УДК: 597.851:591.52: 591.54

СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ В ТКАНЯХ ДВУХ ВИДОВ БУРЫХ ЛЯГУШЕК ПОСЛЕ ВОДНОЙ И НАЗЕМНОЙ ЗИМОВКИ

***Семухина А. С.*[1], *Шишикина К. И.*[2]**

[1] *ФГАОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», г. Пермь*
[2] *ФБГУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан*
Email: anyuta.semuhina@yandex.ru

Земноводные имеют высокое содержание воды в организме (77–83 %) и устойчивы к сильным его колебаниям как в суточном, так и в сезонном аспектах. У них развились многочисленные физиологические механизмы и поведенческие реакции, позволяющие справляться с потерей или избытком воды в тканях. Оценено содержание воды в печени и скелетной мускулатуре и относительная масса жидкости во внешних лимфатических синусах у двух видов бурых лягушек – травяной (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) и остромордой (*R. Arvalis* Nilsson, 1842), обитающих симпатрично, но различающихся отношением к воде – степенью привязанности к водоемам и влажным местам, стереотипом зимовки и характером суточной активности. Показано, что у влаголюбивой и зимующей в водоемах травяной лягушки содержание воды в тканях весной высоко (в среднем 79–80 %) и не различается у самок и самцов. У населяющей более сухие местообитания и зимующей на суше в замерзшем состоянии остромордой лягушки в скелетных мышцах содержание воды у самок и самцов было сопоставимо с таковым травяной лягушки (80–81 %), но в печени – значимо меньше (74–75 %). Выявленная закономерность сохранялась и при оценке относительной массы подкожной лимфатической жидкости – она была кратно больше у влаголюбивой травяной лягушки (3–11 %), чем у остромордой (1–5 %). Таким образом, несмотря на то, что общие принципы водного обмена у земноводных сходны, существуют некоторые физиологические особенности поглощения и выведения воды у конкретных видов.

Ключевые слова: **Ranidae, содержание воды, зимовка.**

DOI: 10.34078/1814-0998-2024-3-74-80

ВВЕДЕНИЕ

В организме земноводных необычно высокое содержание воды по сравнению с другими позвоночными – от 77 до 83 % массы тела, в то время как, например, у пресмыкающихся или млекопитающих оно составляет примерно 70 % (Pinder et al., 1992). При этом земноводные, в отличие от имеющих непроницаемые покровы и кожные дериваты (чешую, перья или волосы) амниот, свободно теряют воду и обладают высокой устойчивостью к значительным колебаниям ее содержания и осмоляльности жидкостей в организме (Thorson, 1955; Hillman et al., 2009; Storey, Storey, 2017). Основные пути пассивного или активного выведения воды из организма у них – испарение через влажную кожу и экскреция. Восполнение воды также происходит в основном через проницаемую кожу во время пребывания животных в водоемах или во влажных местах на суше, в меньшей степени она поступает с пищей и в незначительном количестве – вырабатывается в результате окисления энергетических субстратов (метаболическая вода) (Thorson, 1955). Несмотря на сильную зависимость от внешней влаги, земноводные заселяют почти все климатические зоны – от тундр до пустынь и тропиков. Среди них существуют как постоянно водные виды, для которых значительную проблему составляет непрерывное поступление воды извне и необходимость ее выведения, так и, напротив, обитатели сухих регионов, вынужденные сохранять воду в организме, а также разнообразные промежуточные экологические формы между этими крайними вариантами (Duellman, Trueb, 1986; Wells, 2008). У земноводных развились многочисленные физиологические механизмы и поведенческие реакции, позволяющие справляться с потерей или избытком воды и таким образом поддерживать осмотический баланс (Storey, Storey, 2017).

© Семухина А. С., Шишикина К. И., 2024
https://orcid.org/0009-0008-5164-9690
https://orcid.org/0000-0002-6538-7766

У многих видов земноводных умеренных широт значительные колебания содержания воды в организме происходят в течение суток – например, представители древесных и роющих групп земноводных ежедневно теряют воду во время пребывания на деревьях (воздействие ветра и солнца) или глубоко в почве (контакт с сухим субстратом) и восполняют ее ночью на поверхности земли в водоемах или адсорбируют с влажных поверхностей через высокопроницаемые участки брюшной кожи (Pinder et al., 1992; Wells, 2008). Все размножающиеся или зимующие в водоемах и обитающие в остальное время года на суше виды также вынуждены менять стратегию выведения и сохранения воды при сезонной смене среды обитания. Хотя общие принципы водного обмена у разных групп земноводных сходны, значительное экологическое разнообразие в классе позволяет предположить, что могут существовать некоторые физиологические особенности поглощения и выведения воды у конкретных видов.

Два наиболее распространенных в умеренной зоне Евразии вида лягушек: остромордая (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и травяная (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) – обитают во многих европейских регионах симпатрично (Кутенков, 2017), однако различаются отношением к воде – степенью привязанности к водоемам и влажным местам, стереотипом зимовки и характером суточной активности. В Приуралье оба вида распространены почти повсеместно, однако травяная лягушка более влаголюбива и предпочитает увлажненные биотопы, такие как тенистые еловые леса, сфагновые и торфяные болота, прибрежные ивняки, пойменные луга, места выхода грунтовых вод, и, вероятно, избегая чрезмерного испарения воды при высоких дневных температурах и сухости, ведет преимущественно сумеречную активность (Банников, Денисова, 1956; Юшков, Воронов, 1994; Вершинин, 2007). Остромордая лягушка, напротив, заселяет более сухие местообитания – суходольные луга, поляны, заросли кустарников, лесные опушки, а также сосновые леса, почвы которых имеют меньшую влагоемкость, чем еловые, и т. д. (Банников, Денисова, 1956; Юшков, Воронов, 1994; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Литвинов и др., 2023). Этот вид, в отличие от травяной лягушки, переносит меньшую влажность воздуха и в дневное время суток встречается чаще (Банников, Денисова, 1956; Ануфриев, Бобрецов, 1996).

Важнейшее экологическое отличие *R. temporaria* и *R. arvalis* – тип зимовки. В Пермском крае травяная лягушка зимует на дне разнообразных водоемов (ручьев, рек, озер, болот и т. д.) (Юшков, Воронов, 1994; Литвинов и др., 2023; наши наблюдения), т. е. находится на протяжении длительного периода в условиях гидратационного стресса. Остромордая лягушка, напротив, зимует на суше и единственная среди евразийских представителей рода *Rana* способна переносить отрицательные температуры (до −16 °C) в замороженном состоянии, сопровождающемся значительной дегидратацией тканей (Berman et al., 2020).

Цель настоящей работы – сравнить содержание воды в тканях и органах у двух обитающих симпатрично видов лягушек (остромордой и травяной), но различающихся отношением к влажности местообитаний, степенью привязанности к водоемам и стереотипом зимовки, во время их длительного пребывания в водной среде (в сезон размножения).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследовании использованы данные, полученные в г. Пермь по 70 особям травяной лягушки (30 самок, 40 самцов) и 39 особям остромордой лягушки (10 самок, 27 самцов), отловленным 26–27 апреля 2022 г. и 20–23 апреля 2024 г. соответственно в нерестовых водоемах в долине р. Гайва (приток Камы). Животные были заморожены при температуре −18 °C и хранились до обработки при этой температуре герметично упакованными в индивидуальных полиэтиленовых пакетах. В лаборатории лягушек размораживали, взвешивали, надрезали основные лимфатические синусы и удаляли лимфатическую жидкость, после чего обсушивали на бумажных полотенцах и взвешивали повторно. По разнице двух масс рассчитывали массу лимфы (г), по отношению ее к массе тела – относительную массу лимфы (%). После этого животных вскрывали, определяли пол и возраст, брали навески мышц и печени (100–400 мг) для определения содержания воды. Образцы тканей помещали в сушильный шкаф с температурой 105 °C на двое суток, после чего взвешивание повторяли и по разнице масс рассчитывали массу воды в навесках (г) и содержание ее в тканях (%).

Статистическую обработку данных проводили в программе PAST v. 4.09. Выборки были проверены на нормальность распределения тестом Шапиро–Уилка, который показал, что в каждой сравниваемой паре выборок была хотя бы одна, распределение которой отличалось от нормального при $p = 0.05$, поэтому последующее их срав-

нение проводилось непараметрическим критерием Манна–Уитни. Значимость различий принята на уровне не менее $p \leq 0.05$. Данные приведены в тексте как среднее арифметическое ± стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Масса животных

Средняя масса самок травяной лягушки составила 35.5 ± 1.88 г, самцов – 37.9 ± 1.68 г; остромордой лягушки – 14.7 ± 1.06 г и 16.2 ± 0.53 г соответственно. Половых различий по массе тела у особей ни одного из видов не выявлено ($Z = 0.7$ и $Z = 1.2$ соответственно, $p > 0.05$). Травяные лягушки были значимо более крупными, чем остромордые ($Z = 6.9$ для самцов и $Z = 4.5$ для самок, $p < 0.001$).

Масса лимфы

Масса лимфы у самок травяной лягушки достигала 1.1 ± 0.10 г, у самцов – 4.0 ± 0.40 г, а относительная ее масса – 3.2 ± 0.24 % и 10.5 ± 0.71 % соответственно. Оба показателя у самцов были значимо больше, чем у самок (рис. 1). У остромордой лягушки масса лимфы была кратно меньше, чем у травяной, и составляла 0.1 ± 0.03 г у самок и 0.8 ± 0.07 г у самцов, а относительная ее масса – 0.9 ± 0.19 % и 4.9 ± 0.39 % соответственно. Средние значения абсолютной и относительной массы лимфы у самцов были больше, чем у самок ($Z = 6.8$ для *R. temporaria* и $Z = 4.6$ для *R. arvalis*, $p < 0.001$). Указанные показатели у особей травяной лягушки превышали таковые остромордой лягушки (рис. 1).

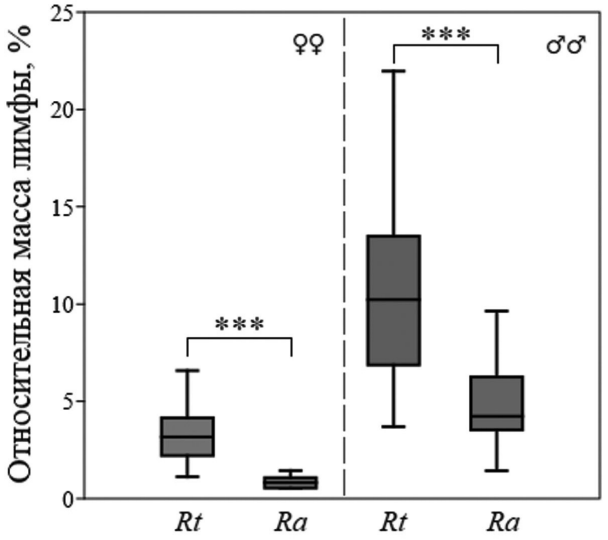

Рис. 1. Относительная масса лимфы в подкожных синусах травяной и остромордой лягушек в весенний период. Высота боксплотов – границы 25–75 % квартилей, горизонтальная линия внутри боксплота – медиана, усы – максимальные и минимальные значения, звездочками указано наличие статистически значимых различий средних значений (средние значения см. в тексте): *** – $p < 0.001$. Подпись *Rt* по оси абсцисс – травяная лягушка, *Ra* – остромордая.

Fig. 1. Relative mass of lymph in the subcutaneous sinuses of European common and moor frogs during the spring period. Boxplot height – borders of 25–75 % quartiles, horizontal line inside boxplot – median, whiskers – maximum and minimum values, asterisks indicate the presence of statistically significant differences in mean values (see text for mean values): *** – $p < 0.001$. Signature *Rt* on the abscissa axis – common frog, *Ra* – moor frog.

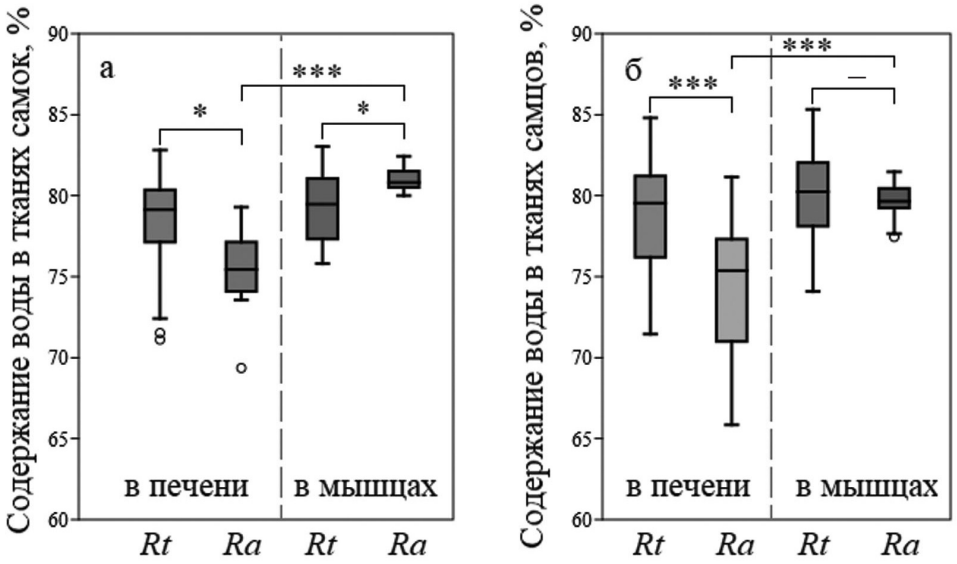

Рис. 2. Содержание воды в печени и мышцах у самок (а) и самцов (б) травяной и остромордой лягушек в весенний период. Кружки – выбросы, статистически значимые различия средних значений: * – $p \leq 0.05$, прочерк – различия отсутствуют: остальные условные обозначения аналогичны рис. 1.

Fig. 2. The water content in liver and muscles of females (a) and males (b) of European common and moor frogs in spring. Circles – emissions, statistically significant differences of mean values: * – $p \leq 0.05$, dash – no differences: other symbols are similar to Fig. 1.

Содержание воды в тканях и органах

Содержание воды в печени самок травяной лягушки составляло 78.5 ± 0.54 % и не отличалось от содержания в мышечной ткани – 79.3 ± 0.38 % ($Z = 0.8$, $p > 0.05$). Показатели у самцов не отличались между тканями и от аналогичных показателей у самок (78.8 ± 0.54 % и 79.8 ± 0.44 % соответственно) ($Z = 1.3$ для сравнения между тканями, $Z = 0.2$ для содержания воды в печени, $Z = 0.7$ для содержания воды в мышцах, $p > 0.05$).

Содержание воды в печени самок остромордой лягушки (75.3 ± 0.87 %) было значимо меньше, чем в мышцах (81.0 ± 0.23 %) ($Z = 3.7$, $p < 0.01$) (рис. 2). Такая же ситуация наблюдалась у самцов: содержание воды в печени (74.3 ± 0.81 %) и мышцах (79.7 ± 0.19 %) достоверно различалось ($Z = 5.2$, $p < 0.001$) (рис. 2). Содержание воды в печени не различалось между особями разных полов, но в мышцах у самок было больше, чем у самцов ($Z = 0.4$, $p > 0.05$ для содержания воды в печени, $Z = 3.3$, $p < 0.001$ для содержания воды в мышцах) (рис. 2а).

При сравнении двух видов установлено, что в печени самок и самцов травяных лягушек весной содержание воды значимо выше, чем у остромордых ($Z = 3.1$ и $Z = 3.9$ соответственно, $p < 0.01$); в мышцах, напротив, содержание воды было значимо больше у самок остромордой, чем у самок травяной ($Z = 2.3$, $p < 0.05$), но у самцов межвидовых различий не выявлено ($Z = 0.4$, $p > 0.05$) (рис. 2б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравниваемые виды лягушек симпатричны на значительном протяжении их ареалов, однако различаются как в выборе летних стаций (остромордая тяготеет к более сухим, а травяная – к более влажным местообитаниям), так и мест зимовки. В исследованных популяциях наблюдались описанные в литературе и характерные для популяций Пермского края стратегии зимовок рассматриваемых видов. Мы встречали остромордую лягушку во второй половине сентября, расположившуюся на зимовку под валежником на надпойменной террасе р. Гайва. Несмотря на близость реки (в нескольких метрах), лягушка осталась на зимовку на суше. Она находилась в типичной зимовочной позе – поджав конечности и опустив голову, ее покровы были бледными, животное не двигалось до тех пор, пока не взяли в руки. Травяные лягушки, встреченные в этом же месте, напротив, направлялись на зимовку в р. Гайва.

Проведенные ранее исследования свидетельствуют о том, что в конце лета эти виды не различаются по содержанию воды в скелетной мускулатуре, но доля воды в печени у более сухолюбивой остромордой лягушки значимо меньше, чем у травяной (Bulakhova, Shishikina, 2022; Булахова, личное сообщение). Количество подкожной лимфы у травяной лягушки осенью также кратно выше, чем у остромордой (Булахова, Шишикина, 2024). После ухода травяной лягушки на зимовку в водоемы, несмотря на свободное поступление воды в организм через проницаемую кожу, количество подкожной лимфы и содержащейся в тканях воды у самцов сохраняется на осеннем уровне, но у самок – увеличивается. Накопление воды в организме лягушек зимой в водоемах хорошо известно – многие исследователи отмечают общую отечность тела во время и после зимовки (Pinder et al., 1992; Tattersall, Ultsch, 2008; Wells, 2008; Булахова, Шишикина, 2024). Ранее высказывалось предположение о том, что лимфатические мешки у лягушек выполняют роль еще одного, помимо мочевого пузыря, резервуара для хранения воды. Однако хорошо развитые лимфатические мешки у водных бесхвостых амфибий, которые не сталкиваются с необходимостью запасать дополнительную воду, позволили отказаться от этой идеи в пользу гипотезы о лимфатических синусах как элементах системы выведения излишков воды из организма (Wells, 2008). Поступившая извне через проницаемую кожу вода попадает в подкожные лимфатические синусы, оттуда – в лимфатические сосуды, затем – в почки, и излишки выводятся из организма (Wells, 2008). При низких температурах воды зимой в водоемах снижается уровень выработки мочи, в результате чего вода задерживается главным образом во внеклеточном пространстве и лимфатической системе, и доля ее в организме увеличивается до четверти от нормы (Tattersall, Ultsch, 2008).

В тканях расположившихся на зимовку в наземных убежищах и переносящих отрицательные температуры остромордых лягушек наблюдается иная ситуация. Морозостойкость у амфибий обеспечивается множеством физиологических, биохимических и генетических процессов, часть из которых происходит еще во время осенней подготовки к зимовке. Один из основных – выведение значительной доли воды из клеток, тканей и органов во внеклеточное пространство, полость тела и во внешнюю среду, поскольку внутриклеточное образование льда фатально для клеточной организации и ведет к гибели животных (Берман и др., 1984, 2016; Lee et al., 1990; Storey, Storey, 2017; Berman et al., 2020). Перед замерзанием, благодаря выведению воды из клеток и тканей, содержание воды в организме остромордой лягушки существенно сокращается и даже после возвращения к положительным температурам и оттаивания, например, в мышцах не достигает осенних значений (Bulakhova, Shishikina,

2022). Оценок сокращения доли воды в тканях у остромордой лягушки на настоящий момент пока нет, однако известно, что обезвоживание у морозоустойчивых земноводных в ходе подготовки к зимовке и в процессе замерзания может быть очень велико. Например, у сибирского углозуба *(Salamandrella keyserlingii)* уменьшение массы тела в это время достигает более чем четверти и значительная часть потерь происходит за счет выведения воды из тканей (Берман и др., 2016); у североамериканской лесной лягушки *(Rana sylvatica)* после замерзания содержание воды в печени сокращается на 58 %, а в мышцах – на 22–36 % (Lee et al., 1990). Вероятно, сопоставимое уменьшение доли воды в тканях при замерзании характерно и для остромордой лягушки.

Сезон размножения у травяной и остромордой лягушек в исследованных популяциях начинается одновременно – в третьей декаде апреля. Во время сбора материала в обеих популяциях размножение только началось – в водоемах встречались отдельные кладки икры, у всех отловленных самок икра овулировала, но еще не была отложена, т. е. время пребывания лягушек обоих видов в нерестовых водоемах было примерно одинаково. Сравнение наших данных с полученными ранее свидетельствует о том, что при смене зимовочного водоема на нерестовый у самок травяной лягушкой относительная масса лимфы не изменяется, а у самцов – кратно возрастает (Булахова, Шишикина, 2024), а содержание воды в тканях особей обоих полов увеличивается по сравнению с осенними значениями, но не различается ни между тканями, ни по половому признаку.

У остромордой лягушки переход из наземных зимовочных убежищ в нерестовые водоемы также сопровождается увеличением количества подкожной лимфы и доли воды в тканях. При этом в отличие от травяной лягушки содержание воды в печени было ниже, чем в мышцах, и у самок, и у самцов.

При сравнении содержания воды в тканях у особей разных видов какой-либо закономерности не обнаружено: в печени содержание воды было значимо выше у самок и самцов травяных лягушек, а в мышцах – у самок остромордых, в то время как у самцов межвидовых различий не выявлено. Вероятно, для поиска закономерностей изменчивости соотношения содержания в тканях воды и сухого вещества перспективно также проводить анализ запаса резервных веществ (гликогена и липидов), сохранившихся после зимовки. Из-за значительной разницы массы тела травяных и остромордых лягушек (а значит, и площади его поверхности) прямое сравнение массы лимфатической жидкости в подкожных лимфатических мешках затруднительно. Однако сопоставление ее у животных близкого размера (длины и массы), несмотря на незначительное число пригодных для подобного анализа особей, свидетельствует о большей доле лимфатической жидкости у травяной лягушки. Так, у самцов *R. arvalis* с длиной тела 53 и 53.7 мм относительная масса лимфы во внешних синусах составляла 4.2 и 3.6 %, в то время как у *R. temporaria* с длиной тела 54.4 и 54.8 мм – 10.4 и 17.8 %; у самки *R. arvalis* с длиной тела 50.6 мм – 0.6 %, а у самки *R. temporaria* (51.2 мм) – 3.3 %.

Таким образом, хотя общие принципы водного обмена у разных групп земноводных сходны, существуют некоторые физиологические особенности поглощения и выведения воды у конкретных видов. У влаголюбивого и зимующего в водоемах вида – травяной лягушки содержание воды в тканях весной было высоко (в среднем 79–80 %) и не различалось у самок и самцов. У населяющей более сухие местообитания и зимующей на суше в замерзшем состоянии остромордой лягушки в скелетных мышцах содержание воды у самок и самцов было сопоставимо с таковым травяной лягушки (80–81 %), но в печени – значимо меньше (74–75 %). Выявленная закономерность сохранялась и при оценке относительной массы подкожной лимфатической жидкости: она была кратно больше у травяной лягушки (3–11 %), чем у остромордой (1–5 %).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Нине Антоновне Булаховой за чуткое руководство в процессе исследования и ценный опыт.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Проведенное исследование – часть научной темы лаборатории биоценологии по выявлению популяционных особенностей и адаптивных стратегий широко распространенных видов амфибий вблизи границ их ареалов. Экспериментальные протоколы были одобрены Комиссией по биоэтике ФГБУН ИБПС ДВО РАН (заключение № 001/021).

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. Амфибии и рептилии // Фауна европейского северо-востока России. Санкт-Петербург: Наука, 1996. Т. 4. 130 с.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Москва: Просвещение, 1977. 415 с.

Берман Д. И., Лейрих А. Н., Михайлова Е. И. О зимовке сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на

верхней Колыме // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1984. Т. 20. № 3. С. 323–327.

Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Булахова Н. А. Экстремальные отрицательные температуры и потери массы сибирским углозубом (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae) // Доклады Академии наук. 2016. Т. 468. № 5. С. 589–589. DOI: 10.7868/S0869565216170278.

Булахова Н. А., Шишикина К. И. Изменчивость количества лимфы в подкожных синусах у травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 4. (В печати.)

Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2007. 150 с.

Кутенков А. П. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. 2017. № 1 (22). С. 4–51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065.

Литвинов Н. А., Четанов Н. А., Ганщук С. В. Амфибии и рептилии Камского Предуралья. Пермь: АстерДиджитал, 2023. 242 с.

Юшков Р. А., Воронов Г. А. Амфибии и рептилии Пермской области : Предварительный кадастр. Пермь: Издательство Пермского университета, 1994. 158 с.

Berman D. I., Bulakhova N. A., Meshcheryakova E. N., Shekhovtsov S. V. Overwintering and cold tolerance in the moor frog (*Rana arvalis*) across its range // Canadian Journal of Zoology. 2020. Vol. 98. No. 11. P. 705–714. DOI: 10.1139/cjz-2019-0179.

Bulakhova N., Shishikina K. Pre-hibernation energy reserves and their consumption during freezing in the moor frog *Rana arvalis* in Siberia // The European Zoological Journal. 2022. Vol. 89. No. 1. P. 556–567. DOI: 10.1080/24750263.2022.2060357.

Duellman W. E., Trueb L. Biology of amphibians. New York : McGraw-Hill, 1986. 696 p.

Hillman S. S., Withers P. C., Drewes R. C., Hillyard S. D. Ecological and environmental physiology of amphibians. New York : Oxford University Press, 2009. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198570325.001.0001.

Lee R. E., Layne J. R., Costanzo J. P., Davidson E. C. Systemic and organismal responses to freezing in vertebrates // Cryobiology. 1990. Vol. 27. P. 643–644.

Pinder A. W. Estivation and hibernation // Environmental physiology of the amphibians / Eds. M. E. Feder, W. W. Burggren. Chicago: The University of Chicago Press, 1992. P. 250–274.

Storey K. B., Storey J. M. Molecular physiology of freeze tolerance in vertebrates // Physiological Reviews. 2017. Vol. 97. No. 2. P. 623–665.

Tattersall G. J., Ultsch G. R. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs // Biological Reviews. 2008. Vol. 83. No. 2. P. 119–140. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2008.00035.x.

Thorson T. B. The relationship of water economy to terrestrialism in amphibians // Ecology. 1955. Vol. 36. No. 1. P. 100–116.

Wells K. D. The Ecology and behavior of amphibians. Chicago: The University of Chicago Press, 2008. 1400 p.

Поступила в редакцию 17.07.2024.
Поступила после доработки 28.08.2024.

WATER CONTENT IN TISSUES OF TWO BROWN FROG SPECIES AFTER THE AQUATIC AND THE TERRESTRIAL WINTERING

A. S. Semukhina[1], K. I. Shishikina[2]

[1] Perm State National Research University, Perm
[2] Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan

Amphibians have high water content in the body (77–83 %) and are resistant to its strong fluctuations in both diurnal and seasonal aspects. They have evolved numerous physiological mechanisms and behavioral responses to cope with the loss or excess of water in tissues. The authors assess the water content in the liver and skeletal muscles as well as the relative mass of liquid in external lymphatic sinuses of two brown frog species, *Rana temporaria* and *R. arvalis*, living sympatrically but differing in their attitude to water: the degree of attachment to water bodies and humid places, the stereotype of wintering, and the character of daily activity. It was shown that in the water-loving and water-wintering common frog, the water content in tissues is high in spring (79–80 % on average) and does not differ between females and males. In the moor frog, populating drier habitats and wintering on land in the frozen state, water content in skeletal muscles of females and males was comparable to that of the common frog (80–81 %), but in the liver it was significantly lower (74–75 %). The revealed regularity was also preserved while assessing the relative mass of subcutaneous lymphatic fluid: it was several times greater in the water-loving common frog (3–11 %) than in the moor frog (1–5 %). Thus, although the general principles of water metabolism in amphibians are similar, there are some physiological features of water uptake and extraction in specific species.

***Keywords*: Ranidae, water content, wintering.**

REFERENCES

Anufriev, V. M., Bobretsov, A. V., 1996. Amphibians and Reptiles, *Fauna of the Russia's European North-East*. St. Petersburg, Nauka, 4 [In Russian].

Bannikov, A. G., Darevsky, I. S., Ishchenko, V. G., Rustamov, A. K., Shcherbak, N. N., 1977. Identification Guide for Amphibians and Reptiles of the USSR Fauna. Moscow, Prosveshchenie [In Russian].

Berman, D. I., Bulakhova, N. A., Meshcheryakova, E. N., Shekhovtsov, S. V., 2020. Overwintering and Cold Tolerance in the Moor Frog (*Rana arvalis*) across Its Range, *Canadian Journal of Zoology*. 98 (11), 705–714. DOI: 10.1139/cjz-2019-0179.

Berman, D. I., Leirich, A. N., Mikhaylova, E. I., 1984. On Wintering of the Siberian Salamander *Hynobius keyserlingii* in the Upper Kolyma, *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 20 (3), 323–327 [In Russian].

Berman, D. I., Meshcheryakova, E. N., Bulakhova, N. A., 2016. Extreme Negative Temperatures and Mass Loss in the Siberian Salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae), *Doklady Akademiyi Nauk*. 468 (5), 589–589. DOI: 10.7868/S0869565216170278 [In Russian].

Bulakhova N., Shishikina K., 2022. Pre-Hibernation Energy Reserves and Their Consumption during Freezing in the Moor Frog *Rana arvalis* in Siberia, *The European Zoological Journal*. 89 (1), 556–567. DOI: 10.1080/24750263.2022.2060357.

Bulakhova, N. A., Shishikina, K. I., 2024. Variability of the Lymph Quantity in the Subcutaneous Sinuses of the Common Frog (*Rana temporaria*), *Zoologichesky Zhurnal*. 103 (4). (In Press) [In Russian].

Duellman, W. E., Trueb, L., 1986. Biology of Amphibians. New York, McGraw-Hill.

Hillman, S. S., Withers, P. C., Drewes, R. C., Hillyard, S. D., 2009. Ecological and Environmental Physiology of Amphibians. New York, Oxford University Press. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198570325.001.0001.

Kutenkov, A., 2017. Spatial-Ecological Divergence of the Common Frog (*Rana temporaria* L.) and the Moor Frog (*Rana arvalis* Nilss.) within Their Geographic Ranges, *Principles of Ecology*. 6. (1), 4–51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065 [In Russian].

Lee, R. E., Layne, J. R., Costanzo, J. P., Davidson, E. C., 1990. Systemic and Organismal Responses to Freezing in Vertebrates, *Cryobiology*. 27, 643–644.

Litvinov, N. A., Chetanov, N. A., Ganshchuk, S. V., 2023. Amphibians and Reptiles of the Kama Urals. Perm, Aster Digital [In Russian].

Pinder, A. W., 1992. Estivation and Hibernation, *Environmental Physiology of the Amphibians*. Eds. M. E. Feder, W. W. Burggren. Chicago, University of Chicago Press, 250–274.

Storey, K. B., Storey, J. M., 2017. Molecular Physiology of Freeze Tolerance in Vertebrates, *Physiological Reviews*. 97 (2), 623–665.

Tattersall, G. J., Ultsch, G. R., 2008. Physiological Ecology of Aquatic Overwintering in Ranid Frogs, *Biological Reviews*. 83 (2), 119–140. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2008.00035.x.

Thorson, T. B., 1955. The Relationship of Water Economy to Terrestrialism in Amphibians, *Ecology*. 36 (1), 100–116.

Vershinin, V. L., 2007. Amphibians and Reptiles of the Urals. Yekaterinburg, Ural Branch of RAS [In Russian].

Wells, K. D., 2008. The Ecology and Behavior of Amphibians. Chicago, University of Chicago Press.

Yushkov, R. A., Voronov, G. A., 1994. Amphibians and Reptiles of the Perm Oblast : A Preliminary Cadastre. Perm, Perm University Press [In Russian].