

УДК 591.5:597.8

## МОРФА *STRIATA* У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Rana* (Amphibia, Anura) – ПРИЧИНЫ АДАПТИВНОСТИ К ИЗМЕНЕНИЯМ СРЕДЫ

© 2008 г. В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
e-mail: wow@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 03. 02. 2007 г.

Изучен и проанализирован комплекс наследственно обусловленных физиологических особенностей морфы *striata* (моноклонной доминантной мутации) у остромордой и озерной лягушек. Обнаруженная особенность кожи особей *striata* позволила по-новому взглянуть на ряд специфических черт ее физиологии. Низкая эффективность работы калий-натриевого насоса, ответственного у амфибий за кожный транспорт, привела к формированию целого ряда физиологических особенностей, дающих преимущество их носителям в условиях естественных и искусственных геохимических аномалий.

Экосистемы антропогенных ландшафтов – уникальные образования современной биосферы, позволяющие за относительно небольшой период времени получить богатый разносторонний материал, характеризующий пределы устойчивости, пути и варианты адаптивной стратегии популяций различных видов организмов. На территориях городских агломераций происходят резкие изменения в структуре популяций, меняется демографический состав и резко снижается численность, возникают условия, способствующие быстрому преобразованию генетической структуры, мобилизации скрытой изменчивости для адаптивного преобразования популяционной структуры и изменения нормы реакции. Критерием реагирования популяции на давление нового фактора может быть увеличение частот относительно редких фенотипов (Павлов, 1982).

В основе полиморфизма лежит генетическая неоднородность особей в популяции (Четвериков, 1926), он служит внешним отражением скрытого резерва внутривидовой изменчивости (Гершензон, 1941), адаптационного полиморфизма, связанного с фенологическими (или иными) флуктуациями среды, а также истории расселения вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). У генетически близких форм может отмечаться сходный полиморфизм (Вавилов, 1967). Случаи нейтрального полиморфизма крайне редки (Gray, 1984). Различные морфы, как правило, обладают спецификой по физиологическим или биохимическим признакам (Гершензон, 1974, 1985).

Хотя представления о популяционном полиморфизме за прошедшие десятилетия уточнялись и изменялись, мнение Н.И. Вавилова (1967) о том, что внутривидовое разнообразие не только основа

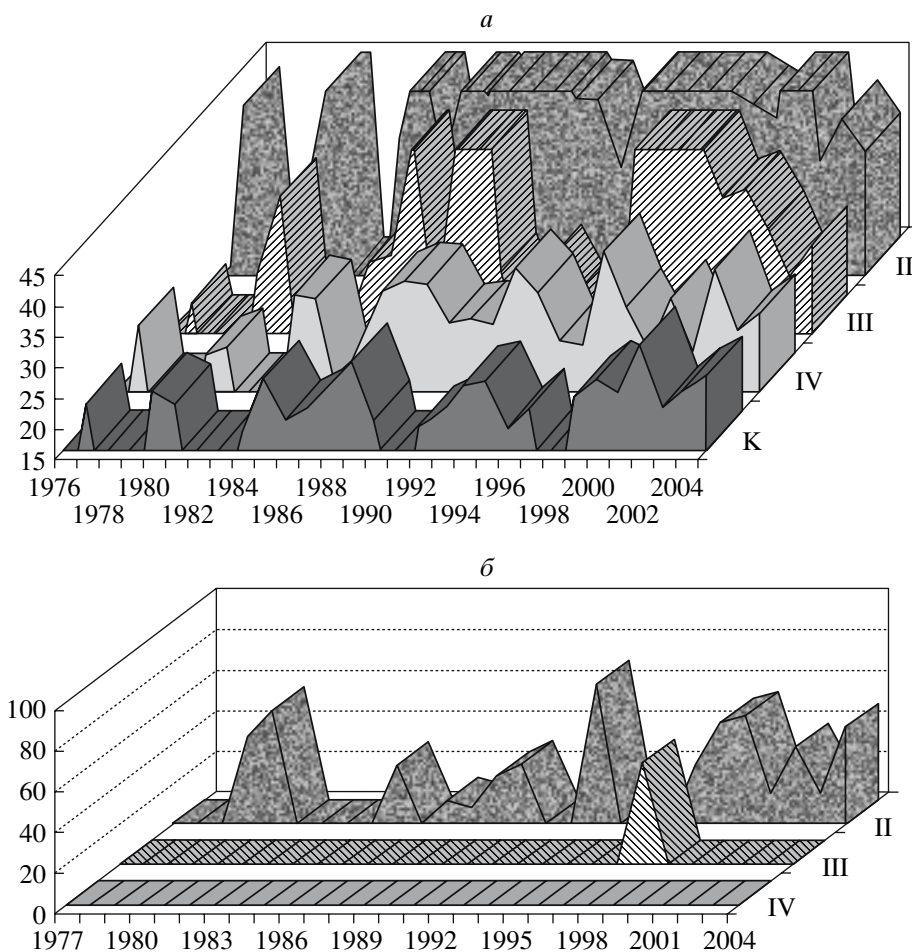
видообразования, но и условие повышения устойчивости видов при изменениях среды, во многом созвучно современным представлениям. Реорганизации мономорфной части генома сопряжены с межвидовыми различиями (Алтухов, 2003), а преобразование полиморфной части генома ограничивается изменением полиморфизма уже существующих генов и белков (Инге-Вечтомов, 2004). Таким образом, полиморфизм популяций – это универсальная стратегия, обеспечивающая сохранение целостности вида на основе постоянного взаимодействия наследственной изменчивости, случайного дрейфа генов и естественного отбора в нормально флуктуирующей среде.

Как правило, констатация морфологических различий сопровождается заключением о различной адаптивной значимости фенотипов. Нередко в таких случаях остаются неизвестными наследственная природа и физиологические различия, обуславливающие селективное преимущество. Можно сказать, что существует разрыв между знанием об изменении определенных показателей и пониманием их биологической роли (Мирзоян, 2006).

В настоящей публикации проанализированы и обобщены результаты ряда наших исследований. Основная цель работы – на примере трех видов рода *Rana* показать физиологические особенности одной из морф (*striata*), обеспечивающие несущим ее видам популяционный успех при антропогенной трансформации среды.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на трех наиболее широко распространенных в Палеарктике видах бесхво-



**Рис. 1.** Частота морфы *striata* у сеголеток *R. arvalis* (а) и *R. ridibunda* (б) в городских и загородной популяциях: II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарковая зона, К- загородная популяция.

стых амфибий рода *Rana*: *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*. Материал собран главным образом на территории городских агломераций крупнейших промышленных центров Урала (Екатеринбург, Нижний Тагил, Челябинск). Необходимо отметить, что травяная лягушка в этом регионе находится у восточной границы ее распространения, а озерная является здесь видом-вселенцем.

В пределах крупного промышленного города в зависимости от уровня антропогенного воздействия мы выделяем три зоны (Вершинин, 1980а, 1997; Vershinin, 2002), к которым приурочены места обитания земноводных: многоэтажная застройка, малоэтажная застройка, лесопарковая зона, в качестве контрольного был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Приемлемость настоящей типизации была подтверждена гидрохимическими анализами (Вершинин, 1983).

Представленные результаты касаются исследований одного из генетических вариантов, встречающегося у целого ряда видов бесхвостых амфибий обширного рода *Rana*, – так называемой морфы

*striata*, фенотипически проявляющейся в виде светлой дорсомедиальной полосы. У остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.), базового в нашей работе вида, эта морфа впервые была описана Шрейбером (Schreiber, 1912). Анализ генетической природы данного признака свидетельствует, что это – моногенный мутант. Доминантный аллель диаллельного аутосомного гена *striata* определяет наличие полосы (доминирование полное). Такой вариант наследования установлен для *R. limnocharis* (Moriwaki, 1952), *R. nigromaculata* (Moriya, 1952), *R. sylvatica* (Browder et al., 1966), *R. arvalis* (Щупак, 1977; Щупак, Ищенко, 1981), *R. ridibunda* (Borkin et al., 1979; Berger, Smielowski, 1982). Данное обстоятельство в отличие от других многочисленных фенотипических особенностей представителей рода делает его исключительно хорошим маркером изменений генетической структуры популяции.

В период с 1976 по 2005 г. был проведен анализ частоты встречаемости морфы *striata* у сеголеток и взрослых особей остромордой и озерной лягушек. Для получения сведений о возрасте живот-

ных использовали метод скелетохронологии (Клейнберг, Смирин, 1969; Castanet, 1975).

Физиологические особенности морфы *striata* оценивали по состоянию нервно-мышечных тканей, натриевой проницаемости кожи, системе крови, потреблению кислорода. Для определения функционального состояния нервно-мышечных тканей использовали электростимулятор ЭСЛ-2, аккомодометр и хлорированные серебряные электроды с экранированной камерой, при исследовании натриевой проницаемости кожи – две пары хлорсеребряных электродов с агаровым электролитическим мостиком. Потребление кислорода изучали с помощью цифрового анализатора кислорода АКЦ-2. Анализ крови проводили по унифицированному методу морфологического исследования форменных элементов крови в 2000–2003 гг. (Иванов, 1997; Предтеченский, 1950; Wismer, 1934). Сравнительный анализ приведенных выше физиологических параметров животных морфы *striata* выполнен впервые.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У многих видов амфибий в популяциях, населяющих антропогенные ландшафты, возрастает доля морфы *striata* (Топоркова, 1978; 1985; Гоголева, 1989; Колякин, 1993; Замалетдинов, 2003). Устойчивый сдвиг в сторону повышения частоты особей *striata* отмечался нами (Вершинин, 1980б, 1997) в течение длительного периода (1976–2005 гг.) в популяциях остромордой и озерной лягушек в зоне много- и малоэтажной застройки городов (рис. 1, табл. 1, 2) и на таких территориях, как Восточно-Уральский радиоактивный след (46.6% у сеголеток и 58.3% у взрослых) (Пястолова и др., 1996). В отдельных популяциях *R. arvalis* из наиболее урбанизированных участков процент особей с полосой составлял среди сеголеток – 72.7, а среди взрослых животных – около 50%. В загородной популяции остромордой лягушки частота *striata* флуктуирует в пределах 18.7 – 26.5% у сеголеток и 17.1 – 26.8% у взрослых особей.

Встречаемость полосатой морфы у взрослых озерных лягушек на городской территории г. Екатеринбург в разные годы составляла от 66.7 до 100%, а у сеголеток – 8 – 69%. В популяции озерной лягушки, возникшей в результате интродукции в Верхнем Тагиле, встречаемость этой морфы у сеголеток составила 19%, у взрослых – 60% (Топоркова, 1978). Рост встречаемости *striata* мы объясняли известными из литературных источников физиологическими особенностями этой морфы.

С.С. Шварц (1959) указывал на относительно большие размеры печени у полосатых особей *R. ridibunda*. С.С. Шварц и В.Г. Ищенко (1968) отмечали для особей *striata* у *R. arvalis* чувствительность к заморным явлениям, а также их относи-

Таблица 1. Встречаемость морфы *striata* на городской территории (*R. arvalis*, *R. ridibunda*) (1976–2005 гг.)

Зона	Сеголетки		Взрослые	
	%	n	%	n
<i>R. arvalis</i>				
II	44.3	3235	47.9	142
III	35.7	942	33.3	63
IV	28.8	4741	33.5	185
K	20.1	2875	26.8	168
<i>R. ridibunda</i>				
II	44.6	909	89.1	64
III	26.7	30	93.1	29
IV	0	124	0	34
K	24.6	57	32.9	243

Примечание: II – многоэтажная застройка, III – малоэтажная застройка, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция).

Таблица 2. Достоверность различий по критерию  $\chi^2$  (между популяциями)

<i>R. arvalis</i>				
Зона	II	III	IV	K
II				$p < 0.01$
III	$p < 0.01$			$p < 0.05$
IV	$p < 0.01$			$p < 0.05$
K	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	
<i>R. ridibunda</i>				
Зона	II	III	IV	K
II			$p < 0.001$	$p < 0.01$
III			$p < 0.001$	$p < 0.01$
IV	$p < 0.01$	$p < 0.001$		$p < 0.05$
K	$p < 0.05$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	

Примечание. Ниже диагонали – сеголетки, выше диагонали – взрослые (обозначения популяций см. в табл. 1.)

тельно высокую энергоёмкость. На сеголетках *R. arvalis* Л.Н. Добринский и Ю.М. Малафеев (1974) обнаружили, что выделение  $CO_2$  в единицу времени на 1 г веса у полосатых по сравнению с особями морфы *maculata* выше в 1.5–2 раза, что, по мнению авторов, свидетельствует о высоком уровне обменных процессов. Г.Г. Рунковой (1975) показано, что сеголетки морфы *striata* у остромордой лягушки обладают низкой чувствительностью к тироксину, связанной с исходно высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов, что обуславливает (Ищенко, 1978) высокую миграционную способность и устойчивость к обезвоживанию. Для полосатых особей *R. macrocnemis* было



**Рис. 2.** Натриевая проницаемость кожи (а) и порог возбудимости разных морф (б) у *R. arvalis*.

установлено высокое среднее содержание гемоглобина в крови (Ищенко, 1978). С.А. Шарыгин (1980), обнаруживший у *R. arvalis*, что содержание ряда металлов в организме морфы *striata* значительно меньше (только железа вдвое больше), предполагал наличие связи встречаемости этой морфы на Урале с геохимией среды. А.В. Леденцовым (1990) отмечено раннее половое созревание и короткая общая продолжительность жизни у особей *striata* остромордой лягушки. Изучение натриевой проницаемости кожи *R. temporaria* и *R. arvalis* (Вершинин, Терешин, 1999) показало сходство проницаемости (в мВ) бесполовых особей остро-

**Таблица 3.** Средний возраст половозрелых *R. arvalis*

Зона	Бесполовые	n	Striata	n
II	3.2 ± 0.33	14	2.7 ± 0.37	11
III	3.4 ± 0.41	9	2.7 ± 0.39	10
IV	3.3 ± 0.32	15	2.6 ± 0.37	11
K	3.1 ± 0.21	33	3.0 ± 0.39	10

**Примечание.** Обозначения популяций см. в табл. 1.

мордой лягушки и травяной –  $35.9 \pm 3.13$  ( $n = 21$ ) и  $29.2 \pm 3.9$  ( $n = 21$ ) соответственно, а также серьезное ( $F = 5.39$ ;  $p < 0.0023$ ) ее снижение у полосатых особей остромордой лягушки (рис. 2,а). Это отражает низкую эффективность работы калий-натриевого насоса, ответственного у амфибий за кожный транспорт. Как подтвердили исследования биоаккумуляции у остромордых лягушек, животные морфы *striata* накапливают в 5 раз меньше стронция-90, чем бесполовые (Пястолова, Вершинин, 1999), марганца в 3.5 раза, хрома в 5 раз, никеля в 4 раза, олова в 6 раз, цинка в 2.5 раза меньше (Шарыгин, 1980).

Нашими исследованиями установлено, что для данной морфы сеголеток остромордой и озерной лягушке характерен высокий динамизм реакций гемопоэтической системы (Вершинин, Старовойтенко, 2001), что играет важную роль в процессах индивидуальной адаптации при резких изменениях условий среды (Сюзюмова, Гребенникова, 1978; Гребенникова, 1979).

Особенности газообмена морфы *striata*, упомянутые выше (Добринский, Малафеев, 1974), отражают высокий уровень метаболизма, способствующего сокращению общей продолжительности жизни, –  $2.8 \pm 0.16$  ( $n = 71$ ) против  $3.3 \pm 0.19$  ( $n = 42$ ) ( $F = 4.11$ ;  $p < 0.0451$ ) (табл. 3). Иначе говоря, в популяциях, населяющих территории городских агломераций, складывается специфическая репродуктивная стратегия. Это выражается в преобладании особей одного физиолого-функционального типа – быстрорастущих, раньше начинающих участвовать в размножении и имеющих низкую продолжительность жизни (Vershinin, 1997).

Возможно, еще одним следствием высокой скорости обменных процессов стало снижение порога нервной возбудимости у особей морфы *striata*. Сравнительный анализ возбудимости нервной ткани *R. arvalis* выявил, что у полосатых животных она значимо ( $F = 5.49$ ;  $p = 0.02$ ;  $n = 59$ ) отличается от бесполовых – порог возбуждения у *striata* ниже (рис. 2,б). Иначе говоря, в городских популяциях отмечается рост доли особей с большим адаптивным потенциалом нервной системы (животные морфы *striata*).

Относительно слабая способность к биоаккумуляции и высокая скорость физиологических процессов обусловили увеличение частоты встречаемости морфы *striata* в пределах естественных и искусственных геохимических аномалий (Вершинин, 2004а) и антропогенно дестабилизированных территорий. Как уже отмечалось, в популяциях из местообитаний с низким уровнем антропогенной трансформации среды встречаемость морфы *striata*, как правило, ниже у остромордой и озерной лягушек (табл. 2).

У симпатричного с *R. arvalis* вида – *R. temporaria* – полосатая морфа отсутствует (Ищенко, 1978).

Возможно, эта морфа была утрачена предками травяной лягушки в связи с тем, что зимующие эти виды выдерживают гипоксию, используя кожное дыхание (Boutilier, 1997). Зимовка у *R. temporaria* протекает, как правило, на дне водоемов, у *R. arvalis* – на суше (Северцов и др., 1998), а при заморных явлениях особи морфы *striata* наиболее уязвимы (Шварц, Ищенко, 1968).

Показано, что остромордая и травяная лягушки характеризуются слабыми различиями в адаптации к абиотическим условиям (Северцов и др., 1998). Причиной имеющихся различий, по мнению авторов, являются разные эволюционные пути формирования сравниваемых видов.

Адаптации к дыханию в неблагоприятной газовой среде у земноводных решены путем увеличения количества крови и гемоглобина (Чугунов, 1974). Сравнительный анализ количества эритроцитов (Вершинин, 2004б) показал, что у сеголеток травяной лягушки их число существенно ( $F = 12.84, p \leq 0.0001$ ) ниже, чем у озерной  $146045.5 \pm 29345.4$  ( $n = 33$ ) и остромордой  $186793.5 \pm 10726.3$  ( $n = 247$ ) против  $84747.4 \pm 17116.4$  ( $n = 97$ ), что свидетельствует о меньшем кислородном ресурсе у *R. temporaria* (Чугунов, Киспоев, 1973) в условиях зимовки.

Количественное сокращение травяной лягушки и преобладание остромордой в антропогенных ландшафтах отмечалось неоднократно (Гаранин, 1964; Астрадамов, 1973; Топоркова, 1973). Высокая устойчивость к антропогенной трансформации среды характерна для *R. arvalis* и *R. ridibunda* – видов, обладающих таким генетическим вариантом, как *striata*. Можно сказать, что особи с дорсомедиальной полосой, обладая наследственно обусловленными особенностями физиологии, которые в нормальных условиях вряд ли являются адаптивными, получают селективные преимущества на территориях с измененным химизмом среды.

Автор глубоко признателен С.Ю. Терешину, совместно с которым проведена серия биофизических исследований, и А.В. Леденцову, выполнившему определение возраста остромордых лягушек.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект № 07-04-96107.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., 2003. Генетические процессы в популяциях / Под ред. Животовского Л.А. М.: ИКЦ "Академкнига". 431 с.
- Астрадамов В.И., 1973. Роль антропогенных факторов в изменении природных комплексов и их компонентов (на примере Мордовской АССР): Автореф. дис. канд. биол. наук. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 24 с.
- Вавилов Н.И., 1967. Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л.: Наука. С. 1–92.
- Вершинин В.Л., 1980а. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 5–6.
- Вершинин В.Л., 1980б. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 117–118.
- Вершинин В.Л., 1983. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. 24 с.
- Вершинин В.Л., 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 47 с.
- Вершинин В.Л., 2004а. Морфа *striata* и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Докл. РАН. Т. 396. № 2. С. 280–282.
- Вершинин В.Л., 2004б. Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журн. Т. 83. № 11. С. 1367–1374.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю., 1999. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. № 4. С. 283–287.
- Вершинин В.Л., Старовойтенко Ю.Л., 2001. Специфика эритро и лимфопоэза морфы *striata* у сеголеток *Rana arvalis* Nilss. и *R. ridibunda* L. на урбанизированной территории // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. Днепропетровск: Днепропетров. нац. ун-т. С. 123–124.
- Гаранин В.И., 1964. Материалы по распределению и численности амфибий Волжско-Камского края // Природные ресурсы Волжско-Камского края (Животный мир). М.: Наука. С. 127–133.
- Гершензон М.С., 1941. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Гершензон М.С., 1974. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 5. С. 678–684.
- Гершензон М.С., 1985. Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа. № 4. С. 80–89.
- Гоголева Н.П., 1989. Полиморфизм в популяциях бесхвостых амфибий // Вопросы герпетологии. Киев. С. 63–64.
- Гребенникова С.И., 1979. Влияние экологических особенностей личиночного развития на гематологические показатели у сеголеток остромордой и травяной лягушки // Экспериментальные исследования внутривидовой изменчивости. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 14–19.

- Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М., 1974. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология. № 1. С. 73–78.
- Замалетдинов Р.И., 2003. Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани): Автореф. дис. канд. биол. наук. Казань. 24 с.
- Иванов М.Г., 1997. Методы герпетологических исследований. М.: Наука. С. 106–138.
- Инге-Вечтомов С.Г., 2004. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК. С. 74–87.
- Ищенко В.Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 147 с.
- Клейнберг С.Е., Смирин Э.М., 1969. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 7. С. 1090–1094.
- Колякин Н.Н., 1993. Эколого-фаунистический анализ животного компонента экосистем промышленного города (На примере г. Волгограда): Автореф. дис. канд. биол. наук. Волгоград. 25 с.
- Леденцов А.В., 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. 24 с.
- Мирзоян Э.Н., 2006. Этюды по истории теоретической биологии. М.: Наука. 371 с.
- Павлов Б.К., 1982. Генетико-популяционные аспекты реагирования популяций на антропогенные факторы // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск. Ч. 1. С. 122.
- Предтеченский В.Е., 1950. Лабораторные методы исследования. М.: Медгиз. 805с.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А., Гатиятуллина Э.З., 1996. Использование амфибий в биондикационных исследованиях территории ВУРСа // Экология. № 5. С. 378–382.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л., 1999. Некоторые цитологические особенности остромордой лягушки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 1. С. 30–35.
- Рункова Г.Г., 1975. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биохимических исследованиях // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 18–104.
- Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биологии. 59. № 3. С. 279–301.
- Сюзюмова Л.М., Гребенникова С.И., 1978. Особенности эритропоза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 32–47.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Топоркова Л.Я., 1973. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: УрГУ. С. 84–117.
- Топоркова Л.Я., 1978. Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск. Вып. 2. С. 63–65.
- Топоркова Л.Я., 1985. Становление популяции *Rana ridibunda* // Вопросы герпетологии. Л. С. 212.
- Четвериков С.С., 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. № 2. С. 3–54.
- Чугунов Ю.Д., 1974. Эколого-физиологические адаптации бесхвостых земноводных (Приспособления для жизни на границе воды и суши): Автореф. дис. докт. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 42 с.
- Чугунов Ю.Д., Кисноев К.А., 1973. Дыхание земноводных (приспособления системы органов дыхания земноводных к жизни на границе воды и суши). Новосибирск: Наука. 51 с.
- Шарыгин С.А., 1980. Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. 24 с.
- Шварц С.С., 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных // Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР. № 11. 132 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. № 4. С. 127–134.
- Шупак Е.Л., 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 36.
- Шупак Е.Л., Ищенко В.Г., 1981. К генетике полиморфизма окраски у остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). 1. Светлая дорсо-медиальная полоса // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. С. 128–132.
- Berger L., Smielowski J., 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. V. 3. P. 145–151.
- Borkin L.Ja., Garanin W.I., Tichenko N.T., Zaune I.A., 1979. Some results in the green frogs survey in the USSR // Mitt. zool. Mus. Berlin. Pl. 1. № 55. P. 153–170.
- Boutillier R.G., Donohoe P.H., Tattersall G.J., West T.G., 1997. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians // J. Exp. Biol. V. 200. № 2. P. 387–400.
- Browder L.W., Underhill J.C., Merrell D.C., 1966. Mid-dorsal stripe in the wood frog // J. Heredity. V. 57. № 2. P. 65–67.
- Castanet J., 1975. Quelques observations sur la presence et la structure des marque squelettiques de croissance chez les amphibiens // Bull. Soc. Zool. France. V. 100. № 4. P. 603–620.

- Gray R.H., 1984. Effective breeding size and adaptive significance of color polymorphism in the cricket frog (*Acris crepitans*) in Illinois, USA // *Amphibia-Reptilia*. V. 5. № 2. P. 101–107.
- Moriwaki T., 1952. The inheritance of the dorsal-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann // *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1 (Zool.)*. V. 14. Art. 1–19. P. 159–164.
- Moriya K., 1952. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. 1 Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district // *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1*. V. 13. Art. 19. P. 189–197.
- Schreiber E., 1912. *Herpetologia europaea: Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunen sind*. Jena: Verlag von Gustav Fisher 2. Aufl.: 1–10. 960 S.
- Vershinin V.L., 1997. Difference in reproductive strategy of brown frogs (*Rana arvalis* and *R. temporaria*) under conditions of urbanization // *Third World Congress of Herpetology*. Prague, Aug. 1997. Prague. P. 219.
- Vershinin V.L., 2002. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // *Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union*. V. 7. Moscow; Sophia: Pensoft Publ. P. 1–161.
- Wismer H., 1934. Untersuchungen über die physikalischen Elemente des Blutes von *Rana temporaria* // *Biologia generalis*. B.10. № 1. S. 1–16.

## **Morpha *striata* in the members of the genus *Rana* (Amphibia, Anura), the reasons of adaptability to environmental changes**

**V. L. Vershinin**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch RAS  
620144 Ekaterinburg, ul. 8 Marta, 202  
e-mail: wow@ipae.uran.ru*

Under investigation is a complex of inherited physiological properties of the morpha *striata* (a monogenous dominant mutation) in two species of the genus *Rana*. Insufficient effectiveness of the potassium–sodium pump responsible for the skin transport in amphibians had lead to formation of a number of compensative physiological mechanisms in this morpha. The yearlings of the morpha *striata* are characterized by highly dynamic hemopoietic system playing important role in individual adaptations to unstable environments. Such a high level of metabolism in the morpha *striata* promotes rising of adaptive potential of the nervous system due to decrease of the excitability threshold, but causes shortening the life span. Therefore, physiological differences correlated with polymorph structure of the close species can be of crucial importance in their adaptations under existence in the natural and artificial geochemical anomalies and in anthropogenically disturbed ecosystems.