ОНТОГЕНЕЗ, 2023, том 54, № 4, с. 258–265

ОРИГИНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 597.94-13

ТЕМПЕРАТУРНАЯ КОМПЕНСАЦИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА У ГОЛОВАСТИКОВ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ ИЗ РАЗНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА (*Pelophylax ridibundus* Pallas 1771, ANURA: AMPHIBIA)

© 2023 г. С. Ю. Клейменов[a], *, С. М. Ляпков[b], Н. Д. Озернюк[a]

[a] *Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия*

[b] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Ленинские Горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия*

**e-mail: s.yu.kleymenov@gmail.com*

Поступила в редакцию 18.01.2023 г.
После доработки 29.06.2023 г.
Принята к публикации 04.07.2023 г.

Изучение особенностей энергетического метаболизма головастиков в популяциях озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* из нескольких водоемов полуострова Камчатка с разным температурным режимом выявило наличие температурной компенсации этого показателя. Показана линейная зависимость интенсивности их метаболизма от среднегодовой температуры места обитания популяции. Установлено, что наследуемые различия интенсивности потребления кислорода сформировались за 30–20 лет с момента первой интродукции вида в водоемы Камчатки. Высказано предположение о пределе адаптивных возможностей вида для стадии развития 39–40 головастиков озерной лягушки.

Ключевые слова: головастики, озерная лягушка, популяции Камчатки, интенсивность метаболизма, температурная компенсация

DOI: 10.31857/S0475145023040043, **EDN:** NSYMSV

ВВЕДЕНИЕ

Темп развития и энергетический метаболизм пойкилотермных животных снижаются при понижении температуры среды. Однако у животных из зон с холодным климатом снижение метаболизма наблюдается в меньшей степени, чем у представителей родственных видов, обитающих в более теплых климатических зонах. В этом заключается один из основных механизмов адаптации к пониженной температуре у пойкилотермных животных, который компенсирует снижение энергетического метаболизма при пониженной температуре и дает возможность сохранять обеспечение организма энергией на уровне, достаточном для нормального протекания процессов жизнедеятельности.

Предположение о наличии компенсаторного механизма стандартного энергетического метаболизма у пойкилотермных обитателей полярных и субполярных широт было высказано известным датским физиологом Августом Крогом еще в 1916 г. (Krogh, 1916). Закономерности температурной компенсации были установлены на основе экспериментальных данных об интенсивности потребления кислорода пойкилотермными животными, обитающими в разных широтах: от полярных до субтропических и тропических. Сравнение интенсивности метаболизма животных, адаптированных к разной температуре, производится путем ее экстраполяции к стандартной температуре 0 или 20°С с использованием так называемой стандартной кривой Крога (Krogh, 1914). На обширном экспериментальном материале было показано, что приведенная к стандартной температуре интенсивность энергетического метаболизма у обитателей северных широт выше, чем у близких видов, обитающих в более теплом климате (Schölander et al., 1953; Brett, 1972; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Озернюк, 1992, 2000, 2006; Озернюк и др., 1993; Зотин, Зотин, 1999). Эта закономерность справедлива также и для амфибий из разных широт (Владимирова, Зотин, 1994; Lyapkov, Kleymenov, 2021). Температурная компенсация интенсивности потребления кислорода была показана также и в экспериментах по акклимации пойкилотерм-

ных животных к разным температурам (Campbell, Davis, 1978; Зотин, Зотин, 1999).

Температурные компенсации энергетического метаболизма проявляются на разных уровнях организации животных: организменном, тканевом, клеточном и молекулярном. Однако основным фактором регуляции в данном случае являются активность митохондрий и ферментов энергетического метаболизма. Прежде всего были выявлены различия в концентрации митохондрий у рыб, обитающих в разных широтах. Площадь митохондрий на электронно-микроскопических срезах красных и белых скелетных мышц у антарктических рыб была выше, чем у рыб из умеренных широт (Dunn, 1988).

Особенности температурной компенсации энергетического метаболизма у пойкилотермных исследованы в основном на взрослых животных. Данных по энергетическому метаболизму предметаморфозных стадий развития амфибий сравнительно мало и они противоречивы. Температурная компенсация была выявлена у головастиков *Limnodynastes peronii* (Niehaus et al., 2011; Seebacher et al., 2014), но не обнаружена у головастиков *Lithobates sphenocephalus, Lithobates catesbeianus, Scaphiopus holbrookii* и *Hyla chrysoscelis* (Rowe, Crandall, 2018). Температурной компенсации не наблюдалось после инкубации при различной температуре у головастиков *Pseudacris hypochondriaca* (Mueller et al., 2019). Известно также, что головастики шпорцевой лягушки – потомки особей из горной популяции имеют более высокую интенсивность метаболизма, чем потомки особей из равнинной популяции, при выращивании в одинаковых условиях (Wagener et al., 2021). Головастики остромордой лягушки из различных популяций демонстрируют первоначальное увеличение и последующее снижение интенсивности метаболизма по мере сокращения длительности сезона активности (Lindgren, Laurila, 2009). Однако при изучении акклимации важное значение имеет ее продолжительность от начала до момента измерения, поскольку ответ энергетического метаболизма часто развивается с перерегулированием (овершут), величина которого зависит от разности между начальной и конечной температурой в эксперименте.

Целью нашей работы был анализ данного явления у амфибий на относительно ранних стадиях предметаморфозного развития, а также выяснение темпов наследственного закрепления этого компенсаторного механизма. Местом обитания взрослых амфибий и головастиков были расположенные на полуострове Камчатка водоемы с разным гидротермальным режимом. Отдельный интерес представляет то, что современные популяции озерной лягушки Камчатки основаны переселенными на полуостров взрослыми особями и, возможно, головастиками около 30 лет назад из популяций европейской части ареала вида с точно не установленной локализацией (Ляпков и др., 2017).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили на головастиках озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*), выращенных из икры, которая была собрана в водоемах полуострова Камчатка, отличающихся температурным режимом. Эти водоемы находятся в местах обитания четырех популяций озерной лягушки, пространственно изолированных друг от друга. Икру собирали в водоемах Мутновской геотермальной электростанции (ГеоТЭС) (N 52.533273, E 158.197235), в водоемах у поселков Анавгай (N 56.052404, E 158.977499) и Термальный (N 52.929515, E 158.222408), а также в прудах и канале системы сброса воды ТЭЦ-2 города Петропавловск-Камчатский (N 53.022531, E 158.736552 и N 53.012398, E 158.745997). Популяции обитающей в этих местах озерной лягушки по многолетним наблюдениям численности, возрастного состава и соотношения полов характеризуются как устойчивые (Ляпков, 2016).

Температуру водоемов, в которых производили сбор икры, измеряли 2–3 раза в месяц в период активности и 1–2 раза в месяц в зимнее время на глубине 10–15 см. В работе использованы результаты измерений за 2 года.

Собранную в водоеме икру хранили в холодильнике до 10 сут при температуре 5°C, после чего доставили в лабораторию самолетом за 20 ч при температуре 18–20°C. По прибытию в лабораторию основная масса зародышей находилась на стадии поздней гаструлы. Отход зародышей за время инкубации составил от 11 до 17%.

Инкубация икры, а также выращивание головастиков проводили в лабораторных условиях при одинаковой для всех выборок температуре 18°C в течение 20 сут.

Измерение интенсивности потребления кислорода проводилось на головастиках стадий 39–40 (начало активного питания). Стадии развития озерной лягушки и травяной лягушки (Rana temporaria) близки. Поскольку для травяной лягушки ранее были определены стадии эмбрионального и постэмбрионального развития (Дабагян, Слепцова, 1975), мы использовали эти данные в нашей работе для определения стадии развития озерной лягушки.

Концентрацию кислорода измеряли оксиметром Orion Star A323 RDO/DO meter (Thermo Fisher Scientific Inc.). Измерение скорости потребления

Таблица 1. Характеристика условий обитания популяций озерной лягушки в некоторых водоемах полуострова Камчатка

Популяция		Средняя температура воды, °С		Продолжительность, мес.		Заселение водоема
		сезона активности	годовая	зимовки	сезона активности	год
1	Мутновская ГеоТЭС	15	7.5	9	3	2010
2	пос. Анавгай	16	10.5	6	6	2013
3	пос. Термальный	20	16.3	3	9	1995
4а	ТЭЦ-2(а)	23	20.8	2	10	1989
4б	ТЭЦ-2(б)	23	20.8	2	10	1989

кислорода производили по его убыли в изолированных сосудах за одинаковый период времени. Головастиков размещали в зависимости от размера по 1–4 особи в герметичном сосуде объемом 10 мл, заполненном водой из аквариума, где содержалась данная группа животных. В момент заполнения из каждого сосуда отбирали пробу воды объемом 1 мл для определения начальной концентрации кислорода. По истечении 20 мин из сосуда отбирали вторую пробу для измерения концентрации кислорода и взвешивали головастиков на электронных весах Ohaus. Для расчета интенсивности метаболизма использовали оксикалорический коэффициент 5.59 Дж/мл O_2. Полученные результаты были обработаны стандартными статистическими методами, достоверность различий массы тела и интенсивности дыхания между выборками определяли по непарному Т-критерию Стьюдента с использованием программы Matlab (MathWorks Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Условия обитания амфибий в разных водоемах полуострова Камчатка заметно отличаются как по температурным показателям, так и по гидрологическому режиму, которые оказывают значительное влияние на индивидуальное развитие и энергетический метаболизм амфибий. Температурный режим и связанные с ним характеристики термальных водоемов, в которых производили сбор икры, включая среднюю годовую температуру, продолжительность зимовки и сезона активности животных приведены в табл. 1.

Поскольку водоемы ТЭЦ-2(а) и ТЭЦ-2(б) находятся в единой водной системе стоков ТЭЦ-2, головастики, полученные из собранной в этих водоемах икры, представляют собой две выборки из единой популяции. Температура и другие характеристики этих двух мест сбора икры также идентичны. Однако интенсивности потребления кислорода головастиками из этих двух водоемов несколько отличаются (табл. 2). Возможно, это вызвано иными факторами среды, влияющими на интенсивность энергетического метаболизма, но не вошедшими в настоящее исследование. Наиболее высокая среднегодовая температура обитания в водоемах ТЭЦ-2(а) и ТЭЦ-2(б) почти в 2.8 раза превышает этот показатель для водоема Мутновской ГеоТЭС. Продолжительность зимовки амфибий в водоемах ТЭЦ-2(а) и ТЭЦ-2(б) равна 2 мес., тогда как в водоеме Мутновской ГеоТЭС она составляет 9 мес. (табл. 1).

Наиболее высокая интенсивность потребления кислорода выявлена у головастиков из популяции водоема Мутновской ГеоТЭС с самыми неблагоприятными условиями обитания: низкой средней годовой температурой и коротким сезоном активности (табл. 2, рис. 1). Более низкие показатели интенсивности потребления кислорода получены для головастиков из водоемов поселка Анавгай и еще ниже из водоема поселка Термальный. Наиболее низкие величины интенсивности энергетического метаболизма были получены для головастиков из водоемов ТЭЦ-2(а) и ТЭЦ-2(б). Температура этих водоемов выше по сравнению с водоемом поселка Термальный (табл. 1, рис. 1). Различия интенсивности энергетического метаболизма у головастиков из разных водоемов ста-

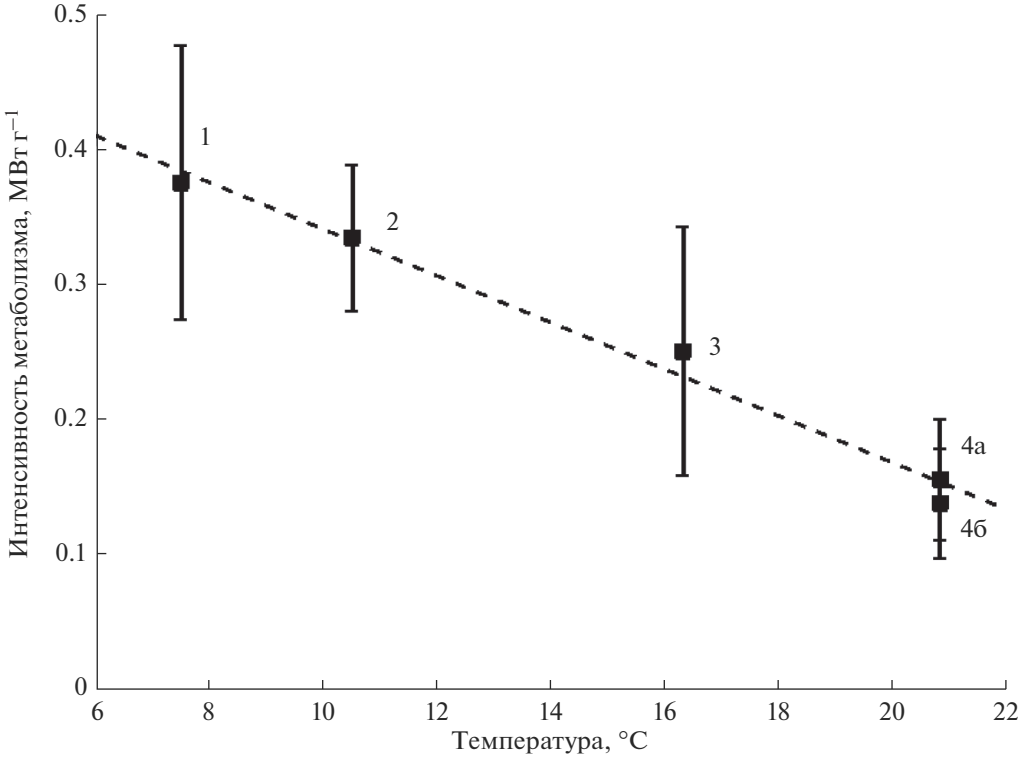

Рис. 1. Интенсивность метаболизма (средние значения и стандартное отклонение) головастиков озерной лягушки 39–40 стадии развития в зависимости от среднегодовой температуры водоема: 1 – Мутновская ГеоТЭС; 2 – пос. Анавгай; 3 – пос. Термальный; 4а, 4б – ТЭЦ-2.

тистически достоверны, за исключением водоемов ТЭЦ-2(а) и ТЭЦ-2(б).

На основании полученных данных установлено, что интенсивность метаболизма q головастиков из разных популяций связана линейной зависимостью со среднегодовой температурой Тсг водоемов их обитания:

$$q = aT_{\text{сг}} + b \quad (1)$$

с коэффициентами $a = -0.017$ и $b = 0.51$ и высокой корреляцией ($R^2 = 98\%$). Существенно, что ран-

Таблица 2. Интенсивность потребления кислорода и метаболизма у головастиков из разных водоемов полуострова Камчатка

Популяция		Масса тела, мг		Метаболизм, МВт г$^{-1}$		Потребление O_2, мкл г$^{-1}$ мин$^{-1}$		Количество особей
		средн.	ст. откл.	средн.	ст. откл.	средн.	ст. откл.	
1	Мутновская ГеоТЭС	19.76	5.14	0.376	0.102	4.0	1.1	36
2	пос. Анавгай	33.81	6.33	0.335	0.054	3.6	0.6	24
3	пос. Термальный	17.41	5.43	0.251	0.092	2.7	1.0	35
4а	ТЭЦ-2(а)	19.55	7.25	0.138	0.041	1.5	0.4	31
4б	ТЭЦ-2(б)	17.62	3.58	0.156	0.045	1.7	0.5	35

Примечание: Различие по средним значениям метаболизма и потребления кислорода между всеми популяциями значимые ($p < 0.05$), кроме различий между популяциями 4а и 4б ($p = 0.28$).

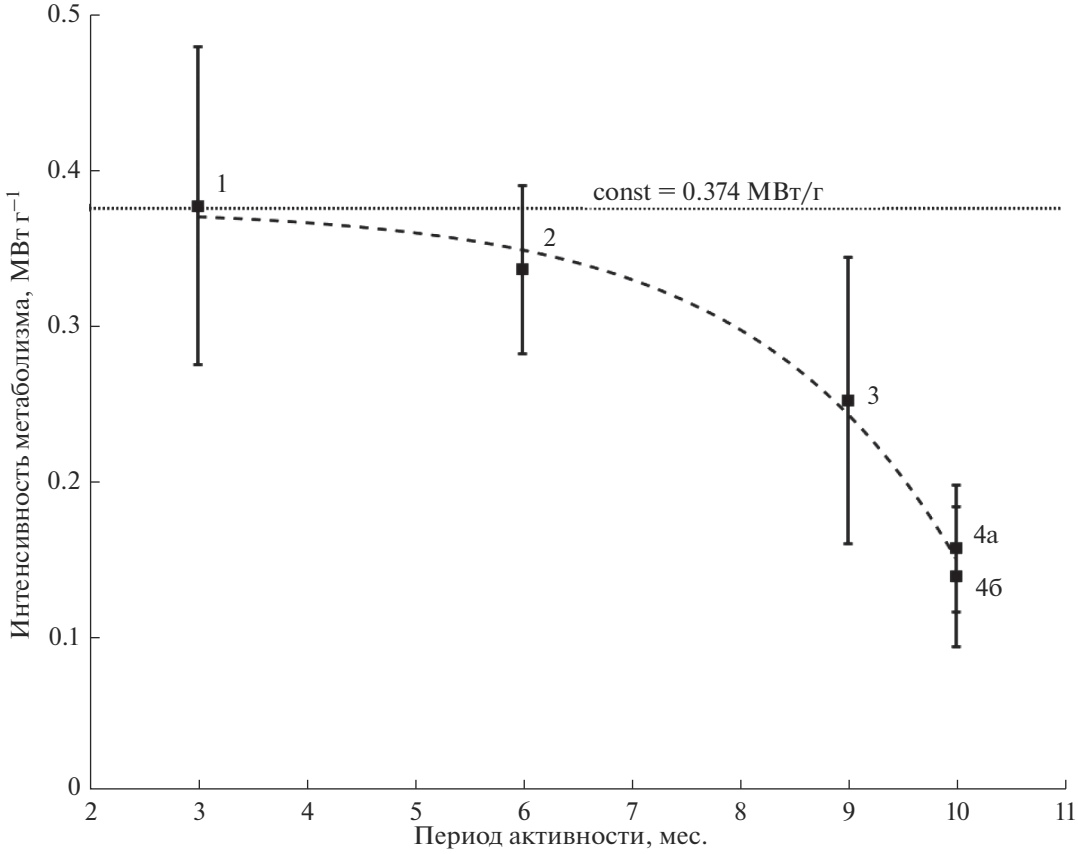

Рис. 2. Интенсивность метаболизма (средние значения и стандартное отклонение) головастиков озерной лягушки 39–40 стадии развития в зависимости от продолжительности периода активности в водоеме обитания: 1 – Мутновская ГеоТЭС; 2 – пос. Анавгай; 3 – пос. Термальный; 4а, 4б – ТЭЦ-2.

ние этапы индивидуального развития головастиков, используемых в наших экспериментах, протекали при одинаковой температуре от начала инкубации до момента измерения интенсивности потребления кислорода. Однако различия в величине компенсаторной реакции энергетического метаболизма сохранились в выборках головастиков из популяций, адаптированных к разным температурам. Этот факт свидетельствует о сохранении особенностей метаболизма лягушек из разных популяций в последующих поколениях, несмотря на идентичные условия выращивания головастиков.

Результатом различий температурных режимов водоемов является также разная продолжительность периода активности лягушек. Сопоставление метаболизма головастиков q и продолжительности периода активности лягушек t в разных популяциях показало нелинейный характер их взаимосвязи, которая была описана эмпирическим экспоненциальным уравнением вида:

$$q = A - b\exp(ct + d) \quad (2)$$

с высокой корреляцией ($R^2 = 96\%$). Поскольку указанная зависимость эмпирическая, интерес представляет только коэффициент A, который показывает величину асимптоты уравнения и равен 0.374 МВт/г ($b = 13 \times 10^{-5}$; $c = 0.53$; $d = -0.15$). Наличие асимптоты для зависимости уровня метаболизма головастиков от продолжительности периода активности лягушек и практически совпадение с ней величины метаболизма головастиков из водоема Мутновской ГеоТЭС может указывать на то, что популяция в этом водоеме достигла предела диапазона физиологической нормы вида по темпу индивидуального развития и интенсивности метаболизма головастиков (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Водоемы полуострова Камчатка представляют широкий спектр температурных режимов за счет подпитки термальными водами разной интенсивности и температуры. Интродуцированные около 30 лет назад амфибии частично расселились самостоятельно, частично были искусственно

перенесены в различные водоемы полуострова. К сожалению, интродукция произошла спонтанно, из-за чего отсутствуют точные данные о популяции-доноре. Тем не менее, популяции озерной лягушки полуострова представляют интересную модель для изучения адаптивных возможностей вида и скорости формирования устойчивых адаптаций к условиям среды обитания.

Наши исследования показали, что за прошедшие 30 лет сформировались адаптированные к разным температурным режимам популяции лягушек, различающиеся по интенсивности метаболизма головастиков на 39–40 стадии развития. Эти различия соответствуют концепции температурной компенсации метаболизма, ранее неоднократно подтвержденной экспериментами на взрослых особях разных таксонов (Schölander et al., 1953; Carliste, Cloudsley-Thompson, 1968; Brett, 1971, 1972; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Dunn, 1988; Озернюк, 1992). Следует ожидать, что отмеченная нами закономерность будет наблюдаться и у взрослых особей озерной лягушки. Аналогичный факт установлен для взрослых азиатских жаб (Bufo gargarizans), у которых отмечено повышение интенсивности потребления кислорода по мере уменьшения длительности сезона активности в местах обитания их популяций (Tan et al., 2021).

Представляет интерес относительно короткий срок – от 30 до 5 лет (табл. 1) формирования устойчивых различий метаболизма озерной лягушки в популяциях, оказавшихся в различных температурных условиях. Филогенетическая устойчивость межпопуляционных различий стандартного энергетического метаболизма на стадии 39–40 развития головастиков подтверждается тем, что они наблюдались при выращивании головастиков при единой для всех выборок температуре 18°С.

Связь интенсивности метаболизма головастиков с продолжительностью периода активности лягушек, описанная выше единым экспоненциальным уравнением с асимптотой, позволяет заключить, что наблюдаемые изменения метаболизма не выходят за адаптивный диапазон вида. Существование предела в уравнении (2) говорит о том, что дальнейшее ускорение онтогенеза до полного завершения метаморфоза за счет повышения интенсивности метаболизма, скорее всего, невозможно. В аналогичной ситуации в слабо подогреваемых водоемах Свердловской области развитие головастиков идет до завершения метаморфоза, однако выход на сушу происходит сравнительно поздно, и часть головастиков, попадающих под осеннее похолодание, зимуют в водоеме и завершают метаморфоз только весной следующего года (Ляпков, Фоминых, 2017).

Описанная в настоящей работе температурная компенсация метаболизма головастиков озерной лягушки может быть обеспечена изменением активности основных метаболических ферментных систем, как это было отмечено в ряде исследований (Sidell, 1977; Dunn, 1988; Демин и др., 1990; Озернюк, 1992; Озернюк и др., 1993: Ozernyuk et al., 1994), либо изменениями чувствительности к соотношению АДФ/АТФ в клетке посредством комбинации изоформ АМФ-активируемой протеинкиназной (AMPK) системы (Jeon, 2016). Следствием этого может быть увеличение относительной доли митохондрий в объеме клетки (Озернюк, 2000). Однако открытым остается вопрос о механизме закрепления этих свойств в потомстве, что может стать предметом дальнейших исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевые исследования, сбор материала и квалифицированная доставка в лабораторию выполнены в рамках госзадания (Ч. 2 № ЦИТИС АААА-А16-116021660031-5). Лабораторные исследования, инкубация икры, выращивание головастиков, измерение интенсивности метаболизма проводились в рамках Государственного задания ИБР РАН 0088-2021-0009.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Авторы внесли одинаковый вклад в данное исследование и подготовку статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимирова И.Г., Зотин А.И. Стандартный обмен в классе амфибий // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 1. С. 81–92.

Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria*. Объекты биологии развития. М.: Наука. 1975. С. 442–563.

Демин В.И., Андросова И.М., Озернюк Н.Д. Возрастные изменения цитохромной системы и особенности ее строения у рыб // Докл. АН СССР. 1990. Т. 315. С. 1492–1497.

Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. 1999. М.: Наука. 320 с.

Ляпков С.М. Места находок и состояние популяций озерной лягушки на Камчатке // Вестник Тамбовского университета. Серия: естественные и технические науки, 2016. Т. 21. № 5. С. 1821–1824.

Ляпков С.М., Ермаков О.В., Титов С.В. Распространение и происхождение двух форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* complex (Anura, Ranidae) на Камчатке по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 11. С. 1384–1391.

Ляпков С.М., Фоминых А.С. Внутрипопуляционная изменчивость длительности водной фазы жизненного цикла озерной лягушки Pelophylax ridibundus (Anura, Amphibia) и размеров головастиков и метаморфов // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Материалы I Всероссийской конференции и школы для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского, Т-во научных изданий КМК, г. Москва, 2017. С. 192–199.

Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. 1992. М.: Наука. 272 с.

Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. 2000. М.: Изд-во Московского Университета. 205 с.

Озернюк Н.Д. Экологическая энергетика животных. 2006. М.: Т-во научных изданий КМК. 168 с.

Озернюк Н.Д., Булгакова Ю.В., Демин В.И., Андросова И.М., Стельмащук Е.В. Механизмы эволюционных и онтогенетических адаптаций метаболизма у пойкилотермных // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 5. С. 703–713.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. 1977. Изд-во “Мир”. 398 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. 1988. Изд-во “Мир”. 567 с.

Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature: A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer.Zool. 1071. V. 1. P. 99–113.

Brett J.R. The molecular demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates // Respirat. Physiol. 1972. V. 14. P. 151–170.

Campbell R.S., Davies P.S. Temperature acclimation in the teleostei, *Blennius pholis:* changes in enzyme activity and cell structure // Comp. Biochem. Physiol. 1978. V. 61B. P. 165–167.

Carliste D.B., Claudsley-Thompson J.L. Respiratory function and thermal acclimation in tropical invertebrates // Nature. 1968. V. 218. P. 684–687.

Dunn J.F. Low-temperature adaptation of oxidative energy production in cold-water fishes // Canad. J. Zool. 1988. V. 66. P. 1098–1104.

Jeon SM. Regulation and function of AMPK in physiology and diseases // Exp. Mol. Med. 2016. V. 48(7): e245. PMID: ; PMCID: PMC4973318. https://doi.org/10.1038/emm.2016.8127416781

Krogh A. The quantitative relations between temperature and standard metabolism in animals. Intern. J. Phys. Chem. Biol. 1914. V. 1. P. 491–508.

Krogh A. The respiratory exchange of animal and man. London: Longmani, Green. 2016. 173 p.

Lindgren B., Laurila A. Physiological variation along a geographical gradient: is growth rate correlated with routine metabolic rate in *Rana temporaria* tadpoles? // Biological J. Linnean Society. 2009. V. 98. P. 217–224.

Lyapkov S.M., Kleymenov S.Yu. Interpopulational differences in the developmental rate and oxygen consumption in tadpoles of moor frog (*Rana arvalis* Nillson, 1842. Anura: Amphibia) // Russian J. Developmental Biology. 2021. V. 52. № 2. P. 151–154.

Mueller C.A., Bucsky J., Korito L., Manzanares S. Immediate and persistent effects of temperature on oxygen consumption and thermal tolerance in embryos and larvae of the Baja California chorus frog, *Pseudacris hypochondriaca* // Frontiers in Physiology. June 2019. V. 10. Article 754.

Niehaus A.C., Wilson R.S., Seebacher F., Franklin C.E. Striped marsh frog (Limnodynastes peronii) tadpoles do not acclimate metabolic performance to thermal variability // J. Experimental Biology. 2011. V. 214. P. 1965–1970.

Ozernyuk N.D., Klyachko O.S., Polosukhina E.S. Acclimation temperature affects the functional and structural properties of lactate dehydrogenase from fish (*Misgurnus fossilis*) skeletal muscles // Comp. Biochem. Physiol. 1994. V. 107B. P. 141–145.

Scholander P.F., Flagg W., Hoch R.J., Irving L. Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic // J. Cell. Comp. Physiol. Suppl. 1953. V. 1. P. 1–56.

Seebacher F., Grigaltchik V.S. Embryonic developmental temperatures modulate thermal acclimation of performance curves in tadpoles of the frog *Limnodynastes peronii* // PLOS ONE. September 2014. V. 9. № 9. e106492.

Sidell B.D. Turnover of cytochrome *c* in skeletal muscle of green sunfish (*Lepomis syanellus R.*) during thermal acclimation // J. Exp. Zool. 1977. V. 199. P. 233–250.

Tan S., Li P., Yao Z., Liu G., Yue B., Fu J., Chen J. Metabolic cold adaptation in the Asiatic toad: intraspecific comparison along an altitudinal gradient // J. Comp. Physiol. B. 2021. V. 191. № 4. P. 765–776.

Wagener C., Kruger N., Measey J. Progeny of Xenopus laevis from altitudinal extremes display adaptive physiological performance // J. Experimental Biology. 2021. V. 224. № 7. jeb233031.

Temperature Compensation of Energy Metabolism in Tadpoles of the Marsh Frog from Different Populations of the Kamchatka Peninsula (*Pelophylax ridibundus* Pallas 1771, Anura: Amphibia)

S. Yu. Kleymenov[1, *], S. M. Lyapkov[2], and N. D. Ozernyuk[1]

[1]*Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia*

[2]*Department of Evolutionary Biology, Faculty of Biology, Moscow State University, Leninskie Gory d. 1, str. 12, Moscow, 119234 Russia*

**e-mail: s.yu.kleymenov@gmail.com*

The study of the peculiarities of energy metabolism in populations of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* from several reservoirs of the Kamchatka peninsula with different temperature regimes revealed the temperature compensation of this parameter in tadpoles. The linear dependence of the tadpoles metabolic rate on the average annual temperature of habitat was shown. It was found that stable inherited differences in the intensity of tadpoles metabolism were formed in 30–20 years from the moment of the first introduction of the species into the reservoirs of Kamchatka. An assumption is made about the limit of adaptive diapason of the species for the development stage of 39–40 tadpoles of the marsh frog.

Keywords: tadpoles, Pelophylax ridibundus, Kamchatka populations, metabolism intensity, temperature compensation