

УДК 591.5: 575.17: 597.8

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СХОДСТВО МОРФ, ОБУСЛОВЛЕННЫХ ГОМОЛОГИЧНЫМИ АЛЛЕЛЯМИ, У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА RANIDAE

© 2013г. В. Л. Вершинин^{1,2}, С. Д. Вершинина¹

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

² Уральский федеральный университет, Екатеринбург

E-mail: vol_de_mar@list.ru

Анализ рассмотренных экофизиологических особенностей четырех видов лягушек семейства Ranidae (озерной, травяной, остромордой, сибирской лягушек) показал, что по целому ряду параметров наблюдаются различия между фенотипом *striata*, характеризующемся наличием дорсомедиальной светлой полосы (доминантный аллель) и бесполосыми животными (рецессивный аллель). Генетическая детерминированность физиологической специфики и, в целом, индивидуальной аккомодации существенно влияет на специфику адаптивного потенциала сравниваемых видов. Установлены различия в скоростях физиологических процессов полосатых и бесполосых животных на примере наиболее полиморфных лягушек – остромордой и озерной. Для мономорфных видов – бесполосых у травяной и полосатых у сибирской лягушек, обладающих только одним фенотипическим вариантом, рассматриваемые показатели совпадают с физиологическими особенностями носителей соответствующих аллелей полиморфных видов (*R. arvalis* и *P. ridibundus*). Таким образом, тогда как межвидовые различия в целом соответствуют филогенетической дистанцированности, фенотипические варианты, имеющие гомологичную или сходную наследственную основу, могут быть ближе по физиологическим параметрам к носителям сходных аллелей других видов, при этом существенно уклоняясь от средневидовой нормы.

Ключевые слова: полиморфизм, семейство Ranidae, экофизиология, гематология, гомологичные аллели.

ВВЕДЕНИЕ

Внутрипопуляционный полиморфизм, обусловленный генетической гетерогенностью природных популяций, определяет их адаптивные возможности и может служить основой для последующих микроэволюционных преобразований, являясь “мобилизационным резервом внутренней изменчивости” (Гершензон, 1941, стр. 85).

Явление полиморфизма известно у массы видов, за ним стоит генетическая неоднородность особей в популяции (Четвериков, 1926), то есть, это внешнее отражение “... скрытого резерва внутривидовой изменчивости...” (Шмальгаузен, 1968, стр. 107), а также адаптационного полиморфизма, связанного с фенологическими (или иными) флуктуациями среды или отражающего историю расселения вида (Тимофеев-Ресовский, и др., 1973). Он затрагивает не только морфологические признаки и не сводится к отличиям в их криптической ценности. Случай нейтрального

полиморфизма крайне редки (Gray, 1984). В силу своей природы, различные морфы, как правило, обладают спецификой по физиологическим или биохимическим, качественным и количественным признакам (Гершензон, 1985). Сходство генетических механизмов наследования признаков у близкородственных видов нередко обусловлено тем, что за него отвечает тот же самый локус (Chamberlain et al., 2009). У генетически близких форм может отмечаться сходный полиморфизм, так как виды одного рода могут иметь гомологичные гены и проявлять одинаковую изменчивость (Вавилов, 1920, 1967). Кроме того, в соответствии с законом гомологических рядов, в близких таксонах многие признаки проявляются параллельно. Исследование гомологических рядов показывает, что они наиболее отчетливо прослеживаются на уровне родов (Розанов, 1973).

У ряда видов лягушек семейства Ranidae, встречается так называемая морфа *striata*, фенотипически характеризующаяся светлой дорсоме-

диальной полосой. Моногенно-аутосомный тип наследования признака обуславливает наличие полосы у носителей доминантного аллеля (при полном его доминировании). Такой вариант наследования установлен для *R. arvalis* (Щупак, 1977), *P. ridibundus* (Berger, Smielowski, 1982) и *R. nigromaculata* (Moriya, 1952). Аналогичные данные получены при экспериментальной гибридизации особей японского *R. limnocharis* (Moriwaki, 1952) и североамериканского видов бурых лягушек *R. sylvatica* (Browder et al., 1966). Данное обстоятельство, в отличие от других многочисленных фенотипических особенностей представителей рода, делает его исключительно хорошим фенотипическим маркером изменений генетической структуры популяции.

К настоящему времени накоплены сведения, свидетельствующие о наличии физиологических различий полосатых и бесполосых особей остромордой лягушки по уровню обменных процессов (Добринский, Малафеев, 1974; Рункова, 1975), биоаккумуляции (Шарыгин, 1980; Пястолова, Вершинин, 1999), продолжительности жизни (Леденцов, 1990), натриевой проницаемости кожи (Вершинин, Терешин, 1999), специфике гемопоэза (Вершинин, 2004). Эти особенности способствуют увеличению встречаемости морфы *striata* в популяциях остромордой лягушки с усилением антропогенного воздействия (Вершинин, 1980).

По этим причинам, различия в полиморфизме двух близких видов могут влиять на успех существования популяций в условиях загрязнения и антропогенной трансформации среды (Вершинин, 2008).

Гомологические ряды – отражение блочного модульного принципа структуры биологических систем, подразумевающего, что эволюционные преобразования одноименных структур связаны с перераспределением близких или идентичных функциональных блоков у различных организмов (Уголев, 1990; Инге-Вечтомов, 2004). Анализ физиологических особенностей близкородственных видов со сходным и различающимся полиморфизмом позволяет понять основу их биологической специфичности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучен ряд физиологических показателей четырех видов бесхвостых земноводных (Amphibia, Anura) семейства Ranidae восточного склона Уральской горной страны: озерной (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771), травяной (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), остромордой (*R. arvalis* Nilsson,

1842) и сибирской (*R. amurensis* Boulenger, 1886) лягушек, отловленных из популяций одного региона.

Два из изученных видов достаточно мономорфны по данному признаку: так все шесть описанных фенотипических вариантов *R. amurensis* несут светлую дорсомедиальную полосу, тогда как у *R. temporaria* описано шесть бесполосых морф (морфа *striata* отсутствует), а *P. ridibundus* и *R. arvalis* обладают обоими вариантами (Ищенко, 1978; Боркин, Тихенко, 1979; Некрасова, 2002). В связи с последним обстоятельством, кроме межвидовых различий проанализированы внутривидовые различия по признаку, дискретная генетическая природа которого хорошо известна, у полосатых (*striata*) и бесполосых особей.

В общей сложности обследовано 1449 сеголеток и 65 взрослых особей остромордой, 321 сеголеток и 48 взрослых особей озерной, 377 сеголеток и 43 взрослых особи травяной лягушки, 11 взрослых сибирских лягушек. Были исследованы межвидовые различия, а также специфика данных показателей в зависимости от фенотипических особенностей, обусловленных генотипическими различиями животных.

При исследовании натриевой проницаемости кожи использовали установку – ионоселективный электрод ЭЛИС-112 (Na) с иономером И-160. Концентрация гемоглобина в крови определялась с помощью цифрового гемоглобинометра НГ-202. Изучение показателей крови проводилось в 2000–2008 гг. унифицированным методом морфологического исследования форменных элементов крови (Предтеченский, 1950; Иванов, 1997; Wismer, 1934).

Сравнительный анализ приведенных выше физиологических показателей выполнен с

Таблица 1. Межвидовые различия сравниваемых видов по натриевой проницаемости кожи и содержанию гемоглобина

Показатели	<i>P. ridibundus</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>R. amurensis</i>	<i>R. temporaria</i>
На-проницаемость (мВ)	16.8±1.1	12.9±0.9	18.2±2.2	29.3±1.8
N	73	104	20	28
Гемоглобин (г/дл)	8.0±0.41	8.5±0.23	10.5±0.56	9.4±0.41
N	21	64	11	20

Примечание. N – количество особей (здесь и далее во всех таблицах).

Таблица 2. Межвидовые различия сравниваемых видов по доле базофилов, лимфоцитов и гранулоцитов

Показатели, (%)	<i>P. ridibundus</i>	N	<i>R. arvalis</i>	N	<i>R. amurensis</i>	N	<i>R. temporaria</i>	N
Базофилы	19.5±1.2	41	12.7±0.9	68	8.3±3.1	6	6.5±1.4	32
Общие лимфоциты	50.9±2.4	41	54.2±1.8	70	66.1±2.7	6	58.0±6.2	33
Гранулоциты	46.0±2.4	41	40.9±1.8	72	39.3±6.2	6	28.1±2.6	33

Таблица 3. Видовая специфика по доле эритроидных предшественников, числу эритроцитов и лейкоцитов

Показатели	<i>P. ridibundus</i>	N	<i>R. arvalis</i>	N	<i>R. amurensis</i>	N	<i>R. temporaria</i>	N
Эритроидные предшественники, (%)	43.3±4.0	41	23.8±3.0	70	13.2±10.4	6	33.3±4.5	32
Эритроциты	328609.8±21145.0	41	269491.1±18092.8	56	460600.0±60550.1	5	294229.0±25142.0	29
Лейкоциты	233848.8±19355.9	36	17312.40±17312.4	45	363410.5±47412.0	6	303643.8±23227.0	25

помощью дисперсионного и кластерного анализов (вычислением евклидовых расстояний методом наиболее удаленных соседей) в пакете Statistica for Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализированы межвидовые различия показателей натриевой проницаемости кожи, содержания гемоглобина, гематологических особенностей взрослых особей озерной остромордой, травяной и сибирской лягушек.

Установлено, что натриевая проницаемость кожи увеличивается (табл.1) в ряду от *R. arvalis* – *P. ridibundus* – *R. amurensis* – *R. temporaria* ($F(3.221) = 21.100, p \ll 0.001$). Концентрация гемоглобина также достоверно ($F(3.112) = 6.84, p \ll 0.001$) различна у изученных видов и увели-

чивается (табл. 1) в ряду *P. ridibundus* – *R. arvalis* – *R. temporaria* – *R. amurensis*.

Доля базофилов у взрослых особей изученных видов значимо ($F(3.143) = 18.367, p \ll 0.0001$) различается, увеличиваясь (табл. 2) в ряду *R. temporaria* – *R. amurensis* – *R. arvalis* – *P. ridibundus*. Доля общих лимфоцитов также видоспецифична и существенно ($F(3.146) = 6.719, p = 0.0003$) растет (табл. 2) от *P. ridibundus* и *R. arvalis* к *R. temporaria* и *R. amurensis*. Доля гранулоцитов, напротив, снижается ($F(3.149) = 9.0132, p = 0.00002$) от *P. ridibundus* к *R. arvalis*, *R. amurensis* и *R. temporaria* (табл. 2).

Также отмечены значимые межвидовые различия по доле эритроидных предшественников ($F(3.145) = 6.0800, p = 0.00063$) и количеству эритроцитов ($F(3.127) = 3.9192, p = 0.01026$) и лейкоцитов ($F(3.108) = 3.1651, p = 0.02746$) (табл. 3).

Внутривидовые различия по некоторым из сравниваемых показателей установлены для полосатых (*striata*) и бесполосых особей. Так у остромордой лягушки натриевая проницаемость кожи бесполосых животных существенно ($F = 5.39; p < 0.002$) выше, чем у особей морфы *striata* (рис. 1).

Установлен ряд различий в возрастной динамике гематологических показателей морфы *striata* и бесполосых животных у остромордой и озерной лягушек. Кровь взрослых особей *striata* имеет большее содержание эозинофилов и гранулоцитов. Так значимое изменение содержания эозинофилов ($F(1.1086) = 20.228, p = 0.00001$) и

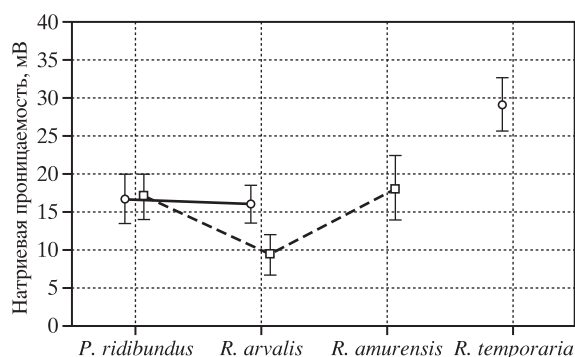


Рис. 1. Натриевая проницаемость кожи с учетом морфы. Сплошная линия (маркеры – кружки) – бесполосые, пунктирная линия (маркеры – квадраты) – *striata*.

Таблица 4. Доля эозинофилов у сеголеток и взрослых *R. arvalis* и *P. ridibundus*

Показатели, (%)	<i>R. arvalis</i>				<i>P. ridibundus</i>			
	Сеголетки		Взрослые		Сеголетки		Взрослые	
	Бесполодые	Striata	Бесполодые	Striata	Бесполодые	Striata	Бесполодые	Striata
Эозинофилы	6.9±0.3	6.9±0.4	9.3±1.4	14.9±1.7	4.7±0.43	7.9±0.85	4.9±1.3	13.5±1.4
N	708	332	30	20	210	54	24	19
Гранулоциты	27.2±1.0	27.4±2.0	33.2±3.0	40.9±3.5	40.3±1.0	42.5±2.0	39.0±3.0	44.9±3.5
N	769	368	31	20	225	62	26	19

Таблица 5. Количество лейкоцитов и доля эритроидных предшественников у сеголеток и взрослых *P. ridibundus*

Показатели	Сеголетки		Взрослые	
	Бесполодые	Striata	Бесполодые	Striata
Лейкоциты	145964.8±6728.2	146460.8±13337.7	132088.2±18699.1	287501.2±23101.6
N	224	57	29	19
Предшественники эритроцитов, (%)	36.5±1.9	36.2±3.5	51.2±5.2	33.5±6.1
N	204	57	26	19

Таблица 6. Межвидовые различия взрослых животных сравниваемых видов по ряду показателей крови с учетом морфы

Показатели	<i>P. ridibundus</i>		<i>R. arvalis</i>		<i>R. temporaria</i>	<i>R. amurensis</i>
	Бесполодые	Striata	Бесполодые	Striata	Бесполодые	Striata
Общие лимфоциты (%)	54.0±3.1	45.9±3.9	56.2±2.8	51.0±3.3	66.1±2.7	58.0±6.4
Эозинофилы (%)	4.0±1.6	13.8±2.0	8.6±2.0	14.0±2.2	7.9±1.5	9.2±3.6
Гранулоциты (%)	43.0±2.7	50.9±3.3	35.4±3.3	38.7±3.6	28.0±2.5	37.4±5.9
Эритроциты	332416.7±27904.6	339375.0±34176.1	238750.0±34176.1	341461.5±37914.9	293755.0±25834.6	460600.0±61136.0
N	25	16	31	23	33	6

гранулоцитов ($F(1.1184) = 3.9998$, $p = 0.045$) отмечены у остромордой лягушки (табл. 4).

Сходные возрастные изменения отмечены для озерной лягушки. Так доля эозинофилов от сеголеток к взрослым животным меняется по-разному – $F(1.303) = 6.4395$, $p = 0.012$. Изменение доли гранулоцитов у полосатых и бесполовых особей озерной лягушки от сеголеток к взрослым животным отличается на уровне тренда (табл. 4), тогда как изменение числа лейкоцитов ($F(1.325) = 21.689$, $p \ll 0.00001$) от сеголеток к взрослым происходит только у полосатых животных (табл. 5).

Изменения, происходящие в ходе возрастных изменений эритропоэза, отражают увеличение скорости созревания предшественников эрит-

роцитов у взрослых животных striata (табл. 5) в сравнении с сеголетками у озерной лягушки ($F(1.302) = 4.0069$, $p = 0.04621$).

Ранее, на сеголетках остромордой и озерной лягушки было отмечено, что особи полосатой морфы обладают высокой скоростью и большей вариативностью реакций гемопозитической системы (Вершинин, 2004), что играет важную роль в процессах индивидуальной адаптации при резких изменениях условий среды (Сюзюмова, Гребенникова, 1978; Гребенникова, 1979).

В целом, ряд отмеченных различий характеризует высокий динамизм физиологических реакций особей striata в ходе возрастных изменений на уровне системы гомеостаза.

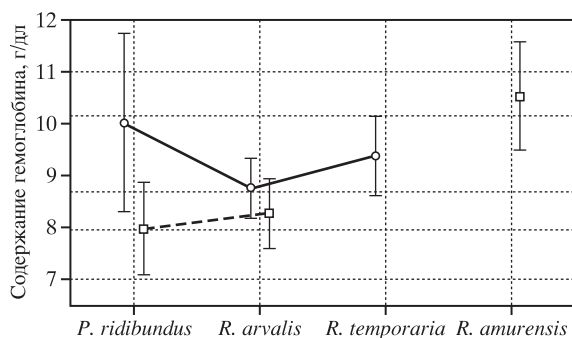


Рис. 2. Видовые различия бесхвостых амфибий по содержанию гемоглобина у разных морф: сплошная линия (маркеры – кружки) – бесполосые, пунктирная линия (маркеры – квадраты) – *striata*.

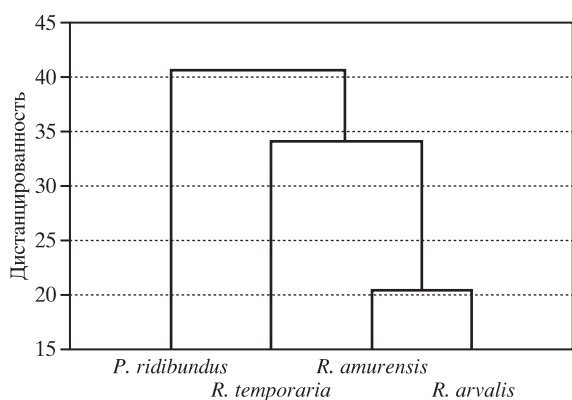


Рис. 3. Дистанционность бесхвостых амфибий по изученным экофизиологическим параметрам без учета морфы.

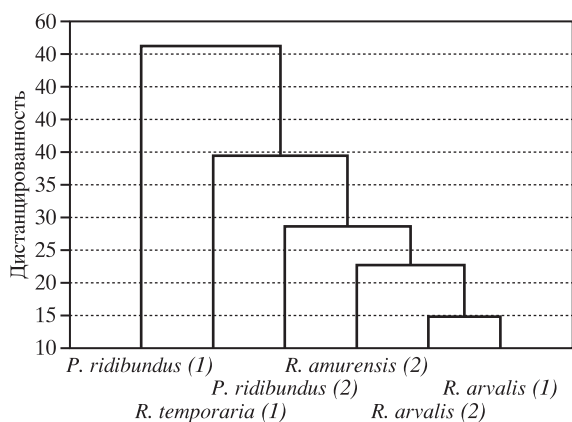


Рис. 4. Дистанционность бесхвостых амфибий по изученным параметрам с учетом морфы: 1 – бесполосые, 2 – *striata*.

У взрослых животных интересным фактом являются различия ряда показателей крови, обусловленные принадлежностью к различным генетическим вариантам – *striata* и бесполосым. Мономорфные виды – *R. temporaria* и *R. amurensis*

по ряду параметров крови выглядят как разные морфы (генетические варианты – рецессивный и доминантный аллели) одного вида. Кровь бесполосых особей имеет большее содержание лимфоцитов (у остромордой и озерной лягушек) (табл. 6). У видов, обладающих только одним вариантом – бесполосые у травяной лягушки и полосатые у сибирской, большее содержание лимфоцитов отмечено у *R. temporaria*, т.е. у вида, состоящего только из бесполосых животных. Различия ($F(4.93) = 4.8810$, $p = 0.00129$) между *striata* и бесполосыми отмечены для эозинофилов, гранулоцитов, эритроцитов (табл. 6), содержания гемоглобина (рис. 2).

Кластерный анализ по изученным параметрам показал, что выявленные физиологические различия между видами в целом определяются их филогенетической дистанционностью (рис. 3) на основе современных генетико-молекулярных данных (Frost et al., 2007), но отдельные варианты (бесполосые и *striata*), существенно уклоняясь от средневидовой нормы, могут быть ближе (по сравнимым параметрам) к сходным аллелям других видов (рис. 4).

На основе простых точечных мутаций возникает популяционный полиморфизм, т.е. разнообразие вариантов одного гена (Инге-Вечтомов, 2004). Известно, что базовый набор предковых ортологических генов (сходных у разных организмов) в результате дупликаций, мутаций и рекомбинаций дает начало образованию паралогичных генов, (сходных в составе одного генома), которые увеличивают белковый арсенал и диапазон фенотипических вариаций, отражающих усложнение клеточных систем и регуляторных механизмов (Шестаков, 2009). Изменения функциональной специфики клеток и органов связаны с перераспределением функциональных блоков идентичных или сходных у разных организмов (Уголев, 1990). Появление новых функциональных блоков открывает новые возможности для их сочетания и адаптивных преобразований видов.

Таким образом, сравнение ряда экофизиологических особенностей четырех видов семейства Ranidae (озерной, травяной, остромордой, сибирской лягушек) показало, что ряд таких видовых особенностей, как различия в широте распространения (толерантность, эвритопность) изученных видов обусловлен сходством и различием в полиморфизме, за которым стоит число инвариантных блоков (1 или 2), лежащих в его основе и определяющих специфику вариантов физиологических параметров, которые могут быть сходны у разных видов при близости их наследственной основы.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований РФФИ-Урал, проект № 10-04-96084.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д.* Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Тр. Зоол. инст. АН СССР. 1979. Т. 89. С. 18–54.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920. 16 с.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. С. 1–92.
- Вершинин В.Л.* Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск: ИЭРиЖ, 1980. С. 117–118.
- Вершинин В.Л.* Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптационной генезиса видов в современных экосистемах // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 11. С. 1367–1374.
- Вершинин В.Л.* Морфа *striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 1. С. 65–71.
- Вершинин В.Л., Терещин С.Ю.* Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. 1999. № 4. С. 283–287.
- Гершензон М.С.* Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // Журн. общей биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Гершензон М.С.* Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа. 1985. № 4. С. 80–89.
- Гребенникова С.И.* Влияние экологических особенностей личиночного развития на гематологические показатели у сеголеток остромордой и травяной лягушки // Экспериментальные исследования внутривидовой изменчивости. Свердловск: ИЭРиЖ, 1979. С. 14–19.
- Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М.* Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология. 1974. № 1. С. 73–78.
- Иванов М.Г.* Методы герпетологических исследований. М.: Наука, 1997. С. 106–138.
- Инге-Вечтомов С.Г.* Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: Т-во научных изданий КМК, 2004. С. 74–87.
- Ищенко В. Г.* Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.
- Леденцов А.В.* Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. дис...канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ, 1990. 24 с.
- Некрасова О. Д.* Межвидовая изменчивость и полиморфизм окраски зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций // Vestnik zoologii. 2002. V. 36. № 4. P. 47–54.
- Предтеченский В.Е.* Лабораторные методы исследования. М.: Медгиз, 1950. 805 с.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л.* Некоторые цитологические особенности остромордой лягушки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1999. № 1. С. 30–35.
- Розанов А.Ю.* Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с.
- Рункова Г.Г.* Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биохимических исследованиях // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск: ИЭРиЖ, 1975. С. 18–104.
- Сюзюмова Л.М., Гребенникова С.И.* Особенности эритропоза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: ИЭРиЖ, 1978. С. 32–47.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Уголев А.М.* Концепция универсальных функциональных блоков и дальнейшее развитие учений о биосфере, экосистемах и биологических адаптациях // Журн. эвол. физиол. и биохим. 1990. Т. 26. № 4. С. 441–454.
- Четвериков С.С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. exper. биол. 1926. Сер. А. 2. С. 3–54.
- Шарыгин С.А.* Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис...канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ, 1980. 24 с.
- Шестаков С.В.* Горизонтальный перенос генов у эукариот // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 345–354.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Щупак Е.Л.* Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ, 1977. С. 36.
- Berger L., Smielowski J.* Inheritance of Vertebral Stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. 1982. V. 3. P. 145–151.
- Browder L.W., Underhill J.C., Merrell D.C.* Mid-dorsal stripe in the wood frog // J. Heredity. 1966. V. 57. № 2. P. 65–67.

- Chamberlain N.L., Hill R.I., Kapan D.D. et al. Polymorphic Butterfly Reveals the Missing Link in Ecological Speciation // *Science*. 2009. V. 326. P. 847–850.
- Frost D.R., Grant T., Faivovich J.N., Bain R.H. et al. The amphibian tree of life // *Bulletin of the American museum of natural history*. 2007. № 297. 370 p.
- Gray R.H. Effective breeding size and adaptive significance of color polymorphism in the cricket frog (*Acris crepitans*) in Illinois, USA // *Amphibia-Reptilia*. 1984. V. 5. № 2. P. 101–107.
- Moriwaki T. The inheritance of the dorsal-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann // *J. Sci. Hiroshima Univ.* 1952. Ser.B. Div.1 (zool.). V. 14. Art. 1–19. P. 159–164.
- Moriya K. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. 1 Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district // *J.Sci. Hiroshima Univ.* 1952. Ser. B. Div. 1. V. 13. Art. 19. P. 189–197.
- Wismer H. Untersuchungen uber die physikalischen Elemente des Blutes von *Rana temporaria* // *Biologia generalis*. 1934. V. 10. № 1. P. 1–16.

Physiological Similarity of Morphs Caused by Homologous Alleles in the Ranidae Family

V. L. Vershinin^{1,2}, S. D. Vershinina¹

¹ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

² Ural Federal University, Yekaterinburg, Russia

The interspecies differences in the hemoglobin content, skin penetration of sodium, and some hematological parameters were studied in four species of *Rana* amphibians (*P. ridibundus* Pallas, 1771; *R. temporaria* Linnaeus, 1758; *R. arvalis* Nilsson, 1842; and *R. amurensis* Boulenger, 1886) inhabiting the same territory in the Urals. The analysis of the physiological features considered has revealed some distinctions between different genetic variants. Striated were characterized by the presence of a light dorsomedial strip (carriers of dominant allele); there were also animals without stripes (recessive allele carriers). The genetic determinacy of the physiological specificity and individual accommodation as a whole significantly affected the adaptive potential of the species compared. The differences in the speed of physiological processes in striped and unstriped animals were revealed from the example of the most polymorphic moor and lake frogs. In monomorphic species with the only variant (unstriped species in common frog and striped ones in Siberian frogs), the considered characteristics coincided with physiological ones of carriers of corresponding alleles in the polymorphic species, *R. arvalis* and *P. ridibundus*. Thus, whereas the interspecies distinctions corresponded to the phylogenetic distances, the genetic variants with the homologous (or similar) hereditary basis could be closer by physiological parameters to the carriers of similar alleles in other species, being significantly deviated from the mean species norm.