

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana arvalis*) КАК РЕЗУЛЬТАТ РАЗЛИЧИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ

© 2009 г. С. М. Ляпков, В. Г. Черданцев, Е. М. Черданцева

*Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,
биологический факультет, каф. биологической эволюции
119992 Москва, Ленинские горы, Биологический факультет
e-mail: lyapkov@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.01.2009 г.

В течение многих лет исследовали размерно-возрастной состав и морфологические характеристики самцов и самок нескольких локальных популяций из южной части ареала остромордой лягушки (Украина) и сравнивали их с аналогичными данными, полученными ранее для самцов и самок из одной подмосковной популяции. Несмотря на близкое расстояние между местообитаниями этих локальных популяций (не более 40 км), между ними были выявлены достоверные различия как по средней длине тела, так и по возрасту, причем в большинстве популяций эти характеристики были меньше значений, наблюдаемых в популяции Московской области (Звенигородская биостанция МГУ – ЗБС). В целом в южных популяциях доля самок, впервые размножающихся уже после второй зимовки, выше, чем у самцов, доля 2-летних половозрелых особей каждого пола существенно выше, а доля старших возрастов ниже, чем в популяции ЗБС. Такая географическая изменчивость в возрастном составе обуславливает достоверно меньшие средние значения возраста и длины тела особей южных популяций. Несмотря на более длительный сезон активности в южных популяциях, темпы роста 2- и 3-летних особей ниже, и лишь в возрасте 4 лет они становятся крупнее, чем в популяции ЗБС. Эти различия связаны с более высокими репродуктивными тратами не только самок, но самцов южных популяций. Наиболее сильные половые различия по морфологическим признакам выявляются по длине голени и бедра, абсолютные и относительные значения которых больше у самцов южных популяций, а также у особей каждого пола в сравнении с популяцией ЗБС. Половые различия по совокупности абсолютных и относительных значений признаков в популяции ЗБС сильнее, чем в южных популяциях. Выявленная в популяции ЗБС направленность полового диморфизма (самцы крупнее самок) в южных популяциях сохраняется, а его выраженность усиливается. Географические размерные различия между самками оказываются сильнее, чем между самцами, что соответствует более сильным размерным половым различиям в южных популяциях. Причиной такого изменения выраженности полового диморфизма является различие в репродуктивных стратегиях: в популяции ЗБС средний возраст размножающихся впервые самцов ниже, чем у самок, а в южных популяциях самцы размножаются впервые в более старшем возрасте, чем самки (и соответственно при более крупных размерах), что обеспечивает им больший репродуктивный успех.

Размерный половой диморфизм у амфибий принято считать следствием не только полового, но и других форм отбора (Monnet, Cherry, 2002). Однако как причины, так и сам процесс формирования половых размерных различий у бесхвостых амфибий недостаточно изучены. Согласно распространенному мнению (Monnet, Cherry, 2002), причиной полового диморфизма являются демографические различия: средний возраст самок обычно больше, чем у самцов и поэтому самки крупнее. Такие половые различия должны быть следствием более высокой выживаемости самок,

что показано лишь в немногих исследованиях. Эта гипотеза также не принимает в расчет возможности половых различий темпов роста, хотя более высокие темпы роста особей одного из полов должны увеличивать их размеры независимо от возраста.

Согласно литературным данным, у остромордой лягушки не только выраженность, но и направленность размерного полового диморфизма подвержены географической изменчивости. Так, размерный половой диморфизм не был выявлен в Германии (Glandt, 2006), Польше, Венгрии и

Румынии (Babik, Rafinski, 2000), в Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980), а также на Алтае (Яковлев, 1986) и в Мордовии (Ручин, Рыжов, 2006). В последнем случае возможной причиной его отсутствия мог быть малый объем выборки, а в исследовании Бабика и Рафинского (Babik, Rafinski, 2000) материал мог быть собран не во время размножения, и поэтому часть особей в выборках могли быть неполовозрелыми. Однако как минимум в одной популяции в Германии массовый материал был собран только в период размножения (Hartung, 1991 – цит. по: Glandt, 2006), и корректность полученных результатов не вызывает сомнений. Однако, во многих других частях ареала (Луарков, 2008; Ляпков и др., 2009) самцы достоверно крупнее самок, в том числе и в южной его части, включая несколько областей Украины (Тарашук, 1984).

Ранее нами было показано, что основной причиной географических различий размерно-возрастного состава самок в популяциях остромордой лягушки является гетерохрония темпов роста и полового созревания (Ляпков и др., 2008). Самки южных популяций (Чернобыльский р-н, Киевская обл., Украина) достигают половой зрелости и начинают размножаться после второй зимовки, а большинство самок популяции центральной части ареала (Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ) – на 1 или 2 года позднее (Ляпков и др., 2007а). В результате половозрелые самки южных популяций представлены в основном 2- и 3-летними особями и в среднем на 1.5 года моложе, чем в популяции Московской обл. Более раннее репродуктивное созревание самок не компенсируется соответствующим увеличением темпов их роста, поэтому в течение первых 2 лет жизни самки южных популяций растут медленнее и оказываются в среднем более мелкими, чем самки популяции центральной части ареала. Эти размерные различия усиливаются также вследствие более низких частот старших возрастов у самок южных популяций и соответственно их сравнительно небольшого среднего возраста.

Кроме того, по данным наших многолетних исследований, самцы популяции остромордой лягушки Московской обл. достоверно крупнее, чем самки, несмотря на достоверно больший средний возраст самок, вследствие того, что в пределах каждой из исследованных генераций самцы растут быстрее самок (Ляпков и др., 2007а). Естественно предположить, что в южных популяциях самцы также крупнее, причем это различие в южных популяциях должно усиливаться из-за боль-

шей величины репродуктивного усилия самок (Ляпков и др., 2008).

Изменчивость направленности и выраженности полового диморфизма у остромордой лягушки может касаться не только длины тела, хотя примеры внутривидовой изменчивости морфологических признаков в литературе встречаются сравнительно редко и касаются обычно диагностики подвидов (Писанец, 2007). В то же время функциональная специализация самок как вследствие отбора на увеличение плодовитости ведет к относительному укорочению их задних конечностей (Черданцев и др., 1997). Известно также, что на репродуктивный успех самцов влияют абсолютные и относительные величины размеров конечностей (Ляпков и др., 2007б).

Очевидно, что прежде чем анализировать эволюционные механизмы, обуславливающие размерный половой диморфизм (такие как возрастная структура и особенности, обуславливающие успех размножения), следует исследовать онтогенетический механизм его формирования, т.е. половые различия ежегодных приростов. Поэтому цель этой работы состоит прежде всего в определении направленности и степени выраженности размерного полового диморфизма в южных популяциях остромордой лягушки, изучении динамики его формирования в течение наземной жизни и сравнении полученных данных с результатами аналогичного исследования популяции Московской области. Кроме того, мы попытаемся выяснить связь размерного полового диморфизма с половыми различиями по отдельным морфологическим признакам, что позволит анализировать межпопуляционные и географические различия самцов и самок по совокупности морфологических характеристик.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран на Украине, в Чернобыльском р-не Киевской области, в 1987–1992 гг. Всего было исследовано четыре локальных популяции, но наиболее полные многолетние данные получены для двух пространственно изолированных популяций, наиболее многочисленных и различавшихся характером местообитания и историей формирования. Местом размножения первой популяции (П1) был водоем антропогенного происхождения, образовавшийся в 1986 г. в открытом луговом биотопе. Вторая популяция (П2) размножалась в непересыхающих старицах р. Уж, расположенных в лесном затененном биотопе. От первой популяции она находилась на расстоянии

20 км, что намного больше радиуса индивидуальной активности лягушек. Более подробное описание местообитаний этих двух популяций приведено в нашей предыдущей публикации (Ляпков и др., 2008). Третья популяция (П3) использовала для размножения глубоководную лужу в кювете вдоль шоссе, четвертая (П4) – пруд, расположенный на сенокосном лугу на окраине села Страхолевье, пятая (П5) – мелководья крупного водоема (залива р. Припять). Минимальное расстояние между местообитаниями соседних популяций (П1 и П3) составляло около 1 км, максимальное (между П4 и П5) – около 40 км.

Самцов и самок остромордой лягушки отлавливали в нерестовых водоемах, большую часть из них – в амплексусе, в течение шести сезонов размножения (1987–1992 гг.). У всех особей измеряли длину тела (L), а также четыре признака, традиционно используемых в морфологических исследованиях бурых лягушек (Терентьев, 1950; Ищенко, 1978; Babik, Rafinski, 2000). Это длина бедра (F); длина голени (T); расстояние между центрами ноздрей ($Sp.n.$) и расстояние между центром ноздри и передним краем глаза, которое измеряется на одной и той же стороне головы ($D.n.o.$). Далее, для краткости, используются приведенные здесь условные обозначения этих признаков. Всего было измерено 402 самки и 389 самцов.

Возраст самцов и самок определяли с помощью стандартной скелетохронологической методики. Для этого исследовали окрашенные поперечные срезы, изготовленные из середины III фаланги IV пальца задней конечности.

Для анализа географических различий, полученные данные сравнивали с данными, полученными в 1987–1996 гг. (в основном опубликованными – см. Ляпков и др., 2006, 2007а, б) для популяции Московской области, населяющей местообитания вблизи Звенигородской биостанции МГУ, 55 км западнее Москвы (далее для краткости – ЗБС). Сезон активности лягушек в этом более северном регионе приблизительно на 1.5 мес короче, чем в местообитаниях черномыльских популяций.

Поскольку самцы остромордой лягушки обычно крупнее самок (см. Введение), при анализе различий по морфологическим признакам следовало отделить влияние пола от влияния общих размеров, другими словами – показать, что половые различия существуют и при одинаковых размерах самцов и самок. В качестве показателя относительной величины каждого из морфологических признаков использовали линейный

индекс, т.е. отношение величины данного признака к длине тела. Такой показатель позволяет анализировать и объединять различные выборки, а также сравнивать полученные результаты с исследованиями других авторов. Для получения относительной величины длины тела в качестве характеристики общих размеров использовали первую главную компоненту (ГК-1), вычисленную на основании анализа изменчивости всех измеренных признаков. Использование ГК-1 в качестве характеристики общих размеров объясняется тем, что длина тела не всегда может быть оптимальным показателем, поскольку этот признак включает в себя длину головы и туловища, размеры которых могут изменяться независимо под действием различных селективных факторов (Katsikaros, Shine, 1997; Kratochvil et al., 2003). Напротив, ГК-1 учитывает вклад всех частей тела, прежде всего конечностей. Для получения относительной величины длины тела мы вычисляли так называемые остатки с использованием уравнения линейной регрессии длины тела по ГК-1 по формуле

$$e_i = y_i - \hat{y}_i,$$

где y_i – наблюдаемое значение длины тела; \hat{y}_i – значение, предсказанное данной моделью. Следует отметить, что из-за сравнительно малого объема выборок из П3, П4 и П5 (см. табл. 1), внутривидовые половые различия и межвидовые различия по каждому из морфологических признаков анализировали только по данным, полученным для П1 и П2.

В качестве количественной меры различий использовали коэффициент Ловича – Гиббонса (Lovich, Gibbons, 1992, сокращенно – LGc), представляющий собой отношение средних значений данного признака у самцов и самок. Его значение у самцов помещали в числитель, поэтому полученная величина обычно была больше единицы. Этот же коэффициент использовали и для сравнения двух популяций (П1 и П2), а также для сравнения объединенной выборки всех черномыльских популяций с популяцией ЗБС (отдельно для самцов и для самок). Для сравнения самцов и самок по совокупности всех признаков и по совокупности их индексов (а также для сравнения П1 и П2 и двух регионов) и для получения оценки величины вклада каждого из признаков в половые различия применяли дискриминантный анализ.

Для выявления селективных механизмов, обуславливающих направленность полового диморфизма, учитывали длину тела и возраст самцов и

Таблица 1. Средние значения длины тела и возраста самок (♀) и самцов (♂)

Год	Популяция	Пол	n	Длина тела, мм			Возраст		
				x	min	max	x	min	max
1987	П2	♀	14	46.50	40.0	56.0	2.64	2	4
			14	52.29	46.0	61.0	3.64	2	5
1988	Все популяции	♀	25	44.60	38.0	56.0	2.46	2	4
			21	51.40	44.0	61.0	3.48	2	5
	П1	♀	52	44.14	34.5	56.5	2.39	2	4
			51	49.52	39.0	62.5	2.84	2	5
1989	П2	♀	15	51.67	45.0	60.0	3.33	3	5
			14	55.29	50.0	64.0	3.86	3	5
	Все популяции	♀	80	47.95	32.5	64.0	2.90	2	5
			72	51.44	39.0	64.0	3.19	2	5
1990	П1	♀	21	43.04	37.0	49.0	2.62	2	3
			23	48.60	43.0	57.0	2.57	2	4
	Все популяции	♀	36	47.18	37.0	61.0	2.91	2	4
			34	51.99	43.0	65.0	3.21	2	6
1991	П1	♀	24	43.63	35.0	51.5	2.47	2	3
			21	48.95	41.0	60.0	3.00	2	6
	П2	♀	28	43.93	37.0	55.0	3.07	2	4
			28	48.00	42.0	61.0	2.93	2	6
1992	Все популяции	♀	78	44.63	35.0	59.0	2.81	2	4
			75	50.19	41.0	66.5	3.15	2	6
	П1	♀	55	50.35	38.0	66.0	3.06	2	5
			55	53.45	37.5	62.0	3.56	2	6
Все годы	П2	♀	42	45.98	38.0	55.0	2.74	2	4
			42	50.60	44.0	60.0	3.24	2	5
	Все популяции	♀	97	48.45	38.0	66.0	2.92	2	5
			97	52.21	37.5	62.0	3.42	2	6
П1	♀	86	51.40	39.0	69.0	3.05	2	6	
		86	55.44	44.0	66.0	3.56	2	5	
П1	♀	240	48.01	34.5	69.0	2.82	2	6	
		234	52.49	37.5	66.0	3.26	2	6	
П2	♀	99	46.33	37.0	60.0	2.91	2	5	
		98	50.77	42.0	64.0	3.30	2	6	
П3	♀	31	44.39	38.0	56.0	2.43	2	4	
		31	51.53	44.0	61.5	3.26	2	5	
П4	♀	16	58.13	48.0	64.0	4.36	3	5	
		10	58.50	54.0	66.0	4.75	3	6	
П5	♀	13	54.50	49.0	61.0	3.38	3	4	
		13	57.46	52.0	65.0	4.23	3	6	
Все черномыльские популяции	♀	402	47.89	32.5	69.0	2.89	2	6	
		389	52.32	37.5	66.5	3.34	2	6	
Все годы	ЗБС	♀	934	53.33	40	64	4.26	2	9
			1069	55.65	45	65	4.02	2	7

Примечание. Жирным шрифтом отмечены достоверно различающиеся между собой средние значения самцов и самок одной популяции или объединенной выборки.

самок в амplexусе, а также плодовитость самок. Поскольку плодовитость самок связана с длиной тела положительной корреляцией, степень ассортативности спаривания по размерам показывает,

насколько сильна связь длины тела спарившихся самцов с количеством их потомков.

Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

I. Половые и межпопуляционные различия по возрасту, длине тела и темпам роста

Различия между черновыльскими популяциями

Половые и межпопуляционные различия возрастного состава. Предельные значения возраста участвующих в размножении самцов и самок из П1 и П2 были сходными (табл. 1, рис. 1): некоторые самцы и самки начинали размножаться уже после второй зимовки, максимальный отмеченный нами возраст – 6 лет. И в П1, и в П2 модальный возраст и самцов, и самок составил 3 года. Распределение возрастов (рис. 1) было сходным у особей из П1 и П2 как среди самок, так и среди самцов, и в результате у обоих полов средние значения возраста достоверно не различались (табл. 2). У самцов доля особей старшего возраста была выше, чем у самок (рис. 1, а: для П1 $\chi^2 = 27.7$; $df = 4$; $p < 0.0001$; для П2 $\chi^2 = 20.5$; $df = 3$; $p < 0.001$). В частности, у самок доля 2-летних особей была выше доли 4-летних, а у самцов доля 2-летних особей – наоборот, ниже доли 4-летних особей. Аналогичные половые различия наблюдались и в объединенной по всем популяциям выборке (рис. 1, б: $\chi^2 = 26.7$; $df = 4$; $p < 0.0001$). Вследствие этих различий, в каждой из популяций средний возраст самцов был достоверно выше, чем у самок, за исключением П4 и объединенной выборки. В популяции П4 средний возраст самцов был также выше, чем у самок, однако из-за малого объема выборки (см. табл. 1) эти различия оказались недостоверными.

Были также обнаружены следующие межпопуляционные различия (табл. 1). Особи популяций П1, П2 и П3 были моложе особей популяций П4 и П5. Самки из П3 были достоверно моложе самок всех остальных популяций; самки из П1 и П2 достоверно не различались между собой и были достоверно моложе самок из П4 и П5. Самцы из П1, П2 и П3 достоверно не различались между собой, и каждая из этих трех групп была достоверно моложе самцов из П4 и П5 (табл. 2).

Как было показано нами для популяции ЗБС (Ляпков и др., 2007а), в случае если различия численности последовательных генераций не слишком велики, динамика распределения возрастов служит одним из показателей темпов вовлечения особей в репродукцию и темпов их гибели. Исходя из этого, описанные половые различия в возрастном составе означают, что в каждой из исследованных популяций погодная гибель у самцов ниже, чем у самок.

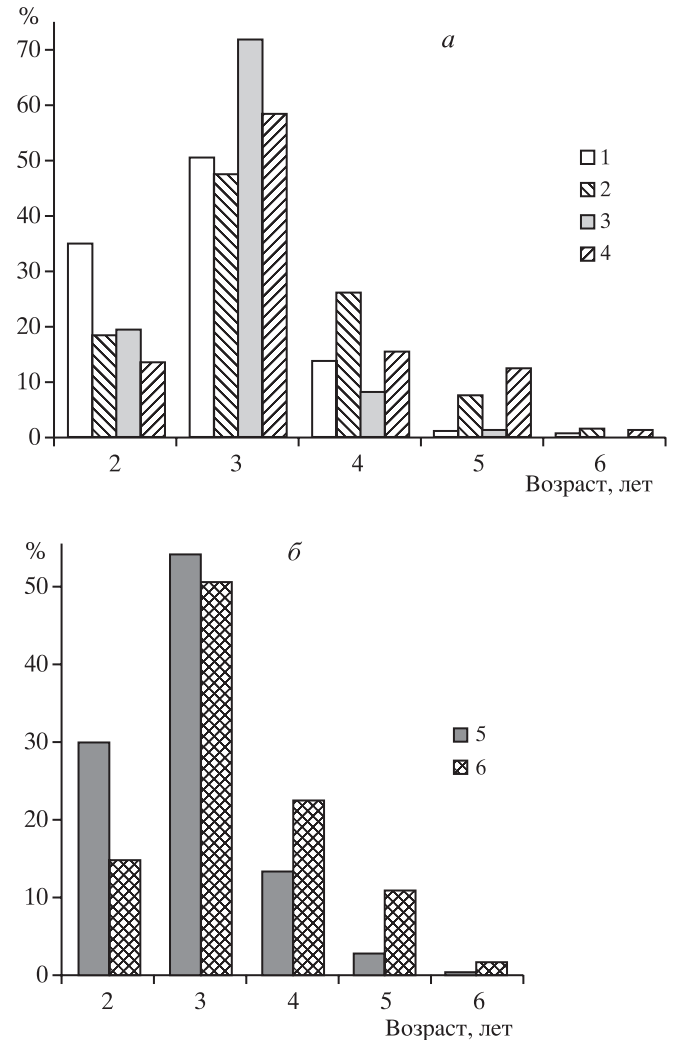


Рис. 1. Частотное распределение возраста у самок и самцов черновыльских популяций, данные по популяциям П1 и П2 (а), и объединенные по всем популяциям данные (б).

Обозначения для рис. 1 и 2: 1 – самки из П1, 2 – самцы из П1, 3 – самки из П2, 4 – самцы из П2, 5 – все самки, 6 – все самцы.

Межпопуляционные различия по длине тела и темпов роста. Несмотря на сходство среднего возраста, достоверные различия по длине тела между П1 и П2 были выявлены и у самок, и у самцов: особи из П1 были в среднем крупнее особей из П2 (рис. 2, табл. 2). Отмеченным выше возрастным различиям между двумя группами популяций соответствуют различия длины тела: в популяциях П1, П2 и П3 длина тела особей обоего пола меньше, чем в популяциях П4 и П5 (табл. 1, рис. 2). Самки из П2 и П3 были достоверно мельче самок всех остальных популяций, а самки из П4 и П5 были достоверно крупнее самок трех других популяций. Самцы из П1, П2 и П3 имели

Таблица 2. Межпопуляционные сравнения средних значений длины тела (выше диагонали) и возраста (ниже диагонали) самок (♀) и самцов (♂)

Пол	Пол Популяция Популяция	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂
		П1	П2	П3	П4	П5	П1	П2	П3	П4	П5
♀	П1		**	**	**	**	**	**	**	**	**
	П2	—		—	**	**	**	**	**	**	**
	П3	*	**		**	**	**	**	**	**	**
	П4	**	**	**		—	**	**	**	—	—
	П5	*	*	**	**		—	*	—	—	—
♂	П1	**	**	**	**	—		**	—	**	**
	П2	**	**	**	**	—	—		—	**	**
	П3	**	*	**	**	—	—	—		**	**
	П4	**	**	**	—	**	**	**	**		—
	П5	**	**	**	—	**	**	**	**	—	

** – $p < 0.01$; * $p < 0.05$; $p > 0.05$.

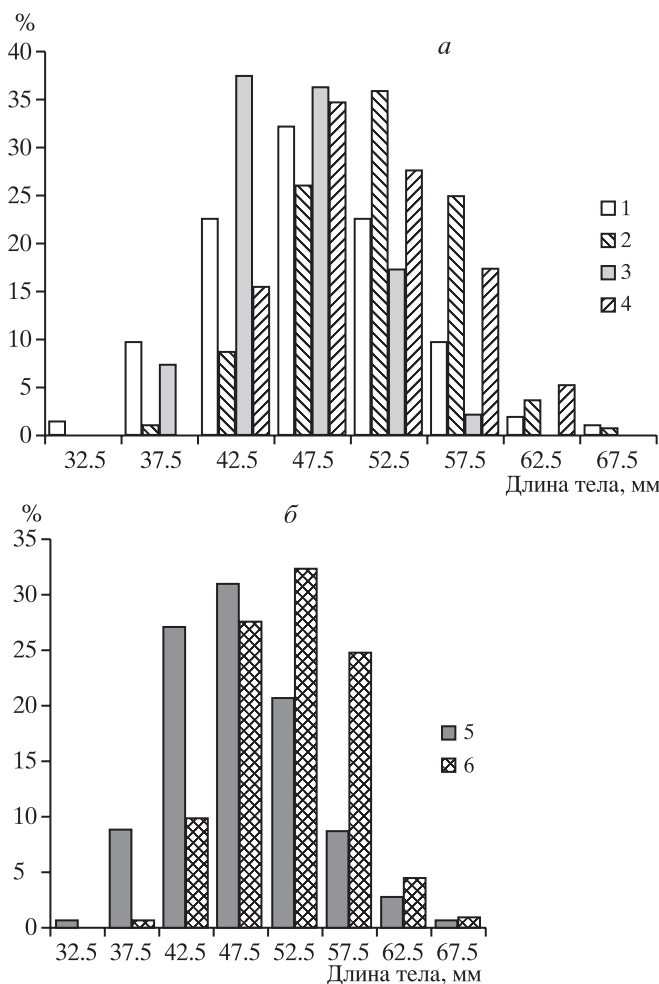


Рис. 2. Частотное распределение длины тела у самок и самцов чернобыльских популяций, данные по популяциям П1 и П2 (а), и объединенные по всем популяциям данные (б).

сходный размер, и в каждой из этих групп они были достоверно мельче самцов из популяций П4 и П5 (табл. 2).

Темпы роста мы сравнивали только в популяциях П1 и П2 (рис. 3) из-за малых объемов выборок из остальных трех популяций. Самки из П1 были достоверно крупнее самок из П2 в возрасте 2 и 3 лет, а возрасте 4–5 лет, когда темпы роста уменьшаются, различия исчезали. Поскольку большинство самок в обеих популяциях было представлено 2 и 3-летними особями, средняя длина тела самок всех возрастов в П1 была достоверно больше, чем в П2. Точно такие же (достоверные) различия между П1 и П2 были выявлены и у самцов в возрасте 2 и 3 лет и в объединенных по всем возрастам выборках.

Половые различия длины тела и темпов роста. Предельные значения длины тела участвующих в размножении самцов и самок в каждой из популяций были сходными, за исключением одной необычно мелкой половозрелой самки длиной 34.5 мм из П1 (табл. 1). Однако в частотном распределении длины тела самцов преобладали более крупные особи (рис. 2: для П1 $\chi^2 = 181.0$; $df = 4$; $p < 0.0001$; для П2 $\chi^2 = 78.1$ $df = 3$; $p < 0.0001$; для объединенной выборки $\chi^2 = 57.0$ $df = 6$; $p < 0.0001$). В выборках каждого года половые различия длины тела были достоверными в обеих популяциях (табл. 1). В объединенных по всем годам выборках из П1 и П2, а также в объединенной по всем популяциям и всем годам выборке (рис. 2, б) средние значения длины тела у самцов также были достоверно больше, чем у самок (табл. 1).

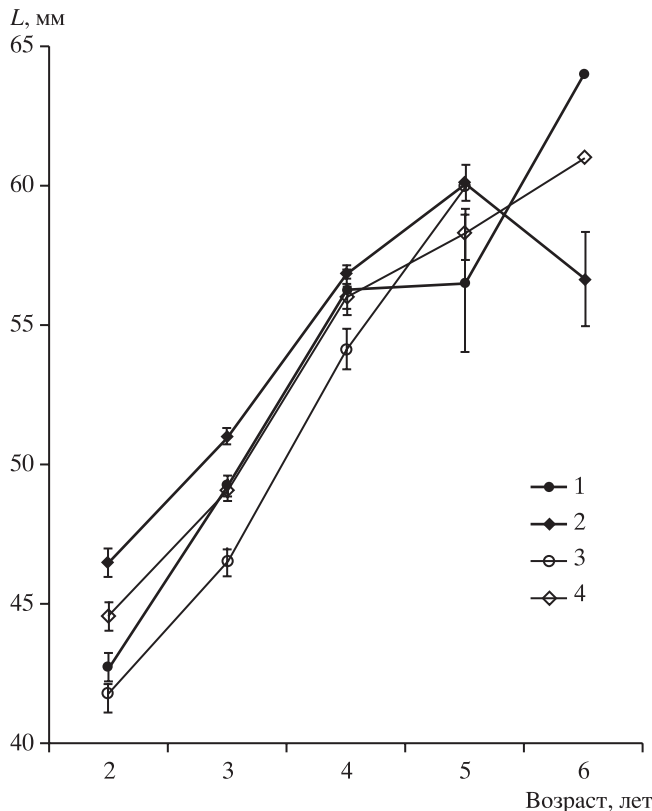


Рис. 3. Зависимость длины тела (среднее для данного возраста значение) от возраста, данные по популяциям П1 и П2. Обозначения: 1 – самки из П1, 2 – самцы из П1, 3 – самки из П2, 4 – самцы из П2.

Поскольку, как было показано выше, в большинстве черномыльских популяций самцы старше, можно предположить, что выявленные половые различия в размерах обусловлены различиями в возрасте. Это, однако, не исключает и другой возможной причины диморфизма – более высоких темпов роста самцов по сравнению с самками. Как и в случае анализа межпопуляционных различий в темпах роста, мы сравнивали только П1 и П2 (рис. 3). В обеих популяциях половые различия длины тела были достоверными в возрасте 2 и 3 лет и недостоверными – в более старших возрастах (представленных существенно меньшим числом особей). Таким образом, в обеих популяциях, независимо от половых различий в возрастном составе, размерный половой диморфизм обусловлен различиями в темпах роста перед 2- и 3-й зимовками, и поэтому не зависит от возраста, по крайней мере у 2- и 3-летних особей.

Межпопуляционные различия выраженности размерного полового диморфизма. Во всех пяти исследованных популяциях были выявлены половые различия длины тела, причем они были недостоверными только у особей из П4, которые харак-

теризовались максимальной средней длиной тела и максимальным средним возрастом (табл. 1). Эти различия соответствовали отмеченным выше различиям между двумя группами популяций, как по возрасту, так и по длине тела (табл. 1). В популяциях П4 и П5 они выражены слабее из-за более высокой доли старых особей (см. рис. 3).

Географические различия

Географические различия в возрастном составе. Различия в возрастном составе черномыльских лягушек и лягушек из популяции ЗБС является прямым следствием более раннего репродуктивного созревания особей в южной части ареала (Ляпков и др., 2007а). В популяции ЗБС особи обоего пола впервые размножаются в возрасте 3–4 лет (крайне редко в возрасте 2 лет), а доля более старших возрастов и, соответственно, средний возраст особей выше, чем в черномыльских популяциях. Кроме того, в отличие от черномыльских популяций, у самок ЗБС доля 4- и 5-летних особей и средний возраст (табл. 1) выше, чем у самцов.

В предыдущей работе (Ляпков и др., 2008) мы показали, что особенности размерно-возрастной структуры самок южных популяций являются результатом гетерохронии между темпами роста, замедляющимися у самок, и темпами полового созревания, сдвигающимися у самок на более ранний возраст. Это создает новое направление отбора, направленного прежде всего на установление более тесной связи между длиной тела самок и их плодовитостью, что приводит к увеличению репродуктивных затрат. То же самое можно сказать и о самцах. Кроме того, более высокий уровень хищничества в местообитаниях черномыльских популяций ведет к увеличению темпов гибели у обоих полов по достижении половой зрелости и как следствие – к преобладанию 2- и 3-летних особей в возрастном составе (см. подробнее Ляпков и др., 2008).

Особый интерес представляет более низкая выживаемость самок черномыльских популяций по сравнению с самцами. Обычно считается, что выживаемость самцов в период размножения должна быть ниже, вследствие их большей заметности и более длительного пребывания в нерестовых водоемах (обзор см. Ляпков и др., 2007а). Кроме того, в большинстве случаев средний возраст самок оказывается выше (Monnet, Chery, 2002). Однако в черномыльских популяциях мы наблюдаем обратную картину. Простейшее ее объяснение состоит в большей, чем у самцов, доле самок, размножающихся впервые в самом раннем возрасте (т.е. 2-летних). Очевидно также, что гибель особей обоих полов в период размножения, свя-

занная с их большей уязвимостью при миграции в нерестовые водоемы и во время откладывания икры, должна быть выше, чем у не размножающихся особей. Поэтому чем большая доля самок приступит к размножению уже в возрасте 2 лет, тем меньшая их доля доживет до каждого следующего размножения. Другим возможным объяснением являются высокие затраты самок на репродукцию – косвенное следствие отбора на усиление связи между размером и плодовитостью. В результате, по окончании нереста самки истощаются еще больше, чем самцы и становятся крайне уязвимыми к любым неблагоприятным воздействиям, включая хищничество.

Литературные данные по географической изменчивости возрастного состава немногочисленны (обзор см. Glandt, 2006), однако все они указывают на преобладание среди половозрелых остромордых лягушек южных популяций 2- и 3-х летних особей, т.е. на низкую выживаемость после первого и второго размножения как самок, так и самцов. Эти результаты совпадают с нашими данными по географической изменчивости возрастного состава. Литературные данные по средним возрастам также немногочисленны и неоднозначны: недалеко от Стокгольма (Швеция, Hedengren, 1987) половозрелые самцы были достоверно старше самок (соответственно 3.5 и 2.8 года), однако в другой популяции, немного южнее Стокгольма (Berglind, 1994), достоверных различий не было выявлено (2.23 и 2.14 года). Исследование нескольких популяций южной и центральной Швеции (Söderman, 2006) показало, что самки моложе самцов в более южных популяциях и, наоборот, старше – в более северных популяциях при условии, что эти популяции населяли местообитания, водоемы которых имели нормальные значения рН. **Вместе с тем в популяциях, живущих в местообитаниях с кислыми водоемами, самки были моложе самцов независимо от широты местности.** Эти данные в целом соответствуют выявленному нами более высокому среднему возрасту самцов в южных популяциях.

Географические различия по длине тела и темпам роста. Первое и наиболее заметное различие популяций двух сравниваемых регионов состоит в более широком диапазоне изменчивости размеров черноморских особей. Длина тела черноморских самок варьирует от 34.5 до 69 мм (табл. 1, рис. 1, б), а в популяции ЗБС – от 40 до 64 мм (табл. 1, подробнее см. Ляпков и др., 2006). У самцов соответствующие значения составляют 37.5–64.5 мм (рис. 1, б) и 45–65 мм (табл. 1, подробнее см. Ляпков и др., 2007). Второе различие –

достоверно более мелкие средние размеры как самок, так и самцов черноморских популяций, в сравнении с популяцией ЗБС (табл. 1) из-за относительно низкой доли крупных (более 50 мм) особей (рис. 1, б).

Однако в силу географических различий возрастной структуры, сравнения только средних значений и диапазона изменчивости длины тела недостаточно для характеристики различий в размерах и темпах роста. Для учета влияния возрастных различий мы использовали двухфакторный дисперсионный анализ (с фиксированными грациями обоих факторов): одним фактором был регион (градации – Черноморский р-н и ЗБС), другим – возраст (от 2 до 6 лет). Согласно результатам оценки влияния этих двух факторов на длину тела (рис. 4, табл. 3), 2- и 3-летние самцы популяции ЗБС достоверно крупнее черноморских самцов того же возраста (рис. 2, а, табл. 3). Далее черноморские самцы растут с такой же, как и прежде, скоростью, а рост самцов ЗБС замедляется. В результате, в возрасте 4 лет и старше черноморские самцы достоверно крупнее. Однако, поскольку большинство черноморских самцов размножается в 2- и 3-летнем возрасте (рис. 1, а),

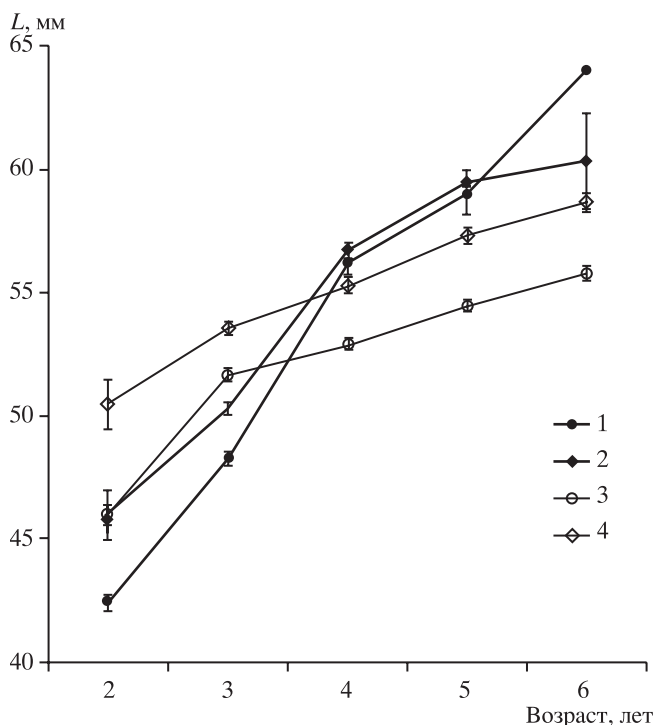


Рис. 4. Зависимость длины тела (среднее для данного возраста значение) от возраста, данные по всем черноморским популяциям и популяции ЗБС. Обозначения: 1 – черноморские самки, 2 – черноморские самцы, 3 – самки популяции ЗБС, 4 – самцы популяции ЗБС.

Таблица 3. Сравнения двух регионов (чернобыльские популяции и популяция ЗБС), по средним значениям длины тела у самцов (выше диагонали) и самок (ниже диагонали)

Регион	Возраст	3	3	4	5	6	2	3	4	5	6
ЗБС	2		**	**	**	**	**	—	**	**	**
	3	*		**	**	**	**	**	**	**	**
	4	*	**		**	**	**	**	**	**	**
	5	**	**	**		*	**	**	—	**	**
	6	**	**	**	**		**	**	**	—	—
	2	—	**	**	**	**	**		**	**	**
Чернобыльский р-н	3	—	**	**	**	**	**		**	**	**
	4	**	**	**	**	—	**	**		**	**
	5	**	**	**	**	**	**	**	*		—
	6	**	**	**	**	*	**	**	*	—	

** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; $p > 0.05$.

средняя длина тела у них меньше, чем у самцов ЗБС. Сходные закономерности наблюдались и у самок (табл. 3): в возрасте 2 и 3 лет чернобыльские самки были мельче, однако в возрасте 4 и 5 лет – достоверно крупнее (подробнее см. Ляпков и др., 2008).

Еще более сильные географические различия были выявлены при сравнении равнинной и горной популяций *Rana sylvatica* (Berven, 1982). Самки горной популяции впервые размножались в возрасте 3 лет, т.е. на 1 или 2 года позднее, чем самки равнинной популяции, и при этом были существенно крупнее, причем в возрасте как 3, так и 4 лет. Самцы горной популяции впервые размножались в возрасте 2 или 3 лет, т.е. на 1 год позднее, чем самцы равнинной популяции, и также были крупнее, чем самцы равнинной популяции во всех возрастах. Было также показано (Berven, 1982), что репродуктивное усилие самок равнинной популяции достоверно больше, чем у самок горной популяции. Кроме того, сильные географические различия длины тела у обоих полов позволяют предположить, что в равнинной популяции траты на репродукцию существенно выше не только у самок, но и у самцов.

Географические различия выраженности размерного полового диморфизма. Как было показано в предыдущем разделе, половые различия в чернобыльских популяциях наблюдались у сравнительно молодых особей, в популяции ЗБС – в возрасте 3 и 4 лет, т.е. во всех случаях у большей части половозрелых особей. В итоге различия средней длины тела в популяциях обоих регионов были хорошо выраженными и достоверными (табл. 1). Более крупные, чем у самок, размеры и меньший средний возраст самцов ЗБС указывают на то, что основная причина формирования

полового размерного диморфизма в этой популяции – их более высокие темпы роста. Дополнительной причиной половых различий в чернобыльских популяциях является больший средний возраст самцов, т.е. уменьшение темпов их годовой гибели по сравнению с самками. Вероятно, именно эта дополнительная причина обуславливает более сильные (чем в популяции ЗБС) половые различия по длине тела, как следует из сравнения соответствующих значений коэффициента Ловича – Гиббонса (табл. 4).

II. Половой диморфизм по морфологическим признакам

Характер зависимости признаков от длины тела

Для выбора наиболее подходящей модели была исследована зависимость каждого из морфологических признаков (Y) от длины тела (X), а также от 1-й главной компоненты (ГК-1). Отдельно для самцов и самок, были определены параметры a и b в моделях линейной ($Y = a + bX$) и аллометрической ($Y = aX^b$) зависимостей, а также оценена доля изменчивости, обусловленная данной моделью. По этой доле изменчивости различий между двумя моделями не было выявлено (для каждого из признаков), и в дальнейшем мы использовали только линейную модель (табл. 5, рис. 5–9). При использовании ГК-1 в качестве характеристики общих размеров для всех без исключения признаков величина изменчивости, объясняемой каждой из двух моделей, была меньше, чем при использовании длины тела (данные не приводятся), поэтому в дальнейшем мы анализировали только зависимости от длины тела. Единственным исключением была собственно длина тела (L) как отдельный морфологический признак. В этом

Таблица 4. Количественные оценки полового диморфизма по морфологическим признакам

Признак	Выборка	Самки	Самцы	LGc 1	LGc 2
<i>L</i>	П1	48.01	52.49	1.09	1.04
	П2	46.33	50.77	1.10	1.03
	П3	44.39	51.53	1.16	
	П4	58.13	58.50	1.01	
	П5	54.50	57.46	1.05	
	Все чернобыльские популяции ЗБС	47.89 52.73	52.32 54.87	1.09 1.04	0.91 0.95
<i>F</i>	П1	23.94	26.76	1.12	1.01
	П2	23.76	26.35	1.11	1.02
	Все чернобыльские популяции ЗБС	24.18 25.60	26.95 27.81	1.11 1.09	0.94 0.97
<i>T</i>	П1	23.85	26.72	1.12	1.01
	П2	23.56	26.30	1.12	1.02
	Все чернобыльские популяции ЗБС	24.06 25.26	26.91 27.58	1.12 1.09	0.95 0.98
<i>Sp.n.</i>	П1	4.23	4.58	1.08	1.03
	П2	4.11	4.41	1.07	1.04
	Все чернобыльские популяции ЗБС	4.23 4.62	4.59 4.90	1.09 1.06	0.92 0.94
<i>D.n.o.</i>	П1	2.91	3.24	1.11	1.08
	П2	2.69	2.92	1.09	1.11
	Все чернобыльские популяции ЗБС	2.87 3.22	3.17 3.42	1.10 1.06	0.89 0.93
<i>F/L</i>	П1	0.499	0.510	1.02	0.97
	П2	0.513	0.522	1.02	0.98
	Все чернобыльские популяции ЗБС	0.503 0.480	0.514 0.501	1.02 1.04	1.05 1.03
<i>T/L</i>	П1	0.497	0.509	1.02	0.98
	П2	0.509	0.521	1.02	0.98
	Все чернобыльские популяции ЗБС	0.500 0.474	0.513 0.496	1.03 1.05	1.06 1.03
<i>Sp.n./L</i>	П1	0.088	0.087	0.99	0.99
	П2	0.089	0.087	0.98	1.00
	Все чернобыльские популяции ЗБС	0.089 0.087	0.088 0.088	0.99 1.02	1.02 1.00
<i>D.n.o./L</i>	П1	0.061	0.062	1.02	1.05
	П2	0.058	0.058	0.99	1.07
	Все чернобыльские популяции ЗБС	0.060 0.060	0.061 0.062	1.01 1.02	0.99 0.98
Res	П1	0.112	1.312		
	П2	-2.894	-2.098		
	Все чернобыльские популяции ЗБС	-0.369 1.503	0.383 1.096		
<i>L/T</i>	П1	2.017	1.969	1.02	1.03
	П2	1.968	1.923	1.02	1.02
	Все чернобыльские популяции ЗБС	2.003 2.115	1.951 2.018	1.03 1.05	0.95 0.97

Окончание таблицы 4

<i>L/T</i> , литературные данные: источник, выборка				
Babik, Rafinski, 2000	Румыния	1.92	1.82	1.05
	Венгрия	1.78	1.72	1.03
	Польша	1.93	1.85	1.04
Roboljsaj et al., 2008	Северо-восточная Словения	1.9	1.8	1.06
	Мордовия	2.06	1.81	1.14
Ручин, Рыжов, 2006	Северное Приуралье	2.11	1.98	1.07
Ануфриев, Бобрецов, 1996	Закарпатье	1.98	1.94	1.02
Щербак, Щербань, 1980	Харьковская обл.	1.86	1.78	1.04
Строилов, 2008				
Топоркова, 1970				
Тарашук, 1984	Херсонская обл.	1.82	1.72	1.06
	Николаевская обл.	1.88	1.86	1.01
	Кировоградская обл.	1.88	1.83	1.03
	Черкасская обл.	1.83	1.77	1.03
	Киевская обл., Киево-Святошинский р-н	1.89	1.78	1.06
	Житомирская обл.	1.82	1.76	1.03
	Волынская обл.	2	1.87	1.07
	Киевская обл., Броварский р-н	1.96	1.88	1.04
	Сумская обл.	1.89	1.82	1.04

Примечание. Res – остатки регрессии длины тела по ГК-1, остальные обозначения признаков приведены в тексте. L_{Gc} – коэффициент Ловича – Гиббонса (см. текст), L_{Gc1} – сравнение самок и самцов, L_{Gc2} – сравнение П1 с П2 или объединенной выборки всех чернобыльских популяций с популяцией ЗБС (в соответствующих строках, отдельно для самок и для самцов). Достоверно различающиеся у самок и самцов средние значения выделены жирным шрифтом. Серым цветом выделены средние значения, достоверно различающиеся между П1 и П2 или между объединенной выборкой всех чернобыльских популяций и популяцией ЗБС, в обоих случаях: первая строка – сравнение самок, вторая – сравнение самцов.

случае в качестве альтернативной характеристики общих размеров мы использовали ГК-1, поскольку эта многомерная статистика характеризует общие размеры более корректно, чем любой из признаков в отдельности. Линия регрессии самцов по ГК-1 имеет меньший наклон, чем соответствующая линия у самок (рис. 5, *a*). Линия регрессии остатков *L* по ГК-1 у сравнительно мелких самцов проходит несколько выше, чем у самок сходных с ними размеров (рис. 5 *b*), а ее наклон отрицательный, у самок же – напротив, положительный. У самцов среднее значение этих остатков также достоверно больше, чем у самок (за исключением особей из П2 – табл. 4). Таким образом, при использовании более “обобщенной”, чем длина тела, характеристики размеров, половые различия по относительной длине тела сохраняются. Формальная их причина – относительно большой вклад длины тела в ГК-1 (табл. 6). Она отражает

тот факт, что половые различия по длине тела (и соответственно по всем другим признакам) в чернобыльских популяциях выражены сильнее, чем в популяции ЗБС (табл. 4, подробнее см. Ляпков и др., 2007 б). Кроме того, в популяции ЗБС наклон линии регрессии *L* по ГК-1 у самцов и самок одинаков и существенно меньше, чем у особей чернобыльских популяций (табл. 5). Это означает, что относительная длина тела у чернобыльских особей больше, что соответствует большему, чем у популяции ЗБС, годовым приростам (рис. 4).

Половые различия по абсолютным значениям признаков

В интервале размеров половозрелых особей абсолютные значения большинства морфологических признаков – длины бедра (рис. 6, *a*), голени (рис. 7, *a*) и величины *Sp.n.* (рис. 8, *a*) – были достоверно больше у самцов, чем у самок. Половые

Таблица 5. Коэффициенты корреляции и параметры a и b линейной регрессии $Y = a + bX$, (Y – признак, X – длина тела)

Признак	Выборка	Самки				Самцы			
		n	r	a	b	n	r	a	b
L^1	П1	240	0.756	50.587	4.9592	233	0.622	51.714	3.6031
	П2	85	0.719	47.307	4.4641	84	0.761	48.384	3.9327
	Все ²	377	0.720	49.910	4.8885	363	0.642	51.034	3.5515
	ЗБС	928	0.463	54.385	2.0291	953	0.462	54.729	1.9595
F	П1	240	0.948	-0.284	0.5046	233	0.909	0.370	0.5027
	П2	85	0.942	1.331	0.4843	84	0.939	-0.485	0.5313
	Все	377	0.943	0.948	0.4830	363	0.913	-0.072	0.5157
	ЗБС	928	0.797	1.658	0.4489	953	0.780	2.064	0.4633
T	П1	240	0.960	-0.888	0.5154	233	0.922	-0.601	0.5204
	П2	85	0.945	0.135	0.5058	84	0.952	0.058	0.5195
	Все	377	0.955	0.031	0.4995	363	0.923	-0.493	0.5230
	ЗБС	928	0.826	1.704	0.4415	953	0.819	1.799	0.4639
$Sp.n.$	П1	240	0.871	0.846	0.0704	233	0.815	0.853	0.0710
	П2	99	0.790	1.017	0.0667	98	0.759	0.953	0.0682
	Все	402	0.859	0.966	0.0681	388	0.791	0.793	0.0725
	ЗБС	933	0.666	0.998	0.0679	958	0.636	0.829	0.0732
$D.n.o.$	П1	240	0.833	-0.336	0.0677	233	0.803	-0.769	0.0764
	П2	99	0.713	-0.071	0.0595	98	0.649	0.457	0.0485
	Все	402	0.810	-0.326	0.0667	388	0.738	-0.252	0.0654
	ЗБС	933	0.548	-1.121	0.0814	958	0.551	-1.471	0.0881
F/L	П1	240	0.054	0.489	0.0002	233	0.024	0.515	-0.0001
	П2	85	0.133	0.536	-0.0005	84	0.296	0.514	0.0001
	Все	377	0.084	0.517	-0.0003	363	0.008	0.513	0.0000
	ЗБС	928	0.086	0.510	-0.0006	953	0.100	0.538	-0.0007
T/L	П1	240	0.138	0.475	0.0004	233	0.062	0.495	0.0003
	П2	85	0.012	0.507	0.0000	84	0.140	0.522	0.0000
	Все	377	0.025	0.496	0.0001	363	0.048	0.503	0.0002
	ЗБС	928	0.097	0.503	-0.0005	953	0.095	0.528	-0.0006
$Sp.n./L$	П1	240	0.394	0.106	-0.0004	233	0.316	0.105	-0.0003
	П2	99	0.371	0.110	-0.0004	98	0.331	0.105	-0.0004
	Все	402	0.429	0.109	-0.0004	388	0.267	0.104	-0.0003
	ЗБС	933	0.244	0.106	-0.0004	958	0.173	0.104	-0.0003
$D.n.o./L$	П1	240	0.120	0.055	0.0001	233	0.241	0.047	0.0003
	П2	99	0.035	0.056	0.0000	98	0.123	0.066	-0.0002
	Все	402	0.119	0.054	0.0001	388	0.079	0.056	0.0001
	ЗБС	933	0.162	0.040	0.0004	958	0.194	0.035	0.0005

Примечание. Жирным шрифтом отмечены достоверно отличающиеся от нуля значения. Обозначения признаков приведены в тексте.

¹ Корреляция L с ГК-1 и регрессия L по ГК-1. ² Объединенные данные по всем чернобыльским популяциям.

различия были достоверны как в объединенной выборке, так и в пределах обеих популяций (П1 и П2), изученных более детально (табл. 4). Единственным признаком, по которому половой диморфизм был выражен слабо, была величина $D.n.o.$: угол наклона линии регрессии $D.n.o.$ по длине тела был одинаков у самцов и самок (рис. 9, а).

Согласно количественным оценкам (коэффициент Ловича – Гиббонса – см. табл. 4), наиболее сильные половые различия выявляются по длине голени и бедра, несколько слабее различия по величинам $D.n.o.$ и $Sp.n.$

Сходный характер зависимости длины голени от длины тела, включая большие значения длине

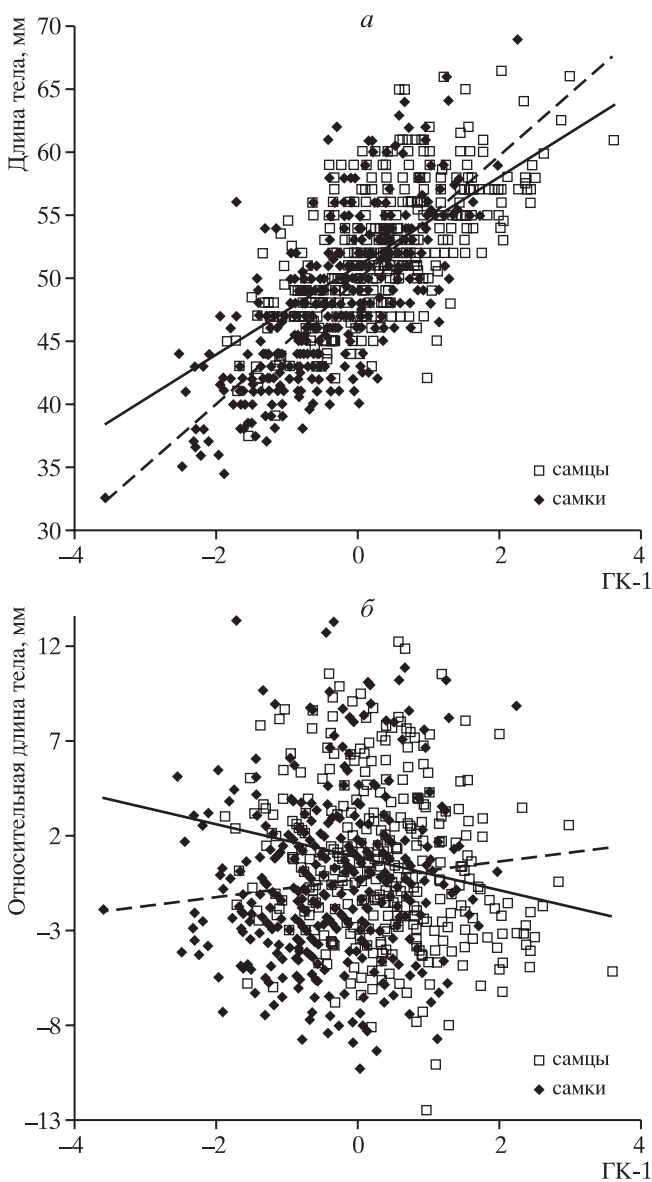


Рис. 5. Зависимость длины тела (а) и относительной длины тела (б) от ГК-1 у самок и самцов.

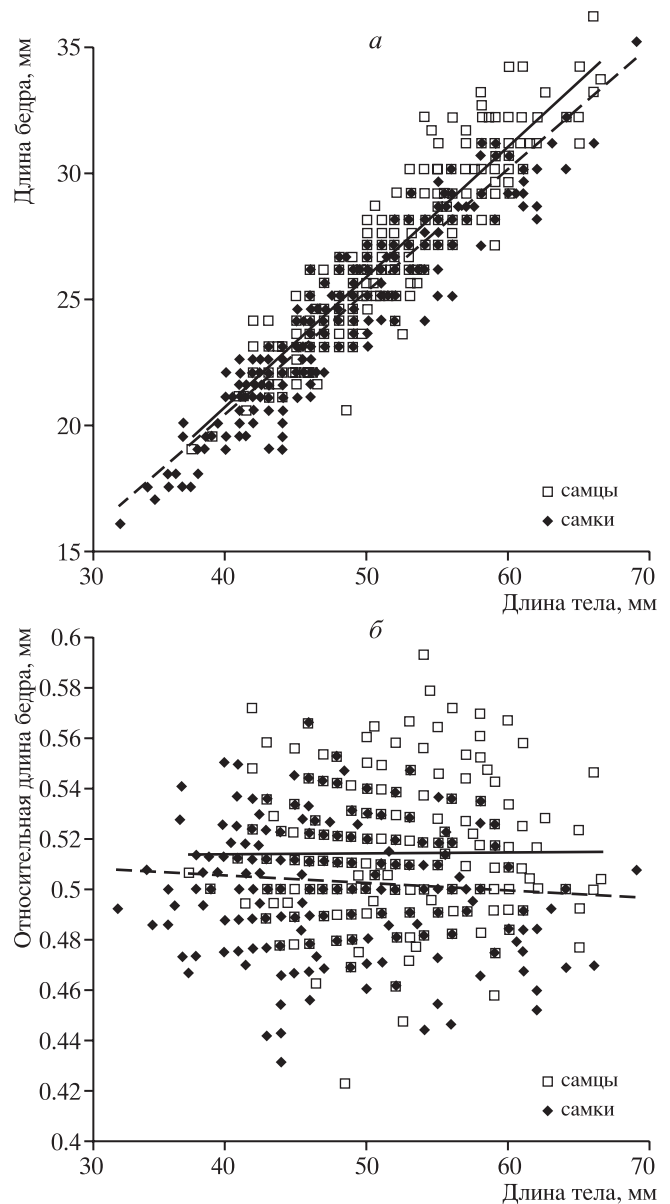


Рис. 6. Зависимость длины бедра (а) и относительной длины бедра (б) от длины тела у самок и самцов.

голеи у самцов, чем у самок сходных с ними размеров, были выявлены в популяции остромордой лягушки близ Стокгольма (Hedengren, 1987).

Половые различия по относительным величинам признаков

Относительная длина бедра (рис. 6,) и голени (рис. 7, б) в размерном интервале взрослых особей у самцов была больше, чем у самок. Средние значения этих индексов достоверно различались между полами как в объединенной по всем популяциям выборке, так и в пределах П1 и П2 (табл. 4), а. кроме того, в пределах каждого возраста, кроме

немногочисленной группы 6-летних особей (согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, факторы "пол" и "возраст", $p < 0.01$ для обоих признаков). Достоверных различий между самцами и самками по $Sp.n./L$ (рис. 8, б) и по $D.n.o./L$ (рис. 9, б) не было выявлено (табл. 4). Индекс $Sp.n./L$ был единственной морфологической характеристикой, среднее значение которой у черноморских самок было выше, чем у самцов, причем у обоих полов по мере роста этот индекс уменьшался (табл. 5). В отличие от него, относительная длина голени и бедра практически не изменялась по мере роста.

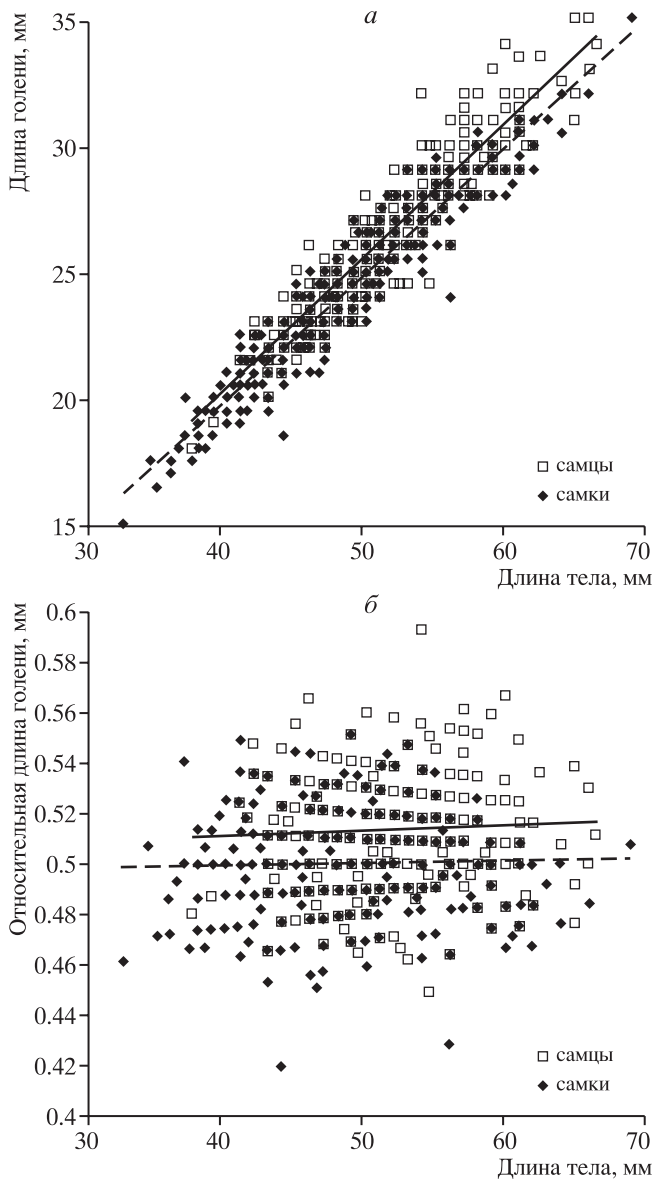


Рис. 7. Зависимость длины голени (а) и относительной длины голени (б) от длины тела у самок и самцов.

Наиболее сильные количественные половые различия (коэффициент Ловича – Гиббонса – см. табл. 4) выявляются по относительной длине голени и бедра, несколько слабее различия по относительной величине $D.p.o.$ и минимальные – по относительной величине $Sp.n.$

Основным онтогенетическим механизмом возникновения половых различий по относительной длине отделов конечностей может быть показанная нами ранее для самок остромордой лягушки конкуренция между процессами роста конечностей и формирования кладки перед данным сезоном размножения (Черданцев и др., 1997).

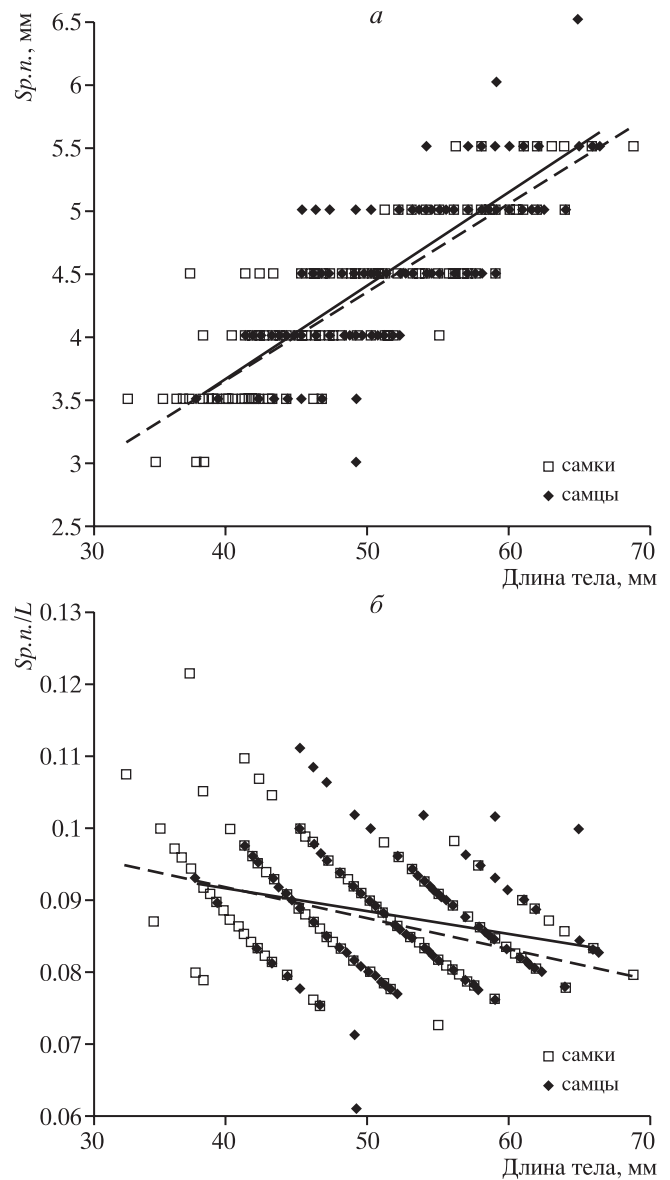


Рис. 8. Зависимость абсолютной (а) и относительной (б) величины $Sp.n.$ от длины тела у самок и самцов.

Межпопуляционные и географические различия по абсолютным и относительным значениям признаков

В соответствии с межпопуляционными различиями длины тела, абсолютные значения всех морфологических признаков у особей П1 были в среднем больше, чем у особей П2 (табл. 4). Однако для размеров отделов конечностей (длины бедра и голени) эти различия были недостоверными. Вместе с тем и у самок, и у самцов П2 относительная длина бедра и голени была больше (достоверно, хотя и со слабыми количественными различиями – см. LGc 2 в табл. 4), чем у П1, особи которой

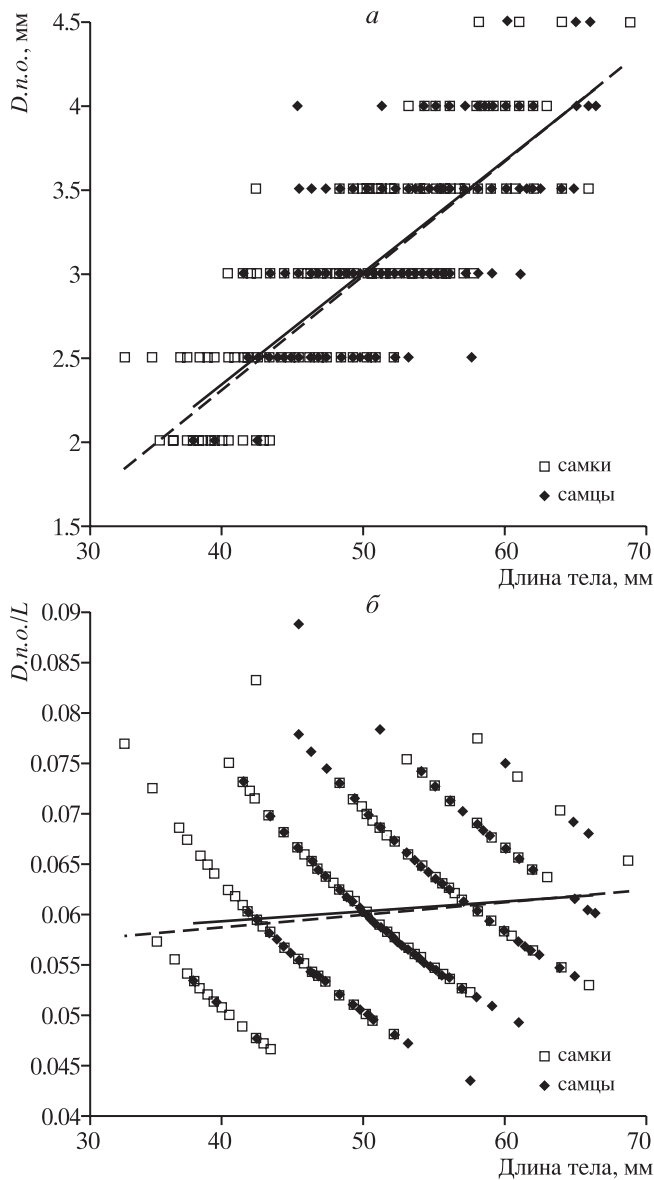


Рис. 9. Зависимость абсолютной (а) и относительной (б) величины $D.n.o.$ от длины тела у самок и самцов.

были достоверно крупнее. Причины этого различия неясны, но они не связаны с межпопуляционным различием в размерах. Не было выявлено достоверного различия между П1 и П2 по $Sp.n./L$, а различие между популяциями по $D.n.o./L$ было достоверным (и наиболее сильными количественно – см. LGc2 в табл.4), причем средние значения у особей из П1 были больше, чем из П2. Это различие наряду с различиями по относительной величине бедра и голени указывают на морфологическое своеобразие особей из П2.

Более сильным (чем межпопуляционные) различиям по длине тела между двумя регионами

(всеми черновобильскими популяциями и популяцией ЗБС – см. табл.4) соответствовали и более сильные различия абсолютных значений морфологических признаков. Однако географические различия относительных величин этих признаков не всегда соответствовали размерным различиям. Средние значения индекса $D.n.o./L$ были выше в популяции ЗБС (у самцов – достоверно), причем различия между двумя черновобильскими популяциями были выражены сильнее, чем различия между двумя регионами (см. LGc 2 в табл. 4). Индекс $Sp.n./L$ был меньше у самок популяции ЗБС (у самцов различия между регионами недостоверны), и таким образом оба рассмотренных индекса указывают на морфологическую специфичность формы головы в популяциях этих двух регионов.

Еще более сильные и более направленные географические различия наблюдаются по относительной длине бедра и голени. Оба этих индекса достоверно больше у черновобильских популяций, чем у популяции ЗБС, причем как у самок, так и у самцов, а количественные различия – сильнее, чем различия между П1 и П2 (см. LGc2 в табл. 4). Чтобы сравнить масштабы внутри- и межрегиональных различий индекса T/L , мы использовали трехфакторный дисперсионный анализ (факторы “регион”, “пол” и “возраст”), считая случайными градации всех факторов. Влияние факторов “регион” и “пол” было достоверным, доля изменчивости, обусловленная их влиянием, составила соответственно 35.9 и 18.8% (доля их взаимодействия – 2.0%); влияние фактора “возраст” и его взаимодействия с другими факторами были незначимыми. Максимальная доля влияния (43.1%) была обусловлена внутригрупповой изменчивостью, которая интерпретируется как сумма внутри- и межпопуляционной изменчивости в пределах каждого региона, не связанной с половыми различиями и возрастной изменчивостью. Следует здесь же отметить, что структура изменчивости длины тела была иной: влияние фактора “регион” было недостоверным, факторов “пол” и “возраст” – достоверным, но их доли влияния были небольшими, составляя соответственно, 13.5 и 5.0 %. Доля влияния взаимодействия “регион” × “возраст” (35.3%) была высокой, что отражает описанные выше географические различия темпов роста особей. Максимальная доля влияния (46.2%) так же, как и у индекса T/L , была обусловлена внутригрупповой изменчивостью. Сравнение двух этих признаков показывает, что на формирование относительной длины голени, кроме различий внутри региона, большое влияние оказывают географические и несколько меньшее – половые различия.

Таблица 6. Структура взаимосвязей (факторные нагрузки, согласно результатам анализа главных компонент) морфометрических признаков остромордой лягушки

Выборка	Признак	Абсолютные величины признаков			Индексы признаков			
		ГК-1	ГК-2	ГК-3	ГК-1	ГК-2	ГК-3	ГК-4
Самцы и самки вместе	L	0.726	0.437	0.402				
	F	0.851	0.354	0.369	0.400	-0.023	0.065	0.914
	T	0.828	0.382	0.383	0.914	0.037	0.060	0.400
	Sp.n.	0.481	0.390	0.780	0.051	0.096	0.993	0.054
	D.n.o.	0.385	0.861	0.321	0.028	0.995	0.095	-0.015
	%	46.3	27.1	23.1	24.9	25.0	25.1	25.0
Самки	L	0.744	0.421	0.409				
	F	0.848	0.366	0.369	0.918	-0.017	0.076	0.390
	T	0.816	0.402	0.389	0.397	0.066	0.074	0.912
	Sp.n.	0.476	0.405	0.777	0.065	0.115	0.989	0.063
	D.n.o.	0.410	0.841	0.345	-0.009	0.992	0.114	0.051
	%	46.7	26.9	23.6	25.1	25.1	25.1	24.8
Самцы	L	0.715	0.419	0.386				
	F	0.876	0.301	0.345	0.380	0.043	0.069	0.921
	T	0.856	0.325	0.357	0.923	0.008	0.071	0.378
	Sp.n.	0.450	0.339	0.820	0.061	-0.079	0.993	0.059
	D.n.o.	0.332	0.896	0.281	-0.008	-0.996	0.078	-0.035
	%	46.5	25.8	22.9	25.0	25.0	25.1	24.9

Примечание. % – доля (в процентах) изменчивости, соответствующей данной главной компоненте (ГК). Обозначение признаков см. в тексте. Максимальные значения факторных нагрузок выделены жирным шрифтом.

Выявленные различия между популяциями Чернобыльского р-на и ЗБС соответствуют общей тенденции к увеличению относительной длины отделов задних конечностей в направлении с севера на юг в европейской части ареала вида (Топоркова, 1970; Ищенко, 1978; Тарашук, 1984; подробнее см. литературные данные в конце табл. 4). Отметим, что для взрослых особей популяции ЗБС было показано, что этот индекс уменьшается по мере увеличения длины тела и максимален у наиболее мелких особей (табл. 5, подробнее см. Ляпков и др., 2007б, рис. 2). Можно было бы предположить, что вследствие такой зависимости от длины тела более мелкие в среднем особи из популяций юга Европы должны быть более “длинноногими”. Однако у чернобыльских особей зависимость этого индекса от длины тела носит иной характер, так как по мере увеличения длины тела значения индекса не изменяются (наклон линии регрессии не отличается достоверно от нуля – табл. 5, рис. 7, б), и всегда оказываются выше, чем у особей популяции ЗБС (Ляпков и др., 2007б, рис. 2). Следовательно, в южных популяциях относительный рост конечностей происходит быстрее, что является не альтернативным, а дополнительным объяснением возникнове-

ния половых различий, помимо рассмотренной выше конкуренции между ростом конечностей и увеличением плодовитости. Не касаясь дискуссии о валидности “длинноногого” подвида *R. a. wolterstorffi* (обзор см. Babik, Rafinski, 2000; Писанец, 2007), мы можем утверждать, что, согласно нашим данным, существует широтная изменчивость этого признака, однако вопрос о ее характере (клинальном или дискретном) остается открытым.

III. Половой диморфизм по совокупности морфологических признаков

Структура изменчивости морфологических признаков

Согласно результатам анализа главных компонент (табл. 6), структура изменчивости морфологических признаков у самцов и самок практически одинакова, так как у обоих полов выделяется один и тот же блок совместно варьирующих признаков. Этот блок образуют длина тела и проксимальные отделы задних конечностей (бедро и голень). Два признака (*Sp.n.* и *D.n.o.*), характеризующие размеры отделов головы, варьируют независимо от этого блока и, кроме того, независимо

друг от друга. Последнее обстоятельство указывает на существование минимум двух отделов головы (представленных этими признаками), сравнительно слабо коррелирующих между собой. Этот результат объясняет описанное выше различие в межпопуляционной и межрегиональной изменчивости этих двух признаков (см. табл. 4). При раздельном анализе особей из двух популяций выявляются такие же закономерности. Результаты анализа главных компонент указывают также на то, что для обоих полов наилучшим показателем абсолютных размеров является ГК-1, в состав которой входит максимальное число признаков, характеризующих размер особи.

Структура корреляций индексов (табл. 6) и у самцов, и самок в целом совпадает со структурой корреляций признаков. Отличие состоит лишь в том, что индексы бедра и голени варьируют независимо. Структура корреляций признаков и их индексов у особей чернобыльских популяций принципиально сходна с описанной ранее структурой корреляций популяции ЗБС (Ляпков и др., 2007б, табл. 2). Единственное отличие состоит в

том, что у чернобыльских особей индексы бедра и голени вносят вклад в различные главные компоненты, т.е. варьируют более независимо друг от друга, чем у особей популяции ЗБС.

Половые различия по данным дискриминантного анализа

Несмотря на то что половых различий в организации изменчивости морфологических признаков не выявлено, самцы и самки различаются вкладом одних и тех же признаков в общую фенотипическую изменчивость, что обнаруживается с помощью дискриминантного анализа абсолютных значений признаков и индексов (табл. 7). Для разграничения полов наиболее важны (в порядке убывания) длина голени, бедра, и величины *Sp.n.* и *D.n.o.* (больше у самцов). Несколько иное соотношение наблюдается при использовании индексов: на второе место (после относительной длины голени) выходит индекс *Sp.n./L.*, а на третье – индекс *D.n.o./L.* Таким образом, использование в дискриминантном анализе абсолютных и относительных величин признаков дает в целом сходные результаты.

Таблица 7. Половые, межпопуляционные и межрегиональные различия по совокупности признаков, результаты дискриминантного анализа

Сравнение	Показатели для сравнения	MD	Процент правильно классифицированных особей	
			1-й группы	2-й группы
Самки (1) и самцы (2), все чернобыльские популяции вместе	а	0.993	68.2	67.5
	б	0.482	65.8	61.7
Самки (1) и самцы (2), популяция ЗБС	а	2.252	79.8	78.4
	б	1.469	74.9	73.5
Самки (1) и самцы (2), П1	а	0.972	65.0	68.7
	б	0.460	62.9	59.7
Самки (1) и самцы (2), П2	а	1.277	71.8	69.0
	б	0.548	64.7	59.5
ЗБС (1) и Чернобыльские популяции (2), самки	а	3.132	93.6	67.6
	б	1.964	91.2	53.1
ЗБС (1) и Чернобыльские популяции (2), самцы	а	1.524	92.9	41.9
	б	0.890	94.9	32.8
П1 (1) и П2 (2), самки	а	1.024	93.3	27.1
	б	1.016	93.3	29.4
П1 (1) и П2 (2), самцы	а	1.368	92.7	36.9
	б	1.373	92.3	36.9

Примечание. MD – расстояние по Махаланобису. В скобках указаны номера сравниваемых групп, по которым приводятся данные по проценту правильно классифицированных особей. Показатель Wilks' Lambda не приводится, поскольку во всех случаях $p < 0.00$. а – совокупность признаков, б – совокупность индексов.

Самки всех чернобыльских популяций достоверно отличаются от самцов, как по совокупности признаков, так и по совокупности индексов (табл. 7). В пределах П1 самки также достоверно отличаются от самцов, причем количественно эти различия такие же, как при сравнении самок и самцов в объединенной выборке, в то время как половые различия в пределах П2 несколько выше (см. расстояние по Махаланобису в табл. 7). Вместе с тем половые различия в популяции ЗБС существенно выше, чем в чернобыльских популяциях (во всех трех рассмотренных случаях), как по совокупности признаков, так и по совокупности индексов (табл. 7). Этот результат не соответствует более сильным половым различиям у чернобыльских особей (в сравнении с особями ЗБС) по длине тела, длине голени, бедра и *Sp.n.*, т.е. по тем признакам, которые используются в дискриминантном анализе и вносят сравнительно большой вклад в половые различия. Формально такое несоответствие можно объяснить более слабой корреляцией между рассмотренными признаками у особей популяции ЗБС, однако остается неясным, у какого пола (или у обоих полов) имеется такая слабая корреляция.

Межпопуляционные и географические различия по данным дискриминантного анализа

Количественные различия между самцами популяций П1 и П2 сильнее, чем между самками тех же двух популяций (как по совокупности признаков, так и по совокупности индексов – табл. 7). Такое соотношение может соответствовать более сильным половым различиям в пределах П2: очевидно, самцы из П2 характеризуются своеобразным морфотипом (в частности, относительно более длинными задними конечностями) и отличаются сильнее как от самок из П2 (в сравнении с различиями самцов и самок из П1), так и от самцов из П1 (в сравнении с различиями самок из П1 и П1).

При количественном сравнении особей из двух регионов различия между самками оказываются сильнее, чем между самцами (табл. 7). В этом состоит принципиальное отличие характера различий между двумя чернобыльскими популяциями от характера различий между двумя регионами. Учитывая, что половые различия сильнее у особей ЗБС (см. табл. 7), можно предположить, что в этом случае наибольшим своеобразием характеризуются самки популяции ЗБС, поэтому они более сильно отличаются и от чернобыльских самок, и от самцов ЗБС.

IV. Взаимосвязь размеров и морфологических признаков с компонентами приспособленности самцов ***Ассортативность спаривания по размерам и возрасту самцов и самок, корреляция размеров самцов с плодовитостью самок***

Корреляция длины тела самцов и самок в амплексусе была довольно высокой, причем значения параметрического коэффициента корреляции (r) и ранговой корреляции Спирмена (r_s) были сходными ($r = 0.536$; $r_s = 0.541$, в обоих случаях $p < 0.01$). Следует отметить, что у особой популяции ЗБС обе эти корреляция ($r = 0.189$, $r_s = 0.188$) существенно ниже, хотя и достоверны (подробнее см. Ляпков и др., 2007а). Корреляция возраста самцов и самок в амплексусе была несколько слабее ($r = 0.318$; $r_s = 0.285$, в обоих случаях $p < 0.01$), но также выше, чем в популяции ЗБС ($r = 0.095$; $r_s = 0.106$, $p < 0.02$). Корреляция длины тела самцов с плодовитостью самок, с которыми они спаривались, была почти такой же высокой, как корреляция с длиной тела самок в амплексусе ($r = 0.454$, $p < 0.01$), и намного выше, чем в популяции ЗБС ($r = 0.125$, $p < 0.01$). Эта корреляция сильно варьирует между чернобыльскими популяциями (для П1 $r = 0.469$, для П2 $r = 0.278$, в обоих случаях $p < 0.01$). У особой чернобыльских популяций корреляция длины тела самцов и самок, а также длины тела самцов с плодовитостью самок выше не только по сравнению с популяцией ЗБС, но и по сравнению с травяной лягушкой. У этого более крупного вида соответствующие коэффициенты корреляции равны 0.267 и 0.290 (подробнее см. Ляпков и др., 2004). Следовательно, в отличие от популяции ЗБС и от травяной лягушки, в чернобыльских популяциях остромордой лягушки сильнее выражен отбор, действующий в пользу крупных самцов, оставляющих более многочисленное потомство благодаря большей плодовитости самок, с которыми они спариваются. Подобно отбору в пользу увеличения плодовитости самок, ведущему к ускорению их роста по достижении 3-летнего возраста (Ляпков и др., 2008), отбор в пользу крупных самцов (наряду с более длительным сезоном активности) может быть причиной более высоких, чем в популяции ЗБС, темпов роста самцов в возрасте более 3 лет.

Связь размеров самцов с успехом спаривания и фертильностью

Кроме ассортативного спаривания в отношении тех признаков самок, которые обеспечивают самцам оставление большего числа потомков, размеры самцов могут повышать успех их размножения

и другими способами. Первый из них заключается в увеличении числа оплодотворенных яиц в кладке благодаря большей массе семенников. В литературе нам не удалось найти данных по взаимосвязи размеров самцов остромордой лягушки с массой семенников, однако исследование нескольких скандинавских популяций травяной лягушки (Hettyey et al., 2005) показало сильную положительную корреляцию массы семенников как с массой, так и с длиной тела. Однако согласно результатам лабораторного исследования остромордых лягушек, ни размеры самцов, ни соотношение размеров самцов и самок в амplexусе не оказывают заметного влияния на процент оплодотворенных яиц в кладке (Sagvik, Uller, 2008).

Второй способ состоит в увеличении вероятности спаривания и числа спариваний, т.е. числа оплодотворенных кладок. Согласно нашим данным, полученным при долговременном изучении популяции ЗБС (Ляпков и др., 2007б), самцы в амplexусе были крупнее одиночных только в один из годов наблюдений, а в остальные годы (а также в объединенной по всем годам совокупности) такие различия отсутствовали. То же самое было показано для травяной лягушки (Ляпков и др., 2004). Кроме того, у одиночных самцов относительная длина голени была немного (но достоверно) больше, чем у самцов в амplexусе. Поэтому основным доводом в пользу полового отбора, благоприятствующего самцам с более длинными задними конечностями, служит тот факт, что у самцов задние конечности длиннее, чем у самок, независимо от направленности размерного полового диморфизма у данного вида лягушек (литературные данные по травяной лягушке см. Ляпков и др., 2004).

Морфогенетической предпосылкой такого отбора является отрицательная связь между длиной тела и длиной задних конечностей самок остромордой лягушки, в случае, когда их плодовитость увеличивается без увеличения длины тела (Черданцев и др., 1997). Из этого следует, что увеличение относительной длины задних конечностей у самцов возможно благодаря отсутствию конкурентных отношений между длиной тела и длиной конечностей.

При исследовании влияния интенсивности брачной окраски самцов остромордой лягушки на успех их спаривания (Hettyey et al., 2009) было показано, что влияние интенсивности окраски наблюдается только у относительно мелких самцов. При этом независимо от их размера температура тела самцов в амplexусе выше, чем у одиночных. Эти результаты, учитывая независимость

успеха спаривания от длины тела самца, позволяют предположить, что при сравнительно невысокой изменчивости размеров на успех спаривания более сильное влияние, чем длина тела самцов, оказывает их гормональный статус.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первые данные по молекулярной филогеографии остромордой лягушки (Babik et al., 2004) недавно были дополнены исследованием молекулярных маркеров популяций других частей ареала вида (также преимущественно в Европе – Knorr, Merilä, 2009) и обзором данных палеонтологических находок вида в Европе (Roček, Šandera, 2008). Эти работы подтверждают предположение о том, что в период последнего оледенения распространение вида в Европе было ограничено немногочисленными южными рефугиумами, самый восточный из которых находился на юге (или юго-востоке) европейской территории России. Есть также основания считать автохтонным центральноевропейское происхождение вида (Roček, Šandera, 2008). Расселение и географическая дифференциация вида в Евразии происходили после последнего оледенения, поэтому эволюционно исходным для данного этапа эволюции вида должен быть холодный климат. Следовательно, именно популяции южных рефугиумов должны были реагировать на потепление климата, в частности, путем изменения типа онтогенеза. В популяциях, расселявшихся вслед за отступающим ледником, для таких изменений не было причин.

Мы показали, что на изменение климата сильнее реагируют самки: увеличение доли особей, впервые размножающихся уже после второй зимовки и уменьшение среднего возраста выражены сильнее, чем у самцов. Репродуктивные траты рано созревающих самок возрастают, что отрицательно влияет на темпы их роста вплоть до третьего года жизни (Ляпков и др., 2008). В результате, 2- и 3-летние самки многих южных популяций оказываются мельче самок того же возраста из более северных регионов европейской части ареала. Как показано в этой работе, самки южного и центрального регионов сильнее, чем самцы, различаются как по длине тела, так и по всей совокупности морфологических признаков. Сходная направленность географических различий в пределах одного пола была выявлена у *Rana sylvatica* (Berven, 1982). Несмотря на иной, чем у остромордой лягушки, характер размерного полового диморфизма (самки *R. sylvatica* крупнее самцов во всех исследованных популяциях), различия между размерами самок равнинной и горной

популяций были сильнее, чем у самцов. Вместе с тем данные по межпопуляционным реципрокным переносам сеголеток *R. sylvatica* показывают, что у обоих полов наряду с модификационной изменчивостью темпов роста и репродуктивного созревания существуют и генетические различия. И самцы, и самки из горной популяции при более длительном сезоне активности в равнинных условиях не только созревали на год раньше (в сравнении с особями в нативных условиях), но и были крупнее особей того же возраста из равнинной популяции. Соответственно перенесенные в горные условия особи из равнинной популяции не только созревали на год позднее, но и были мельче особей того же возраста из горной популяции.

В южных популяциях остромордой лягушки доля самцов, размножающихся уже после второй зимовки, меньше, чем доля самок, размножающихся в этом возрасте. В итоге, средний возраст самцов южных популяций оказывается выше, чем у самок, в противоположность половым возрастным различиям в более северных популяциях, т.е. географические возрастные различия самцов выражены слабее (см. табл. 1). То же самое относится и к размерным различиям (см. табл. 4).

На первый взгляд кажется парадоксальным, что самцы, которым для полового созревания требуется меньше ресурсов, чем самкам, в южных популяциях начинают размножаться позднее самок. Возможно, однако, что на самом деле, для первого размножения самцам требуется не меньше ресурсов, чем самкам. Дело в том, что эти ресурсы затрачиваются не только (и не столько) на формирование семенников, но на запасание резервных веществ, необходимых для чрезвычайно энергоемкого поведения во время размножения (вокализация, поиск и конкуренция за самку – Lengagne et al., 2007, а также удержание самки в амplexусе – McLister, 2003). Кроме того, в условиях высокой конкуренции в нерестовых водоемах (вследствие обычно высокой численности и плотности самцов в южных популяциях) впервые размножающимся самцам может быть более выгодна стратегия задержки на один год первого размножения, обеспечивающая им достаточно крупные размеры при первом размножении. Именно поэтому в южных популяциях мы находили очень мелких размножающихся самок, но не самцов. Высокая корреляция размера самца с количеством яиц в кладке его самки также подтверждает это предположение. Таким образом, географическая изменчивость полового диморфизма размерно-возрастных характеристик и морфологических признаков зависит от изменений в репродуктивной стратегии каж-

дым из полов в отдельности. Самки южных популяций начинают размножаться тотчас же по достижении половой зрелости, которая у многих из них наступает уже на второй год жизни, а самцы южных популяций задерживают половое созревание до тех пор, пока не достигнут относительно крупных размеров, дающих больше шансов на оставление потомства. Самки сильнее реагируют на изменение географической среды, чем самцы, отнюдь не из-за большей широтой нормы их реакции, а в силу отсутствия селекционных ограничений, действующих в отношении самцов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06-04-81027 и гранта президента РФ государственной поддержки ведущих научных школ (НШ-192.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В., 1996. Амфибии и рептилии. (Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV). СПб.: Наука. 130 с.
- Ищенко В.Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 2. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом // Зоол. журн. Т. 83. № 12. С. 1448–1462.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией. Зоол. журн. Т. 85. № 9. С. 1128–1142.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007а. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. Т. 86. № 4. С. 475–491.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2007б. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол. журн. Т. 86. № 10. С. 1237–11249.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М., 2008. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 1. С. 25–43.
- Ляпков С.М., Марченковская А.А., Мисюра А.Н., Гаско В.Я., 2009 (принято к печати). Географическая изменчивость возрастного состава, размеров и размерного полового диморфизма у остромордой лягушки // Матер. 3-го съезда Украинского герпетологического о-ва. № 2. С. 45–54.

- Писанец Е.М., 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоол. музей ННПМ НАН Украины. 312 с.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К., 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. 160 с.
- Стролов М.В., 2008. Изменчивость остромордых лягушек (*Rana arvalis*) из Харьковской области по относительным размерам ног и головы // Вопр. герпетологии. Матер. 3-го съезда герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. Пушино – Москва. С. 384–389.
- Таращук С.В., 1984. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоологии. № 5. С. 80–82.
- Терентьев П.В., 1950. Лягушка. М.: Сов. наука. 346 с.
- Топоркова Л.Я., 1970. О географической изменчивости некоторых признаков амфибий, связанных с полом // Сб. науч. трудов. Уч. зап. Уральск. гос. ун-та им. А.М. Горького). Сер. биол. № 108. Вып. 7. С. 67–70.
- Черданцев В.Г., Ляков С.М., Черданцева Е.М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 2. С. 187–198.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка. 268 с.
- Яковлев В.А., 1986. К морфологии остромордой лягушки у верхней и нижней границ вертикального распространения в Алтайском заповеднике // Сб. науч. трудов. Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М. С. 81–87.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borokin L.J., Irwin J.T., Rafinski J., 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molec. Ecol. V. 13. P. 1469–1480.
- Babik W., Rafinski J., 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // J. Zool. Syst. Evol. Research. V. 38. P. 239–247.
- Berglind S.-A., 1994. Sexual strategies and size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis* Nilsson). Honour's thesis. Univ. Göteborg. 22 p.
- Berven K.A., 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. 1. An experimental analysis of life history traits // Evolution. V. 36. № 5. P. 962–983.
- Glandt D., 2006. Der Moorfrosch. Bielefeld: Laurenti. 160 p.
- Hedengren I., 1987. Selection of body size, arm length and colour in male and female moor frogs (*Rana arvalis*). M. Sc. Thesis. Univ. Stockholm. 31 p.
- Hettyey A., Laurila A., Herczeg G., Jonsson I.K., Kovacs T., Merila J., 2005. Does testis weight decline towards the Subarctic? A case study on the common frog, *Rana temporaria* // Naturwissenschaften. V. 92. P. 188–192.
- Hettyey A., Herczeg G., Laurila A., Crochet P.-A., Merilä J., 2009. Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male Moor Frogs (*Rana arvalis*) // Amphibia-Reptilia. V. 30. P. 37–43.
- Katsikaros K., Shine R., 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection // Biol. J. Linn. Soc. V. 60. P. 39–51.
- Kratochvil L., Fokt M., Rehak I., Frynta D., 2003. Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards // Can. J. Zool. V. 81. № 6. P. 1112–1117.
- Knopp T., Merilä J., 2009. The postglacial recolonization of Northern Europe by *Rana arvalis* as revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analyses // Heredity. V. 102. P. 174–181.
- Lengagne T., Arthaud F., Cormier M., Joly P., 2007. Cost of sexually embracing a large female offset by the number of eggs fertilized for small male *Bufo bufo* L. // Biol. J. Linn. Soc. V. 92. P. 755–762.
- 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., 2008. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // Zeitschrift für Feldherpetologie. Suppl. V. 13. P. 113–120.
- McLister J.D., 2003. The metabolic cost of amplexus in the grey tree frog (*Hyla versicolor*): assessing the energetics of male mating success // Can. J. Zool. V. 81. P. 388–394.
- Monnet J.-M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B V. 269. P. 2301–2307.
- Poboljsaj K., Cipot M., Lesnik A., 2008. Distribution and conservation status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Slovenia // Zeitschrift für Feldherpetologie. Suppl. V. 13. P. 317–328.
- Roček Z., Šandera M., 2008. Distribution of *Rana arvalis* in Europe: a historical perspective // Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl. V. 13. P. 135–150.
- Sagvik J., Uller T., 2008. The role of male and female body size for amplexus and fertilization success in the moor frog (*Rana arvalis*): a laboratory test // Zeitschrift für Feldherpetologie. Suppl. V. 13. P. 151–158.
- Söderman F., 2006. Comparative population ecology in moor frogs with particular reference to acidity // Digital comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of Science and Technology. Uppsala: Uppsala Univ. 30 p.

Geographic variation of sexual dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) as a result of differences in reproductive strategies

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

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty
119992 Moscow, Leninskie Gory,
e-mail: lyapkov@mail.ru*

Several local populations of the moor frog (*Rana arvalis*) from the southern part of the range (the Ukraine) were compared by size and age composition and morphological characters in males and females with one of the populations from Moscow Region (Zvenigorod Biological Station – ZBS). In spite of close geographical location of the Ukrainian populations (not more than 40 km), they differ significantly both in mean body size and age. At that, mean value of these parameters turned out to be lower than the corresponding values for the ZBS population. In southern populations, the part of females breeding for the first time right after the second hibernation is higher than males; comparing to the ZBS population, the part of two-years-old mature specimens of both sexes is higher while the part of older specimens is lower. This geographical variability of age composition causes significantly lower mean age and body size of specimens from the southern populations. Although in the Ukraine the activity season is longer than in Moscow Region, the growth rate of two- and three-years-old frogs from southern populations is lower, and only at age of four they become larger than specimens from the ZBS population. These differences are caused by higher reproductive effort both in females and males from southern populations. Morphologically, males and females from southern populations differ most significantly by shin and hip length (absolute and relative values of the characters are higher in males). As compared to the Ukrainian populations, both sexes in the ZBS population have lower values of these characters. The overall sex differences by absolute and relative values of these characters are more pronounced in the ZBS population. Meanwhile, concerning body size, males are bigger than females in the ZBS population, and this difference remains and is even more pronounced in the southern populations. Geographic variation in body size is more expressed in females than in males, which corresponds to more significant sex differences in the Ukrainian populations in this regard. The reason behind this lies in dissimilarity in reproductive strategies: males from the ZBS population participate in the breeding for the first time at younger age than females whereas in the Ukrainian populations males take part in reproduction at older age (hence, at bigger size) which ensures their greater reproductive success.