

ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ЗАПАДНО-ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК КОМПЛЕКСА *Rana esculenta*

© 2006 г. С. Н. Литвинчук*, И. М. Пашкова*, Ю. М. Розанов*, Л. Я. Боркин**

*Институт цитологии РАН, 194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4

**Зоологический институт РАН, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

E-mail: slitvinchuk@yahoo.com

Поступила в редакцию 20.01.2006 г.

У пяти видов комплекса *Rana esculenta* была изучена терморезистентность икроножных мышц, которая оказалась одинаковой у *R. bedriagae*, *R. lessonae* и “европейской” формы *R. ridibunda*, а у *R. saharica*, обитающей в северной Африке, характеризовалась более низкими значениями. Изучение терморезистентности мышц у *R. esculenta*, являющейся клональным гибридом между *R. lessonae* и *R. ridibunda*, показало полное отсутствие эффекта гетерозиса по данному признаку. Более того, у этого вида выявлено снижение теплоустойчивости при наиболее высоких тестовых температурах (42°C). Сравнение диплоидных и триплоидных особей *R. esculenta*, обитающих синтопично в одних и тех же водоемах, показало отсутствие различий по терморезистентности между ними, что позволяет говорить о том, что, по крайней мере, в этом случае полиплоидия никак не сказывается на значениях данного параметра.

В фауне амфибий России имеется уникальный гибридогенный *Rana esculenta* комплекс. Среди трех его видов: прудовая (*R. lessonae*) и озерная (*R. ridibunda*) лягушки – обычные виды, третий – съедобная (*R. esculenta*) лягушка – исторически возник за счет гибридизации двух первых. Данный гибридогенный вид характеризуется необычным мероклональным типом размножения, при котором только часть наследуемого генома является клональной (Vinogradov *et al.*, 1990; Plotner, 2005). Во многих его популяциях заметную долю составляют полиплоидные особи (Borkin *et al.*, 2004; Боркин и др., 2005). Кроме того, применение молекулярно-биохимических и биоакустических методов позволило обнаружить целый ряд видов, которые морфологически очень сходны с озерной лягушкой. Некоторые из них даже могут обитать совместно, лишь незначительно различаясь по внешне-морфологическим признакам и образуя так называемые криптические виды (Боркин и др., 2004). Филогенетическое положение этих видов оказалось различным. Так, например, *R. saharica*, населяющая северную Африку, представляет собой базальную ветвь по отношению ко всем европейским зеленым лягушкам, а ближневосточная *R. bedriagae*, наоборот, самый ближайший родственник *R. ridibunda* (Plotner, 2005).

Среди позвоночных животных естественные гибридизация и полиплоидия – достаточно редкие явления. Поэтому до сих пор остается слабоизученным вопрос о том, как качественные и количественные изменения в геноме влияют на функ-

ции организма, особенно в связи с приспособлением видов и популяций к окружающей среде. Ранее было показано, что уровень устойчивости клеток и тканей у холоднокровных животных к повреждающему действию высоких температур может рассматриваться как консервативная адаптация видов и популяций к воздействию факторов окружающей среды (Ушаков, 1959).

Терморезистентность скелетной мускулатуры у *R. ridibunda* и *R. lessonae* исследовалась неоднократно (Александров, 1952; Ушаков, 1959, 1960, 1963; Андроников, 1988). Однако гибридный вид *R. esculenta* был обойден вниманием исследователей. Изучение географической изменчивости терморезистентности скелетной мускулатуры в 44 выборках озерной лягушки выявило значительные различия между “европейской” и “среднеазиатской” выборками этого вида (Ушаков, 1963). С другой стороны, было установлено, что по данному признаку *R. lessonae* и “европейская” форма *R. ridibunda* не отличаются друг от друга (Ушаков, 1960; Андроников, 1988). Более того, хотя оба эти вида различаются по ряду важных экологических признаков (например, по месту зимовки), у них оказались одинаковыми теплоустойчивость коллагенов кожи (Андреева и др., 1982), а также температурные границы развития зародышей и личинок (Gunther, 1974). Однако оба вида, несмотря на принципиальное сходство интенсивности обмена веществ, различаются по скорости метаболизма (Соколова, Боркин, 1991). Гибридная *R. esculenta* обладает повышенной экологической пластичностью,

сочетая особенности обоих родительских видов. По отношению к одному из природных факторов – гипоксии – диплоидные гибриды демонстрируют эффект гетерозиса (Tunner, Norpp, 1979).

Целью нашей работы было изучение влияния гибридизации, полиплоидии и географического местоположения популяций на терморезистентность скелетной мускулатуры у видов комплекса *R. esculenta*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Терморезистентность изолированных икроножных мышц (*musculus gastrocnemius*) была определена у 70 особей *R. lessonae*, 171 *R. esculenta* и 330 особей “европейской” формы *R. ridibunda*. Кроме того, в анализ были включены 12 особей *R. bedriagae* из южной Турции (Киликия и Антиохия) и 9 особей *R. saharica* из северного Туниса. Эти два южных вида ранее включались в состав *R. ridibunda* (Банников и др., 1977). Работу проводили, как правило, летом и осенью после окончания у взрослых животных процессов размножения, так как гормональные сдвиги в брачный период влияют на уровень теплоустойчивости соматических мышц (Пашкова, 1965, 1984). Перед экспериментами лягушек содержали при температуре 5–10°C в течение 12–30 сут для снятия акклимационных сдвигов в уровне теплоустойчивости мышц. Отпрепарированные икроножные мышцы помещались в раствор Рингера на 20 мин при комнатной температуре (18–22°C), после чего опускались в такой же раствор, нагретый до тестовой температуры (39–42°C). Критерием терморезистентности мышц служило время полной и необратимой потери их возбудимости при нагреве в растворе Рингера при различных повреждающих температурах. Показателем утраты сократительной реакции служило отсутствие ответа на электрический стимул (переменный ток частотой 50 Гц).

Видовая идентификация лягушек из зоны симпатрии видов гибридогенного комплекса (Россия и Украина) осуществлялась по размеру генома, выраженному в пикограммах (пг) и определенному методом проточной ДНК-цитометрии (Borkin et al., 2004). Среди триплоидных *R. esculenta* особи с меньшими геномами (21.5–22.0 пг) были отнесены к *LLR*-типу (т.е. два генома *R. lessonae* и один *R. ridibunda*), а с большими геномами (22.6–23.3 пг) – к *LRR*-типу. После анестезии эритроциты брались непосредственно из сердца. Тестируемые клетки смешивались с клетками репера и анализировались совместно. Поэтому в такой смеси как изучаемые клетки, так и клетки репера красились и измерялись в одних и тех же условиях. В качестве репера использовались эритроциты травяных лягушек (*R. temporaria*), собранных в Ленинградской и Псковской областях России. Детали это-

го метода были описаны ранее (Vinogradov et al., 1990; Розанов, Виноградов, 1998; Borkin et al., 2001).

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием пакетов компьютерных программ Excel и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивалась по критерию Колмогорова–Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ географической изменчивости по терморезистентности икроножных мышц показал наличие некоторой внутривидовой вариабельности у *R. lessonae* (таблица). Так сопоставление значений этого признака, полученных при тестовой температуре 40°C, показало, что две наиболее западные выборки *R. lessonae* (Калининградская и Московская области России) характеризовались несколько меньшими значениями по сравнению с тремя более восточными выборками (в среднем 33.8 мин против 43.5 мин соответственно). Причем эти различия были достоверны ($p < 0.025$). Подобная же тенденция была отмечена и при температуре 39°C при сравнении “западных” и “восточных” выборок *R. lessonae* (Калининградская обл. и Чувашия, соответственно).

Различные выборки “европейской” формы *R. ridibunda* при тестовых температурах 40–42°C также проявили заметную вариабельность (таблица). Однако различия между выборками не имели четких географических тенденций. Более того при температуре 39°C все выборки имели приблизительно одинаковую терморезистентность. Изучение наиболее северной интродуцированной популяции *R. ridibunda*, населяющей окрестности Санкт-Петербурга уже несколько десятилетий, показало отсутствие различий по терморезистентности икроножных мышц при 41°C между этой и большинством других выборок *R. ridibunda* (таблица).

Межпопуляционная изменчивость у диплоидной *R. esculenta* оказалась слабо выражена (таблица). При температуре 40°C выборка из наиболее западной Калининградской обл. имела более низкие значения терморезистентности по сравнению с двумя другими более восточными выборками (таблица). Однако эти различия были не достоверны.

Сопоставление терморезистентности икроножных мышц у морфологически сходных *R. ridibunda*, *R. bedriagae* и *R. saharica*, ранее относившихся к одному виду, показало, что если *R. bedriagae* из южной Турции практически не отличается по данному признаку от *R. ridibunda*, то для североафриканской *R. saharica* нами отмечена пониженная теплоустойчивость, особенно при температуре 41°C (таблица).

Время потери чувствительности скелетной мускулатуры при различных тестовых температурах и размер генома у пяти видов комплекса *Rana esculenta*

Место сбора	Время потери чувствительности, мин								Размер генома, пг	
	39°C		40°C		41°C		42°C			
	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)
<i>R. lessonae</i>										
Калининградская обл., Россия	5	50.0 ± 10.6 (40–65)	6	36.7 ± 8.8 (30–50)	–	–	–	–	11	13.85 ± 0.07 (13.73–13.97)
Московская обл.	–	–	7	31.4 ± 8.0 (20–45)	–	–	–	–	7	14.05 ± 0.07 (13.94–14.11)
Чувашия	5	70.0 ± 9.4 (60–85)	3	41.7 ± 17.6 (25–60)	3	28.3 ± 2.9 (25–30)	–	–	11	13.87 ± 0.05 (13.80–13.94)
Мордовия	–	–	6	46.7 ± 5.2 (40–55)	13	23.9 ± 4.7 (15–30)	15	15.9 ± 6.4 (8–30)	34	13.73 ± 0.11 (13.57–14.01)
Ульяновская обл.	–	–	4	40.0 ± 4.1 (35–45)	–	–	3	18.3 ± 2.9 (15–20)	7	13.91 ± 0.02 (13.87–13.94)
Общее для вида	10	60.0 ± 14.1 (40–85)	26	38.7 ± 9.8 (20–60)	16	24.8 ± 4.7 (15–30)	18	16.3 ± 6.0 (8–30)	70	13.82 ± 0.13 (13.57–14.11)
<i>R. esculenta</i> (диплоиды)										
Калининградская обл., Россия	5	55.4 ± 2.9 (52–60)	9	36.7 ± 5.0 (30–45)	–	–	–	–	14	14.93 ± 0.03 (14.87–14.98)
Московская обл., Россия	–	–	5	45.0 ± 9.4 (30–55)	3	20.7 ± 4.0 (17–25)	–	–	8	14.93 ± 0.19 (14.67–15.21)
Харьковская обл., Украина	–	–	7	44.3 ± 6.1 (35–50)	56	26.5 ± 6.6 (14–45)	40	12.2 ± 2.5 (8–15)	103	14.94 ± 0.06 (14.72–15.05)
Общее для вида	5	55.4 ± 2.9 (52–60)	21	41.2 ± 7.4 (30–55)	59	26.2 ± 6.6 (14–45)	13	12.2 ± 2.5 (8–15)	125	14.94 ± 0.08 (14.67–15.21)
<i>R. esculenta</i> (триплоиды <i>RLL</i>)										
Харьковская обл., Украина	–	–	–	–	16	26.2 ± 6.8 (15–36)	2	10.0 (10–10)	18	21.70 ± 0.13 (21.52–21.90)
<i>R. esculenta</i> (триплоиды <i>RRL</i>)										
Харьковская обл., Украина	–	–	–	–	20	26.1 ± 6.6 (15–35)	8	10.3 ± 0.7 (10–12)	28	22.87 ± 0.17 (22.36–23.10)
<i>R. ridibunda</i>										
Калининградская обл., Россия	–	–	8	30.1 ± 7.0 (22–41)	–	–	–	–	8	15.94 ± 0.07 (15.87–16.06)
Московская обл., Россия	–	–	–	–	6	30.5 ± 5.4 (25–36)	9	25.6 ± 5.8 (15–35)	15	16.03 ± 0.05 (15.96–16.13)

Таблица. Окончание

Место сбора	Время потери чувствительности, мин								Размер генома, пг	
	39°C		40°C		41°C		42°C			
	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \sigma$ (min–max)
<i>R. ridibunda</i>										
Тульская обл., Россия	14	54.8 ± 9.2 (35–70)	19	29.0 ± 8.3 (17–42)	–	–	7	17.0 ± 2.4 (14–20)	40	15.97 ± 0.05 (15.87–16.10)
Рязанская обл., Россия	–	–	–	–	6	32.5 ± 6.1 (25–40)	6	16.7 ± 5.2 (10–25)	12	16.02 ± 0.07 (15.88–16.13)
Саратовская обл., Россия	–	–	–	–	12	35.0 ± 10.2 (20–55)	–	–	12	16.07 ± 0.09 (15.95–16.23)
Харьковская обл., Украина	–	–	9	40.0 ± 9.0 (20–50)	49	25.0 ± 8.5 (15–50)	7	16.0 ± 5.0 (7–20)	65	16.09 ± 0.08 (15.74–16.23)
Крым, Украина	6	51.2 ± 7.6 (40–60)	11	30.0 ± 4.5 (25–35)	7	18.7 ± 3.7 (15–23)	6	16.8 ± 3.5 (13–20)	30	16.18 ± 0.07 (16.05–16.30)
Уральская обл., Казахстан	–	–	–	–	5	37.6 ± 8.4 (25–48)	–	–	5	16.25 ± 0.01 (16.23–16.26)
Атыраузская обл., Казахстан	–	–	10	43.0 ± 9.0 (25–53)	–	–	7	17.3 ± 4.3 (10–23)	17	16.27 ± 0.10 (16.08–16.43)
Дагестан, Россия	5	58.0 ± 2.7 (55–60)	9	39.7 ± 13.9 (25–60)	6	21.2 ± 3.8 (15–25)	11	17.4 ± 10.2 (8–35)	31	16.44 ± 0.05 (16.29–16.52)
Армения	–	–	7	42.1 ± 8.6 (30–55)	–	–	9	17.8 ± 2.6 (15–20)	16	16.50 ± 0.05 (16.43–16.64)
Западная Турция	–	–	23	45.7 ± 9.5 (25–60)	–	–	–	–	23	15.90 ± 0.07 (15.73–16.04)
Санкт–Петербург, Россия	–	–	–	–	56	29.6 ± 8.3 (20–50)	–	–	56	16.33 ± 0.14 (16.10–16.58)
Общее для вида	25	54.6 ± 8.0 (35–70)	96	38.1 ± 11.2 (17–60)	147	28.1 ± 9.2 (15–55)	62	18.4 ± 6.3 (7–35)	330	16.15 ± 0.20 (15.73–16.64)
<i>R. bedriagae</i>										
Южная Турция	–	–	8	45.6 ± 12.4 (45–60)	4	28.3 ± 2.4 (25–30)	–	–	12	16.49 ± 0.05 (16.43–16.57)
<i>R. saharica</i>										
Северный Тунис	–	–	5	35.0 ± 6.1 (25–40)	4	18.8 ± 2.5 (15–20)	–	–	9	13.11 ± 0.11 (12.92–13.28)

Примечание. *n* – число особей.

Средние значения терморезистентности икроножных мышц у *R. lessonae* и *R. ridibunda* при всех четырех тестовых температурах оказались практически одинаковыми (таблица). У гибридного вида *R. esculenta* термоустойчивость мышц при трех тестовых температурах (39, 40 и 41°C) оказалась также очень близка к родительским видам. Однако при наиболее высокой температуре (42°C) были выявлены значительные различия между *R. lessonae* и *R. ridibunda*, с одной стороны, и *R. esculenta*, с другой. У родительских видов были отмечены “нормальные” по линии регрессии значения (рисунок), тогда как у гибридного вида – терморезистентность оказывалась ниже (таблица). Причем эти различия были достоверны ($p < 0.001$). Более того, одинаковые различия были отмечены в нескольких сериях экспериментов.

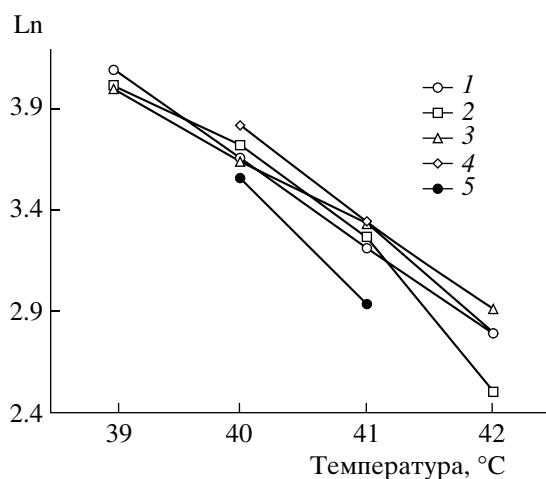
Сравнение терморезистентности мышц при двух тестовых температурах (41 и 42°C) у особей *R. esculenta*, населявших одни и те же водоемы (Харьковская обл., Украина), но отличающихся по уровню пloidности (диплоиды и триплоиды), показало отсутствие различий между ними (таблица). Триплоидные гибриды двух типов, различающиеся по вкладу родительских геномов (*LLR* и *LRR*), также не отличались друг от друга.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты, полученные в этом исследовании, подтверждают выводы предыдущих работ о незначительной внутривидовой изменчивости у “европейской” формы *R. ridibunda* и *R. lessonae* по терморезистентности мускулатуры задних конечностей (Ушаков, 1960, 1964; последний вид указывался под названием “*Rana esculenta*”).

Было показано, что уровень теплоустойчивости тканей у низших позвоночных животных, по-видимому, является консервативной адаптацией к воздействию факторов внешней среды (Ушаков, 1959). В соответствии с этим терморезистентность икроножных мышц у видов зеленых лягушек (*R. lessonae* и “европейская” форма *R. ridibunda*), обитающих на значительной части своих ареалов совместно и даже нередко в одних и тех же водоемах, оказалась практически одинаковой (таблица). Это может говорить о близости температурных предпочтений и условий размножения обоих этих видов.

С другой стороны, сопоставление аллопатрических видов (*R. ridibunda*, *R. bedriagae* и *R. saharica*) показало, что первые два, населяющие Европу и Переднюю Азию, характеризуются большей теплоустойчивостью, чем *R. saharica*, обитающая в северной Африке (таблица). Это явное противоречие, вероятно, может быть объяснено тем, что многие североафриканские виды амфибий, включая *R. saharica*, размножаются, как правило,



Терморезистентность икроножных мышц при различных температурах у пяти видов зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*: 1 – *R. lessonae*, 2 – *R. esculenta*, 3 – *R. ridibunda*, 4 – *R. bedriagae*, 5 – *R. saharica*. По оси абсцисс – тестовые температуры; по оси ординат – натуральный логарифм (Ln) времени потери чувствительности мышц, выраженный в минутах.

поздней осенью и зимой. Тогда как европейско-перднеазиатские виды, включая *R. ridibunda* и *R. bedriagae*, как правило, размножаются весной или в начале лета. Важно отметить, что в осенне-зимний период температура в водоемах северной Африки может быть даже более низкой, чем в весенне-летний период в водоемах Европы и Передней Азии.

До сих пор вопросы, связанные с термоустойчивостью клеток и тканей у гибридов, остаются слабо исследованными. Так, анализ терморезистентности скелетной мускулатуры у искусственных гибридов рыб, показал, что эффект гетерозиса в ряде случаев по данному признаку проявлялся очень ярко (Кусакина, 1959, 1964; Никитина, 1973). Изучение терморезистентности мышц у *R. esculenta*, являющейся клональным гибридом, показало полное отсутствие гетерозиса по данному признаку. Более того, нами выявлено снижение теплоустойчивости у гибридов при наиболее высоких тестовых температурах, что вероятно связано с пониженной термоустойчивостью некоторых из “гибридных” белков.

Остается слабоизученным вопрос и о том, как полиплоидия влияет на функции организма. До сих пор среди животных терморезистентность мышц была изучена у видов только одного диплоидно-полиплоидного комплекса среднеазиатских зеленых жаб (*Bufo viridis* комплекс). Было показано, что парапатрические диплоидный и тетраплоидный виды зеленых жаб заметно различаются по терморезистентности скелетной мускулатуры (Боркин и др., 2002). Однако в данном случае осталось неясным, что именно оказало влияние на возникновение этих различий – температур-

ные различия мест обитания, собственно полиплоидия или общая генетическая дивергенция между диплоидными и тетраплоидными видами.

В рамках нашей работы были изучены диплоидные и триплоидные особи *R. esculenta*, обитающие синтопично в одних и тех же водоемах (Харьковская обл., Украина). Различия в территориальном поведении и экологических предпочтениях между ними нами не были выявлены. Поэтому в данном случае мы можем утверждать, что влияние таких факторов, как температурные различия мест обитания и общая генетическая дивергенция были полностью устранены. Отсутствие различий по терморезистентности икроножных мышц между диплоидами и триплоидами у *R. esculenta* позволяет нам говорить о том, что, по крайней мере, в этом случае триплоидия никак не сказывается на значениях данного параметра.

Авторы признательны А.И. Зиненко (Харьков), В.И. Казакову (С.-Петербург), А.В. Коршунову (Харьков), Г.А. Ладе (Тамбов), Л.Ф. Литвинчук (С.-Петербург), Л.Ф. Мазанаевой (Махачкала), К.Д. Мильто (С.-Петербург), А.Б. Ручину (Саранск), Д.В. Скоринову (С.-Петербург), Д.А. Шабанову (Харьков) и А.И. Файзулину (Тольятти), предоставившим выборки животных или помогавшим в проведении экспериментов.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант РФФИ 05-04-48403) и с использованием оборудования Центра коллективного пользования "Материаловедение и диагностика в перодовых технологиях".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В.Я. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования // ДАН СССР. 1952. Т. 83. № 1. С. 149–152.
- Андреева А.П., Писаченко А.И., Боркин Л.Я., Лазарев Ю.А. Структурные различия коллагенов у некоторых видов лягушек рода *Rana* с неодинаковой температурной экологией. Вклад углеводных компонентов в термостабильность молекул коллагена // Цитология. 1982. Т. 24. № 5. С. 561–568.
- Андроников В.Б. Пороговая температура теплового повреждения мускулатуры лягушек и видоспецифичность клеточно-тканевой терморезистентности // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 8. С. 1205–1213.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Боркин Л.Я., Зиненко А.И., Коршунов А.В. и др. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Матер. 1-й конф. Укр. герпетол. о-ва. Киев, 2005. С. 23–26.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. Вып. 8. С. 936–960.
- Боркин Л.Я., Пащикова И.М., Литвинчук С.Н. Различия в терморезистентности скелетных мышц между диплоидным и тетраплоидным видами зеленых жаб (*Bufo viridis* complex) Средней Азии // Цитология. 2002. Т. 44. № 3. С. 259–262.
- Кусакина А.А. Цитофизиологическое исследование мышечной ткани при гетерозисе у некоторых межвидовых гибридов рыб // Цитология. 1959. Т. 1. № 1. С. 111–119.
- Кусакина А.А. О повышенной устойчивости мышечных белков у гетерозисных гибридов рипуса и лудогы // Цитология. 1964. Т. 6. № 4. С. 493–495.
- Никитина М.А. Гетерозис и особенности его проявления у гибридов прудовых рыб: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ИИЦ АН СССР, 1973. 29 с.
- Пащикова И.М. Соотношение теплоустойчивости мышц и уровня активности щитовидной железы травяных лягушек в разные сезоны года // Теплоустойчивость клеток животных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 82–89.
- Пащикова И.М. Сезонное изменение теплоустойчивости организма и мышц зеленой жабы // Цитология. 1984. Т. 26. № 3. С. 481–485.
- Розанов Ю.М., Виноградов А.Е. Прецизионная ДНК-цитометрия: исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. 1998. Т. 40. № 8/9. С. 792–799.
- Соколова Т.М., Боркин Л.Я. Скорость метаболизма у двух видов зеленых лягушек *Rana* // Экология. 1991. № 6. С. 76–78.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость тканей – видовой признак пойкилотермных животных // Зоол. журн. 1959. Т. 38. Вып. 9. С. 1292–1302.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость различных тканей лягушек в связи с температурой их обитания // Вопросы цитологии и протистологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 84–99.
- Ушаков Б.П. Цитофизиологический анализ внутривидовой дивергенции озерных лягушек // Проблемы цитофизиологии животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 145–157.
- Ушаков Б.П. Анализ теплоустойчивости клеток и белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида: Автореф. дис. докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1964. 72 с.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. 2001. V. 22. № 4. P. 387–396.
- Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A. et al. Mass occurrence of polyploidy green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russ. J. Herpetol. 2004. V. 11. № 3. P. 194–213.
- Gunther R. Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1974. Bd. 50. H. 2. S. 287–298.
- Plotner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche von Märtyren der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld: Laurenti, 2005. 160 p.

Tunner H.G., Nopp H. Heterosis in the common European water frog // *Naturwissenschaften*. 1979. Jh. 66. H. 5. P. 268–269.

males: cytological evidence from DNA flow cytometry // *Genome*. 1990. V. 33. № 5. P. 619–627.

Vinogradov A.E., Borkin L.J., Gunther R., Rosanov J.M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta*

Heat Resistance of the Muscle in West-Palearctic Green Frogs of *Rana esculenta* complex

S. N. Litvinchuk*, I. M. Pashkova*, J. M. Rosanov*, L. J. Borkin**

* *Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, Tikhoretsky pr. 4, St.-Petersburg, 194064 Russia*

** *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, St.-Petersburg, 199034 Russia*

E-mail: slitvinchuk@yahoo.com

Heat resistance of the muscle was determined at four damaging temperatures (39–42°C) in five species of *Rana esculenta* complex. It was similar in *R. bedriagae*, *R. lessonae* and “European” group of populations of *R. ridibunda*. North-African *R. saharica* was characterized by lower level of resistance. In *R. esculenta*, the historical hybrid between *R. lessonae* and *R. ridibunda*, we found no heterosis. Moreover, in this species, low level of heat resistance was revealed in highest test temperature. We found no differences between diploid and triploid *R. esculenta*, inhabiting the same water bodies.