов активности перед 1-й, 2-й и 3-й зимовками.

На темпы роста особей каждой генерации сильнее всего влияет плотность населения сеголеток: чем она выше, тем ниже темпы роста лягушек до первого размножения. К увеличению плотности населения сеголеток самки более чувствительны, чем самцы: в каждом возрасте самцы оказываются крупнее самок независимо от генерации. Эта общая закономерность обеспечивает воспроизведение размерного полового диморфизма в каждой генерации и, соответственно, в любой случайной выборке взрослых особей.

В отличие от темпов роста, выживаемость имеет сложную зависимость от принадлежности особей к той или иной фенотипической группе, включая пол. Ее характер не поддается простой интерпретации даже на качественном уровне и зависит от генерации – прежде всего от гибели особей в водной фазе жизненного цикла, определяющей начальную плотность населения сеголеток. Если говорить о генерациях 1989–1990 гг., для которых прослежена судьба особей различных фенотипических групп, то у исходно более многочисленных, но более мелких особей 1989 г., влияние сроков выхода сказывалось слабее, чем влияние размеров по окончании метаморфоза, а у исходно менее многочисленных, но более крупных особей 1990 г. – наоборот, сильнее. При этом

в генерации 1989 г. р. различие в выживаемости самцов и самок было слабее, чем в генерации 1990 г., в силу того, что выживаемость очень сильно зависела от размерной группы сеголеток.

Выживаемость особей данной генерации имеет отрицательную связь с начальной численностью и размерами сеголеток по завершении метаморфоза, причем у самцов эта зависимость выражена слабее, чем у самок. У самок большинства генераций (кроме 1991 г.) выживаемость была в целом выше, чем у самцов, из чего, по-видимому, следует, что в период размножения или сразу после него самцы более уязвимы из-за их большей подвижности. При этом самцы младших возрастов могут выживать лучше, чем самки данной генерации, что, вероятно, связано с их более ранним созреванием.

В задачу этой работы не входило изучение причин различия остромордой и травяной лягушек по средним размерам особей и направлению размерного полового диморфизма. Отметим, что для Алига нам известно только одно исследование, в котором для двух близких видов одного рода выявлено различие в направлении размерного полового диморфизма и сделана попытка понять его причины (Schäuble, 2004). Решение такой задачи возможно только при комплексном исследовании популяций. Например, одна такая работа проведена на мухах *Scathophaga stercoraria* и *Sepsis cynipsea* (Kraushaar, Blanckenhorn, 2002), характеризующихся различным соотношением размеров самцов и самок. Для оценки относительной роли полового и других форм отбора необходимы данные о зависимости успеха спаривания (или размножения) самцов от их длины тела и других морфометрических признаков, о взаимосвязи размеров самок с их плодовитостью и репродуктивным усилием, а также о влиянии размеров на выживаемость у обоих полов. Такие исследования, в которых проведен достаточно полный анализ селективных факторов, определяющих направленность полового диморфизма по размерам, крайне редки и, насколько нам известно, ни одно из них не выполнено на амфибиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (05-04-48701 и 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.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Леденцов А.В., 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 23 с.
- Ляпков С.М., 2005. Половой диморфизм у бурых лягушек: различия по размерам тела и демографическим характеристикам // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 297–310. – 2005а. Долговременное стационарное изучение демографических и репродуктивных характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Труды Звенигородской биологической станции. Т. 4. С. 170–187.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2002. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81. № 10. С. 1251–1259. – 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). I. Демографические и морфометрические характеристики // Зоол. журн. Т. 83. № 11. С. 1375–1386.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2001. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). I. Динамика репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 4. С. 438–446. – 2001а. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). II. Динамика компонент приспособленности // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 5. С. 567–575. – 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 9. С. 1128–1142.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., Северцов А.С., 2000. Выживаемость и рост сеголеток бурых лягушек по мере их расселения от нерестового водоема // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 6. С. 729–741.
- 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.
- Черданцева Е.М., Черданцев В.Г., Ляпков С.М., 2007. Влияние размера яиц на размеры и продолжительность развития сеголеток остромордой лягушки, *Rana arvalis* Nilss., в опыте, поставленном в нерестовом водоеме // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 3.
- Bastien H., Leclair R. Jr., 1992. Aging wood frogs (*Rana sylvatica*) by skeletochronology // J. Herp. V. 26. № 2. P. 222–225.
- Berven K.A., 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // Evolution. V. 36. № 5. P. 962–983. – 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog *Rana sylvatica* // Ecology. V. 71. № 4. P. 1599–1608.

- Elmberg J., 1990. Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. // *Can. J. Zool.* V. 68. № 1. P. 121–127.
- Esteban M., Sanchiz B., 2000. Differential growth and longevity in low and high altitude *Rana iberica* (Anura, Ranidae) // *Herpetol. J.* V. 10. № 1. P. 19–26.
- Guarino F. M., Lunardi S., Carlomagno M., Mazzotti S., 2003. A skeletochronological study of growth, longevity, and age at sexual maturity in a population of *Rana latastei* (Amphibia, Anura) // *J. Biosci.* V. 28. № 6. P. 101–108.
- Hachtel M., Ortmann D., Kupfer A., Sander U., Schmidt P., Weddeling K., 2005. Return rates and long-term capture history of amphibians in an agricultural landscape near Bonn (Germany) // *Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg, Russ. J. Herpetol.* V. 12 (Suppl.). P. 146–149.
- Khonsue W., Matsui M., Hirai T., Misawa Y., 2001. Age determination of wrinkled frog, *Rana rugosa* with special reference to high variation in postmetamorphic body size (Amphibia: Ranidae) // *Zool. Sci.* V. 18. P. 605–612.
- Kraushaar U., Blanckenhorn W.U., 2002. Population variation in sexual selection and its effect on size allometry in two dung fly species with contrasting sexual size dimorphism // *Evolution.* V. 56. № 2. P. 307–321.
- Kusano T., Fukuyama K., Miyashita N., 1995. Body size and age determination by skeletochronology of the brown frog *Rana tagoi tagoi* in Southwestern Kanto // *Japan. J. Herpetol.* V. 16. № 1. P. 29–34.
- Leclair R.Jr., Leclair M.H., Dubois J., Duoust J.-L., 2000. Age and size of Wood Frogs, *Rana sylvatica*, from Kuujuarapik, northern Quebec // *Canadian Field-Naturalist* V. 114. № 3. P. 381–387.
- 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.
- Lyapkov S.M., 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // *Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg, Russ. J. Herpetol.* V. 12. (Suppl.). P. 187–190.
- Monnet J.-M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* V. 269. P. 2301–2307.
- Pechmann J.H.K., Scott D.E., Semlitsch R.D., Gibbons J.W., 1997. Mortality differences between sexes associated with breeding in amphibians // *Herpetology'97. Abstr. 3rd World Congress of Herpetology. 2–10 August 1997. Prague, Czech Republic.* P. 160.
- 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.
- Sagor E.S., Ouellet M., Barten E., Green D.M., 1998. Skeletochronology and geographic variation in age structure in the wood frog, *Rana sylvatica* // *J. Herpetol.* V. 32. № 4. P. 469–474.
- Schäuble H., 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii* // *Biological J. of the Linnean Society.* V. 82. № 1. P. 39–56.
- Shine R., 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia // *Copeia.* № 2. P. 297–306. – 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // *Quart. Rev. Biol.* V. 64. № 4. P. 419–461.

SEXUAL DIFFERENCES IN GROWTH RATES AND SURVIVAL IN *RANA ARVALIS* AFTER METAMORPHOSIS

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

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

e-mail: lyapkov@mail.ru

The long-term studies (1987–1996) of a *Rana arvalis* population in Moscow region revealed the sexual size dimorphism: the males in each of the ages were larger than females. These differences are well reproducible and arise as a result of higher growth rate in males in the period between the completion of metamorphosis and the first reproduction. The scales of these sexual differences were in the limits of the response norm of individuals in a particular population, i. e. the differences in adults originating from initial sizes of metamorphs and/or the time of completing the metamorphosis. The males were more readily involved into breeding, the proportion of males breeding for the first time at an age of three years being always higher than in the females. There was a negative correlation between the growth rates of individuals in a particular generation and the density of metamorphs. The growth rate in males was less susceptible to the density-dependent inhibition due to the lesser expenditures for reproduction. The probability of survival depended on the size, time of metamorphosis, and sex of metamorphs. In the more numerous and small metamorphs of the 1989th year of birth, the size of the metamorphs more strongly influenced the survival than the time of metamorphosis. In the less numerous and larger metamorphs of 1990, the relationship was inverse. The effects of the number and size of metamorphs on the survival (negative and positive, respectively) were stronger in females than in males. In the females of most generations, the survival was mainly higher than that in the males.