



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://petrsu.ru>

Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 2 (60). Июнь, 2026

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugolek
В. Н. Якимов
А. В. Сони́на

Службы поддержки

Н. А. Марфицына
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



УДК 575.852:595.773.4:574.3

РОЛЬ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ФОРМИРОВАНИИ УСТОЙЧИВОСТИ К СТРЕСС-ФАКТОРАМ У 12 ВИДОВ *DROSOPHILA*

ЗЕМСКАЯ
Надежда Владимировна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, zemskaya@ib.komisc.ru

ШАПОШНИКОВ
Михаил Вячеславович

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, shaposhnikov@ib.komisc.ru

МОСКАЛЕВ
Алексей Александрович

доктор биологических наук, amoskalev@list.ru, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 119435, г. Москва, Абрикосовский переулок, 2, 1, amoskalev@list.ru

Ключевые слова:
продолжительность
жизни
стрессоустойчивость
дрозофилы
географическое
распространение
адаптация

Аннотация: Рассмотрена взаимосвязь между стрессоустойчивостью и экологической адаптацией у 12 видов дрозофил различного географического происхождения (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. biarmipes*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. simulans*, *D. virilis*, *D. willistoni*, *D. yakuba*). Оценивали устойчивость самцов и самок к следующим типам стресса: голодание, гипертермия (35 °C), окислительный стресс и острое гамма-излучение (864 Гр). Обнаружены значительные межвидовые различия по всем изученным параметрам. Выделено три кластера видов, различающихся по паттернам стрессоустойчивости. Вид *D. virilis* (умеренные и бореальные широты) продемонстрировал максимальную устойчивость к голоданию, теплу и окислительному стрессу, но оказался крайне чувствителен к радиации. Виды тропического и субтропического происхождения (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. willistoni*, *D. yakuba*) показали сбалансированную устойчивость к стресс-факторам и высокую радиоустойчивость. Виды *D. biarmipes*, *D. melanogaster*, *D. simulans* характеризовались пониженной толерантностью к голоданию и параквату, занимая промежуточное положение между двумя другими кластерами. Полученные данные свидетельствуют о том, что стратегии стрессоустойчивости у дрозофил не универсальны, а представляют собой специализированные адаптивные комплексы, сформированные под влиянием эколого-географических условий исторического ареала обитания вида.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 марта 2026 года

Подписана к печати: 26 июня 2026 года

Введение

Чтобы выжить в изменяющихся условиях окружающей среды, животные должны уметь реагировать на стрессовые воздей-

ствия. Стресс-фактор можно определить как любой фактор окружающей среды, который вызывает потенциально неблагоприятное изменение в организме или биологической

системе (Lincoln et al., 1998; Rose et al., 1992). Экологические стрессоры, которые потенциально влияют на структуру и функции экосистем, в основном делятся на абиотические (температура, холод, ксенобиотики) и биотические (патогены, хищники, инвазивные виды). Абиотическое стрессовое состояние является результатом физического или химического воздействия, которому может подвергаться организм со стороны окружающей среды, тогда как биотический стресс является результатом биологического воздействия, которому организм может подвергаться в течение своей жизни (Gutha et al., 2018; Przeslawski et al., 2015).

Изменчивость стресс-зависимых признаков у насекомых и других организмов широко изучается, поскольку она лежит в основе способности насекомых адаптироваться и противостоять последствиям изменяющихся климатических условий. Например, у дрозофилы высокая устойчивость к высыханию связана с адаптацией к засушливым местообитаниям, а высокая устойчивость к холоду – с адаптацией к высоким широтам (Hoffmann, Harshman, 1999). Особи многих видов часто переживают периоды голодания или воздействия неоптимального рациона, как следствие, положительный отбор на устойчивость к стрессу голодания ожидается в местностях, где пища, вероятно, менее обильна или не всегда доступна (Ballard et al., 2008).

В связи с этим цель данной работы состояла в изучении взаимосвязи между стрессоустойчивостью и экологической адаптацией у видов дрозофил, сформировавшихся в разных условиях обитания.

Материалы

Виды дрозофил

В экспериментах использовали особей 12 видов рода *Drosophila*: *D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. biarmipes*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. simulans*, *D. virilis*, *D. willistoni* и *D. yakuba*. Линии были предоставлены В. Гладышевым из Гарвардской медицинской школы (Бостон, США).

Условия содержания дрозофил

Свежевылетевших имаго собирали с помощью CO₂ анестезии, сортировали по полу и рассаживали по 30 особей в пробирки «*Drosophila vial*» («Genesee Scientific», США), после чего мух помещали в контролируемые условия в климатическую камеру «Binder»,

KBF720-ICH («Binder», Германия) с температурой 25 °С, 12-часовым циклом освещения и 60 % влажностью в пробирках объемом 30 мл с 5 мл агарно-дрожжевой питательной средой: агар – 7 г/л, сахар – 30 г/л, манная крупа – 30 г/л, дрожжи – 8 г/л (Ashburner et al., 2005). В данных условиях мухи содержались до момента постановки экспериментов по изучению стрессоустойчивости.

Методы

Анализ стрессоустойчивости

Для оценки стрессоустойчивости особей разных видов дрозофил к действию неблагоприятных факторов (голодание, гипертермия, прооксидант паракват, гамма-излучение) брали мух в возрасте 5 суток по 120–150 особей на каждый вариант эксперимента. Самок и самцов анализировали отдельно. Мух содержали в контролируемых условиях с 12-часовым циклом освещения и 60 % влажностью. Подсчет числа умерших мух проводили один (после облучения) или два (после других воздействий) раза в сутки. Эксперименты проводили в двух биологических повторностях при облучении и в пяти биологических повторностях при воздействии других стресс-факторов. В работе представлены объединенные данные.

Для определения устойчивости к голоданию дрозофил рассаживали в пробирки с 2 % агаровой средой и помещали в термостат, где поддерживались стандартные условия и температура 25 °С. Для оценки устойчивости к повышенной температуре мух содержали на стандартной питательной среде в термостате при 35 °С. Для оценки устойчивости к действию прооксиданта параквата дрозофил рассаживали в пробирки с фильтровальной бумагой, пропитанной 300 мкл раствора параквата («Methyl Viologen», Sigma, США) в концентрации 20 ммоль/л в 5 % сахарозе и содержали в термостате при 25 °С. Под воздействием стресс-факторов мухи содержались до конца жизни.

Интенсивность стрессовых условий выбирали на основе способности вызывать гибель мух в течение нескольких суток. При сильном воздействии мухи умирают слишком быстро, что снижает точность определения смертности. Температура 35 °С представляет собой физиологически значимый, но не летальный порог, при котором запускаются все основные механизмы термотолерантности, тогда как температура 37 °С для дрозофил находится близко к летальному порогу (Hoffmann et al., 2003). Содерж-

жание мух при этой температуре позволяет оценить их способность к выживанию в условиях непрерывного теплового стресса. Кроме того, наши предыдущие исследования показали, что при 35 °С мухи могут выживать в течение нескольких суток (Belyi et al., 2020; Sharoshnikov et al., 2015), что соответствует требованиям в данном исследовании. Паракват является стандартным индуктором хронического окислительного стресса у дрозофил, он химически стабилен в водных растворах в течение длительного времени, эффективно проникает через кутикулу и стенку кишечника дрозофил (Rzezniczak et al., 2011), избирательно накапливается в митохондриях, где запускает мощный и постоянный цикл производства активных форм кислорода (АФК) (Fidan, 2026). Кроме того, концентрация 20 ммоль/л создает условия хронического окислительного стресса, при котором дрозофилы выживают в течение достаточного времени для фиксации выживаемости (Doran et al., 2017).

При оценке радиорезистентности опытных мух подвергали острому воздействию гамма-излучения в дозе 864 Гр. Для облучения использовали установку «Исследователь» с источником ¹³⁷Cs. Мощность дозы составила 0.72 Гр/мин, длительность экспозиции – 20 ч. Особей контрольной группы содержали в таких же условиях, как и опытных, но не подвергали облучению. После окончания воздействия мух помещали в стандартные условия. Ежедневно проводили подсчет числа умерших мух. Два раза в неделю дрозофил переносили на свежую питательную среду без наркотизации.

Известно, что доза 1200 Гр для имаго *D. melanogaster* традиционно рассматривается как значение, близкое к ЛД₅₀ при остром облучении (Moskalev et al., 2015; Parashar et al., 2008). Однако целенаправленные данные о вариативности этого показателя во всей группе из 12 исследуемых нами видов в литературе практически отсутствуют. Поэтому мы использовали высокую дозу, близкую к ЛД₅₀, но не смертельную – 864 Гр, которую применяют для изучения радиочувствительности дрозофил (Moskalev et al., 2015). Данная доза облучения для большинства исследованных видов, гарантирует тяжелый, но не абсолютно летальный радиационный стресс, обеспечивает достаточный динамический диапазон смертности, что позволяет выявить градиент радиочувствительности изучаемых видов. Использование же дозы 1200 Гр могло создать риск практически пол-

ной гибели радиочувствительных видов на ранних сроках.

Статистическая обработка данных

По полученным данным строили кривые выживаемости и рассчитывали медианную выживаемость, возраст 90 % смертности. Для оценки статистической значимости различий по стрессоустойчивости применяли непараметрические методы, т.к. эти показатели не подчиняются нормальному закону распределения (Гаврилов, Гаврилова, 1991). Для оценки различий по медианной выживаемости применяли критерий Гехана – Бреслоу – Вилкоксона (Breslow, 1970). Критерий Краскела – Уоллиса с последующим попарным сравнением по критерию Манна – Уитни использовался для сравнения медианного времени устойчивости видов к действию стресс-факторов. Для выделения однородных групп объектов была проведена иерархическая кластеризация в программе RStudio. Расчет межобъектных различий осуществляли на основе евклидова расстояния, объединение объектов в кластеры проводили методом Уорда (Ward's method). Сравнение полученных кластеров по количественным признакам выполняли с помощью непараметрического критерия Краскела – Уоллиса. Статистически значимыми считали различия при уровне $p < 0.05$. Статистический анализ и графическое представление данных выполняли с помощью программ TIBCO Statistica 13.3 (TIBCO Software, США), Microsoft Excel («Microsoft», США).

Результаты

Анализ данных выживаемости с помощью непараметрического дисперсионного анализа Краскела – Уоллиса показал, что изученные нами виды дрозофил отличаются по устойчивости к разным стресс-факторам ($p < 0.0001$). Апостериорное попарное сравнение показало, что наиболее устойчивы к голоданию были особи видов *D. virilis* и *D. saltans*, а наиболее чувствительными к данному виду стресса оказались особи *D. erecta*, *D. biarmipes* и *D. kikkawai* (рис. 1). При окислительном стрессе наибольшей устойчивостью обладали особи *D. virilis* и *D. saltans*, а наименьшей – *D. melanogaster*, *D. yakuba* и *D. kikkawai* (рис. 2). Наибольшую устойчивость к гипертермии имели особи *D. virilis* и *D. melanogaster*, а наименьшую – *D. kikkawai*, *D. pseudoobscura* и *D. erecta* (рис. 3). Наиболее устойчивыми к трем из четырех изученных стресс-факторов (голоданию, гипертермии и окислительному стрессу) были

долгоживущие особи *D. virilis* и *D. saltans*, а наименее устойчивыми – *D. kikkawai*, характеризующиеся низкой продолжительностью жизни. В то же время долгоживущие особи

D. virilis оказались наиболее чувствительными к облучению, а самыми устойчивыми к данному виду воздействия были особи *D. saltans* и *D. simulans* (рис. 4).

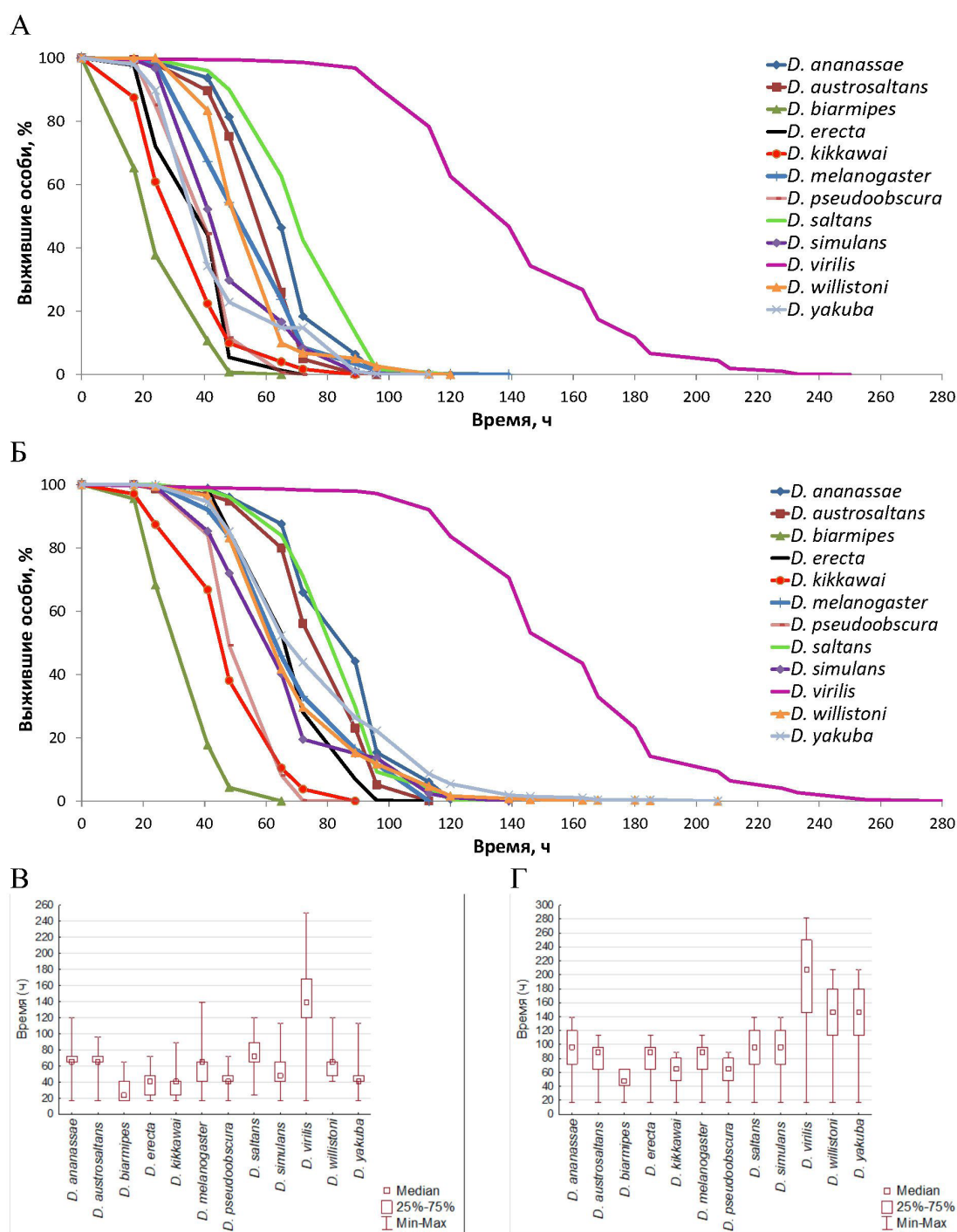


Рис. 1. Влияние голодания на выживаемость самцов (А, Б) и самок (Б, Г) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (Б, Г) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Сравнение диаграмм размаха проводили с использованием критерия Краскела – Уоллиса с последующими апостериорными попарными сравнениями по Манну – Уитни. Представлены объединенные данные пяти биологических повторностей

Fig. 1. Effect of starvation on the survival of males (А, Б) and females (Б, Г) of different *Drosophila* species. (А, Б) – survival curves (Kaplan – Meier); (Б, Г) – boxplots showing the median, interquartile range, and extreme values. Comparison of box plots was performed using the Kruskal – Wallis test, followed by post hoc pairwise comparisons using the Mann – Whitney U test. Pooled data from five biological replicates are presented

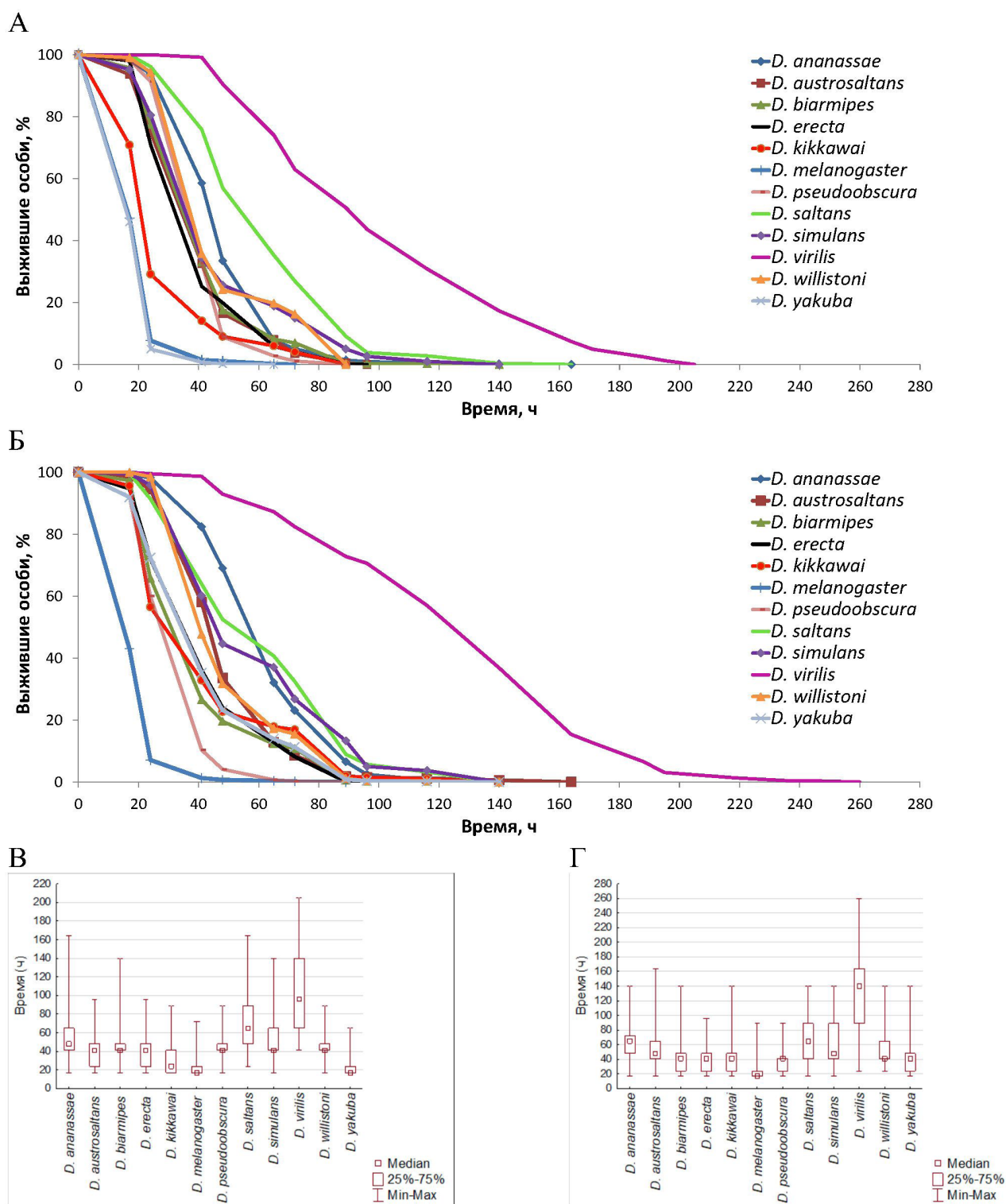


Рис. 2. Влияние прооксиданта параквата на выживаемость самцов (А, В) и самок (Б, Г) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (В, Г) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Сравнение диаграмм размаха проводили с использованием критерия Краскела – с последующими апостериорными попарными сравнениями по Манну – Уитни. Представлены объединенные данные пяти биологических повторностей

Fig. 2. Effect of the prooxidant paraquat on the survival of males (A, B) and females (Б, Г) of different species of the genus *Drosophila*. (A, Б) – survival curves (Kaplan – Meier); (B, Г) – box plots showing the median, interquartile range, and extreme values. Comparison of box plots was performed using the Kruskal – Wallis test, followed by post hoc pairwise comparisons using the Mann – Whitney U test. Pooled data from five biological replicates are presented

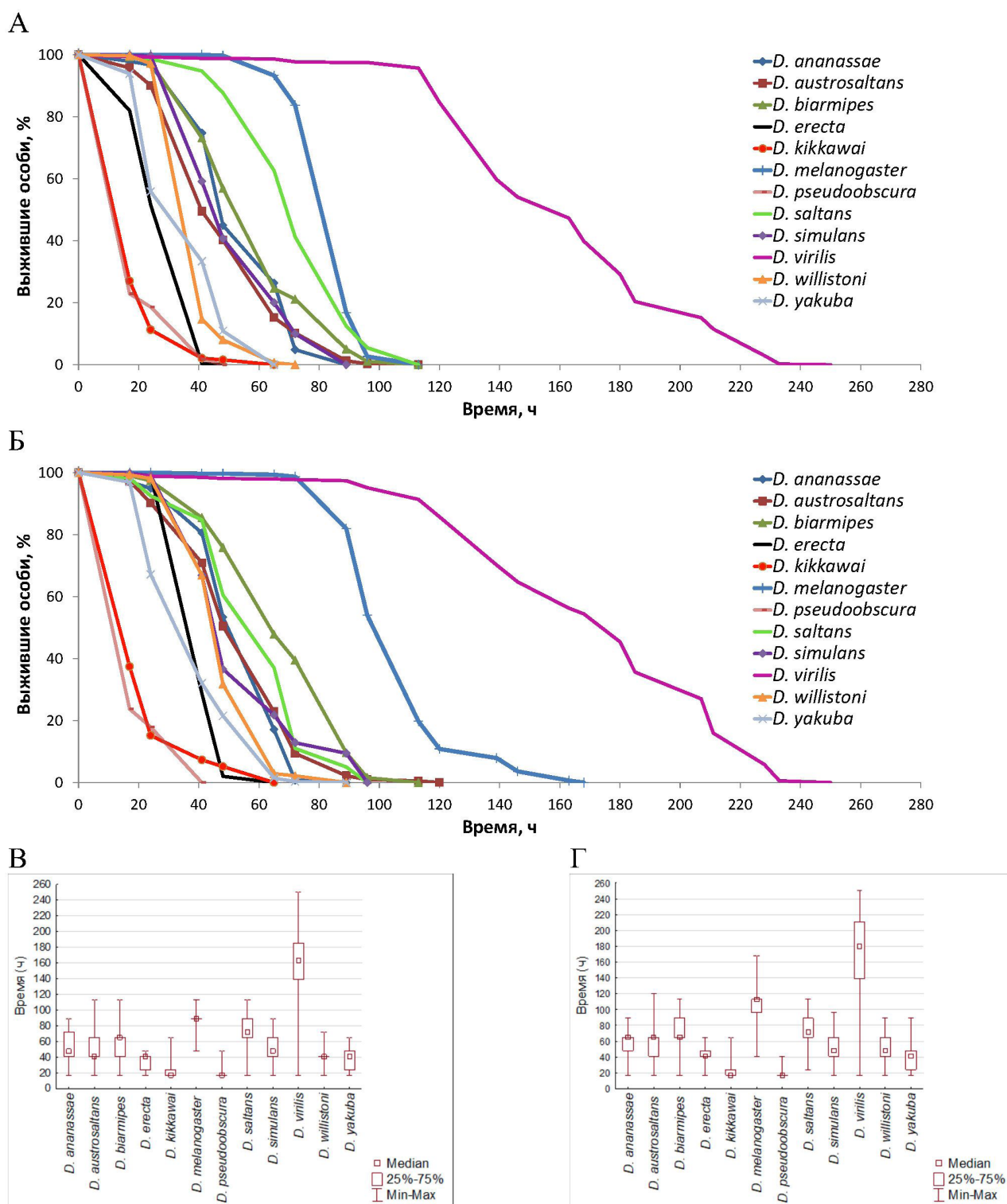


Рис. 3. Влияние гипертермии на выживаемость самцов (А, В) и самок (Б, Г) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (В, Г) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Сравнение диаграмм размаха проводили с использованием критерия Краскела – Уоллиса с последующими апостериорными попарными сравнениями по Манну – Уитни. Представлены объединенные данные пяти биологических повторностей

Fig. 3. Effect of hyperthermia on the survival of males (А, В) and females (Б, Г) of different species of the genus *Drosophila*. (А, Б) – survival curves (Kaplan – Meier); (В, Г) – box plots showing the median, interquartile range, and extreme values. Comparison of box plots was performed using the Kruskal – Wallis test, followed by post hoc pairwise comparisons using the Mann – Whitney U test. Pooled data from five biological replicates are presented

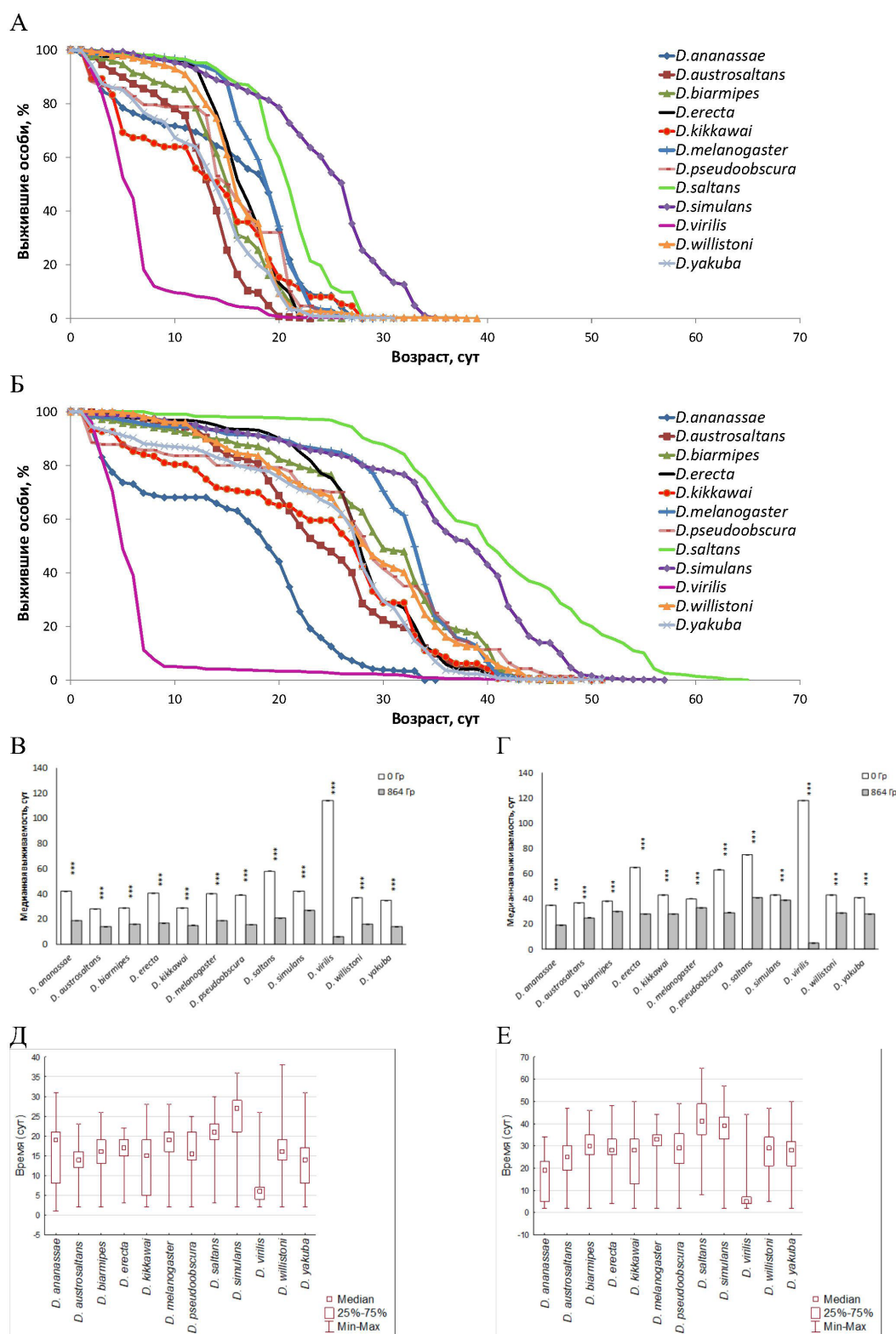


Рис. 4. Влияние γ -излучения (864 Гр) на выживаемость самцов (А, В, Д) и самок (Б, Г, Е) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (В, Г) – относительная выживаемость после облучения; (Д, Е) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Представлены объединенные данные двух биологических повторностей. Планки погрешностей – ошибка медианы. *** $p < 0.0001$ – по критерию Гехана – Бреслоу – Вилкоксона

Fig. 4. Effect of γ -irradiation (864 Gy) on the survival of males (А, В, Д) and females (Б, Г, Е) of different species of the genus *Drosophila*. (А, Б) – survival curves (Kaplan – Meier); (В, Г) – relative survival after irradiation; (Д, Е) – box plots showing the median, interquartile range, and extreme values. Pooled data from two biological replicates are presented. Error bars – error of the median. *** $p < 0.0001$ – according to the Gehan – Breslow – Wilcoxon test

Иерархическая кластеризация (метод Уорда, евклидово расстояние) по четырем стандартизованным показателям стрессоустойчивости, усредненным для каждого вида по полу, выявила три группы видов (табл. 1, рис. 5А). Кластер 1 объединил восемь видов (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. willistoni*, *D. yakuba*), кластер 2 – три вида (*D. biarmipes*, *D. melanogaster*, *D. simulans*), а кластер 3 состоял из единственного вида *D. virilis*. Средняя ширина силуэта составила 0.27, что указывает на наличие структуры

с умеренным перекрытием групп. Индекс Калински – Харабаса (20.9) и высокая копенетическая корреляция ($r \approx 0.93\text{--}0.95$) подтверждают, что дендрограмма адекватно отражает матрицу попарных сходств. Тепловая карта стандартизованных значений (рис. 5Б) наглядно демонстрирует, что дрозофилы из кластера 3 характеризуются наиболее высокими показателями устойчивости к голоданию, действию прооксиданта параквата и гипертермии и одновременно минимальной устойчивостью к облучению.

Таблица 1. Сравнительный анализ выживаемости двенадцати видов *Drosophila* в условиях четырех типов стрессорного воздействия

Голодание			Паракват			Гипертермия			Облучение		
Самцы											
	50%, ч	90%, ч		50%, ч	90%, ч		50%, ч	90%, ч		50%, %	90%, %
<i>D. virilis</i>	139	185	<i>D. virilis</i>	96	164	<i>D. virilis</i>	163	228	<i>D. simulans</i>	64	58
<i>D. saltans</i>	72	96	<i>D. saltans</i>	65	89	<i>D. melanogaster</i>	89	96	<i>D. biarmipes</i>	55	51
<i>D. ananassae</i>	65	89	<i>D. ananassae</i>	48	65	<i>D. saltans</i>	72	96	<i>D. kikkawai</i>	52	64
<i>D. austrosaltans</i>	65	72	<i>D. simulans</i>	41	89	<i>D. biarmipes</i>	65	89	<i>D. austrosaltans</i>	50	36
<i>D. melanogaster</i>	65	72	<i>D. willistoni</i>	41	89	<i>D. ananassae</i>	48	72	<i>D. melanogaster</i>	48	48
<i>D. willistoni</i>	65	65	<i>D. austrosaltans</i>	41	65	<i>D. simulans</i>	48	72	<i>D. ananassae</i>	45	38
<i>D. simulans</i>	48	72	<i>D. biarmipes</i>	41	65	<i>D. austrosaltans</i>	41	89	<i>D. erecta</i>	43	38
<i>D. yakuba</i>	41	89	<i>D. erecta</i>	41	65	<i>D. yakuba</i>	41	65	<i>D. willistoni</i>	43	37
<i>D. erecta</i>	41	48	<i>D. pseudoobscura</i>	41	48	<i>D. willistoni</i>	41	48	<i>D. yakuba</i>	40	36
<i>D. kikkawai</i>	41	48	<i>D. kikkawai</i>	24	48	<i>D. erecta</i>	41	41	<i>D. pseudoobscura</i>	38	45
<i>D. pseudoobscura</i>	41	65	<i>D. melanogaster</i>	17	24	<i>D. kikkawai</i>	17	41	<i>D. saltans</i>	36	37
<i>D. biarmipes</i>	24	48	<i>D. yakuba</i>	17	24	<i>D. pseudoobscura</i>	17	41	<i>D. virilis</i>	5	7
Самки											
Голодание			Паракват			Гипертермия			Облучение		
	50%, ч	90%, ч		50%, ч	90%, ч		50%, ч	90%, ч		50%, %	90%, %
<i>D. virilis</i>	163	207	<i>D. virilis</i>	140	188	<i>D. virilis</i>	180	228	<i>D. simulans</i>	91	76
<i>D. ananassae</i>	89	113	<i>D. ananassae</i>	65	89	<i>D. melanogaster</i>	113	139	<i>D. melanogaster</i>	83	68
<i>D. austrosaltans</i>	89	96	<i>D. saltans</i>	65	89	<i>D. saltans</i>	72	96	<i>D. biarmipes</i>	79	72
<i>D. saltans</i>	89	96	<i>D. simulans</i>	48	96	<i>D. biarmipes</i>	65	89	<i>D. austrosaltans</i>	68	60
<i>D. yakuba</i>	72	113	<i>D. austrosaltans</i>	48	72	<i>D. ananassae</i>	65	72	<i>D. yakuba</i>	68	55
<i>D. erecta</i>	72	89	<i>D. biarmipes</i>	41	89	<i>D. austrosaltans</i>	65	72	<i>D. willistoni</i>	67	63

Таблица 1. Продолжение

Голодание			Паракват			Гипертермия			Облучение		
			Самки								
	50%, ч	90%, %		50%, ч	90%, %		50%, ч	90%, %		50%, ч	90%, %
<i>D. melanogaster</i>	65	113	<i>D. kikkawai</i>	41	89	<i>D. simulans</i>	48	89	<i>D. kikkawai</i>	65	64
<i>D. simulans</i>	65	113	<i>D. willistoni</i>	41	89	<i>D. willistoni</i>	48	65	<i>D. saltans</i>	55	67
<i>D. willistoni</i>	65	113	<i>D. yakuba</i>	41	89	<i>D. yakuba</i>	41	65	<i>D. ananassae</i>	54	59
<i>D. kikkawai</i>	48	72	<i>D. erecta</i>	41	72	<i>D. erecta</i>	41	48	<i>D. pseudoobscura</i>	46	58
<i>D. pseudoobscura</i>	48	65	<i>D. pseudoobscura</i>	41	48	<i>D. kikkawai</i>	17	41	<i>D. erecta</i>	43	46
<i>D. biarmipes</i>	41	48	<i>D. melanogaster</i>	17	24	<i>D. pseudoobscura</i>	17	41	<i>D. virilis</i>	4	6

Примечание. 50 %, ч 90 %, ч – время гибели 50 % выборки и время гибели 90 % выборки соответственно. 50 %, % 90 %, % – относительная выживаемость (процент от контроля) для облученных особей, рассчитанная по медианному (50 %) и максимальному (90 %) времени выживаемости. Относительная выживаемость (%) = (количество выживших в опыте / количество выживших в контроле) × 100 %.

Межкластерные различия по каждому показателю оценивали с помощью критерия Краскала – Уоллиса. Статистически значимые различия обнаружены только для устойчивости к облучению: $\chi^2 = 7.62$, $df = 2$, $p = 0.022$, размер эффекта $\varepsilon^2 = 0.62$ (сильный эффект). Для гипертермии наблюдалась тенденция ($\chi^2 = 4.81$, $p = 0.090$, $\varepsilon^2 = 0.31$), тогда как по голоданию и окислительному стрессу кластеры достоверно не различались ($p = 0.22$ и $p = 0.25$ соответственно). Апостериорный тест Данна с поправкой Бонферрони выявил значимое различие по облучению только между кластерами 2 и 3 ($Z = 2.40$, скорректированное $p = 0.049$); различие между кластерами 1 и 2 было близко к порогу значимости ($Z = -2.25$, скорректированное $p = 0.073$, нескорректированное $p = 0.024$), однако после консервативной поправки не достигло уровня $\alpha = 0.05$.

Анализ главных компонент по четырем стандартизованным средним по полу подтвердил структурированность данных (рис. 5В) и показывает, что главный вектор межвидовых различий связан с балансом между устойчивостью к окислительным / метаболическим стрессам и устойчивостью к ионизирующему излучению. Первая главная компонента (PC1) объяснила 81 % общей дисперсии и представляла собой контраст между устойчивостью к голоданию, параквату и гипертермии (отрицательные нагрузки) и устойчивостью к облучению (положительная нагрузка). Вторая компонента (PC2) добавила 13 % дисперсии и определялась

главным образом устойчивостью к гипертермии и облучению (обе с отрицательными нагрузками). В совокупности первые две компоненты описали 94 % изменчивости, что позволяет уверенно интерпретировать двумерный биplot. Виды трех кластеров хорошо разделились вдоль PC1: *D. virilis* занял крайнее левое положение, соответствующее высоким значениям метаболических стрессоров и низкой радиорезистентности; кластер 1 расположился в центральной области, а кластер 2 сместился правее. Доверительные эллипсы (68 %) для кластеров 1 и 3 не перекрывались, кластер 2 занимал промежуточное положение, частично пересекаясь с кластером 1 (рис. 5В).

Среди трех выделенных кластеров наиболее сбалансированным профилем стрессоустойчивости обладал кластер 1, включающий восемь видов (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. willistoni*, *D. yakuba*). На PCA-биplotе он занимал центральное положение, а на тепловой карте характеризовался умеренными стандартизованными значениями всех четырех показателей (рис. 5В, Б). Для них характерны умеренные значения выживаемости при голодании и гипертермии, при этом отчетливо проявляется половой диморфизм в устойчивости: самки, как правило, превосходят самцов по времени выживаемости во всех стрессовых тестах. Основной отличительной чертой группы является высокий уровень радиостойчивости. Все это позволяет охарактеризовать

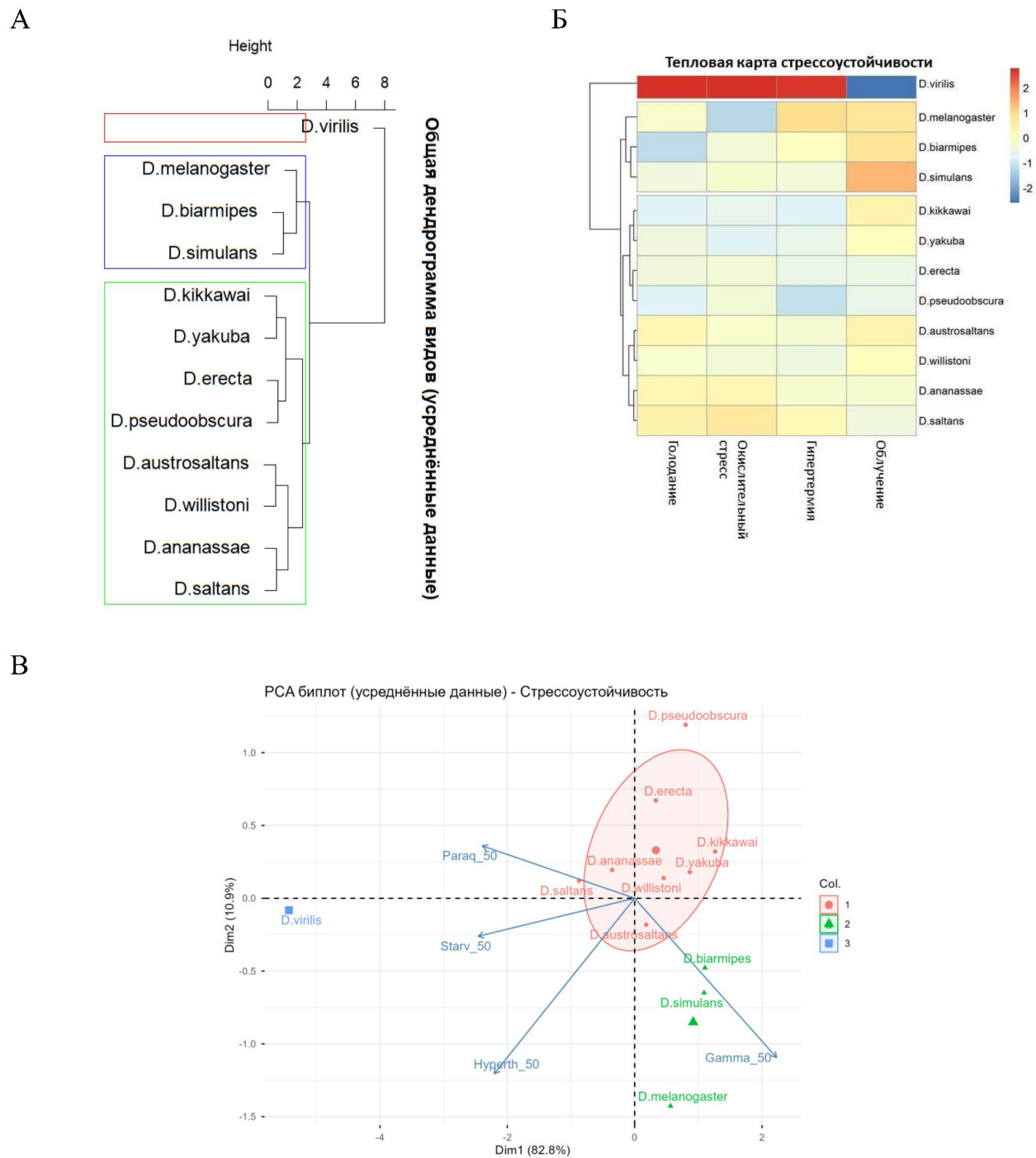


Рис. 5. Кластерный анализ стрессоустойчивости видов. А – дендрограмма, Б – тепловая карта, В – PCA биplot

Fig. 5. Cluster analysis of stress resistance of species. A – dendrogram, B – heat map, C – PCA biplot

кластер 1 как группу с генерализованной, сбалансированной устойчивостью к широкому спектру стрессоров с акцентом на резистентность к генотоксическим повреждениям. В отличие от него кластер 3 (*D. virilis*) демонстрировал ярко выраженный trade-off: максимальные значения выживаемости в условиях голодания, воздействия параквата и гипертермии сочетались с высокой радиочувствительностью (выживаемость после воздействия ниже 7 % для обоих полов, табл. 1). Это выделяет *D. virilis* в обособленную группу, специализированную к метаболическим и тепловому стрессам, но крайне чувствительную к генотоксическому воздействию. Кластер 2, включающий такие виды, как *D. biarmipes*, *D. melanogaster*, *D. simulans*, был смещен в сторону пониженной толерантности к голоданию и параквату, занимая по этим показателям промежуточное положение между двумя другими кластерами. Таким образом, кластер 1 можно рассматривать как группу видов с «генерализованной» умеренной стресс-реакцией, тогда как два других кластера проявляют поляризованные адаптивные стратегии.

Таким образом, распределение видов демонстрирует отсутствие единой универсальной стратегии стресс-устойчивости: высокая толерантность к одним факторам может сочетаться с уязвимостью к другим, а различия в устойчивости между видами часто превышают половые различия внутри одного вида.

Обсуждение

В настоящем исследовании мы изучили различия в стрессоустойчивости особей 12 видов рода *Drosophila* (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. biarmipes*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. simulans*, *D. virilis*, *D. willistoni* и *D. yakuba*), которые эволюционно сформировались в разных условиях обитания. Проведенный анализ выживаемости позволил распределить эти 12 видов по трем кластерам, различающимся по уровню и профилю устойчивости к исследованным факторам. Выявленная кластеризация служит основой для обсуждения возможных эколого-географических факторов, обуславливающих эти различия.

Как было показано ранее, устойчивость *Drosophila* к множественным неблагоприятным факторам среды (мультиплексная стрессоустойчивость) демонстрирует выраженную широтную изменчивость (Sisodia, Singh, 2010). Ярким примером служат северные

популяции *D. melanogaster*, проявляющие повышенную резистентность к голоданию, холоду и жаре. Формирование этих признаков связано с обитанием в высоких широтах, для которых характерны экстремальные сезонные и суточные перепады температур, а также сильные годовые колебания фотопериода, контрастирующие со стабильными условиями субтропиков (Overgaard et al., 2011; Tyukmaeva et al., 2015).

Данная закономерность прослеживается и на межвидовом уровне. Распределение видов *Drosophila* по климатическим зонам отражает экологическое разграничение, ключевыми критериями которого служат термоустойчивость, устойчивость к высыханию и фотопериодические адаптации (табл. 2).

Так, тропические виды (например, *D. ananassae*, *D. erecta*, *D. yakuba*, *D. willistoni*) обладают высокой термоустойчивостью при пониженной холодостойкости. Виды же умеренного и бореального поясов (такие как *D. virilis*, *D. pseudoobscura*) отличаются исключительной холодоустойчивостью и способностью впадать в диапаузу в ответ на изменение фотопериода, что является необходимым условием выживания в сезонно изменчивых условиях высоких широт (Hoikkala, Poikela, 2022; Kellermann et al., 2012). Несмотря на то, что высокая термоустойчивость редко развивалась у дрозофил, виды группы *virilis* (*D. virilis* в том числе) эволюционно развили хорошую термоустойчивость, которая выше средней других видов (Kellermann et al., 2012). Наблюдаемые закономерности демонстрируют, что температура является одним из основных факторов, влияющих на показатели приспособленности у *D. melanogaster* (Hoffmann et al., 2005; Kristensen et al., 2008; Kristensen et al., 2003). Это может быть обусловлено взаимосвязью температуры с таким фундаментальным физиологическим аспектом, как скорость основного обмена веществ (Mathur, Schmidt, 2017).

Устойчивость к высыханию и голоданию также значительно различается у разных видов *Drosophila*. Хотя не выявлено четких закономерностей эндемизма, в целом виды *Drosophila* умеренного климата более устойчивы к высыханию, чем тропические (Hoffmann, Harshman, 1999; Parkash et al., 2014; Ramniwas, Kajla, 2012), а пустынные (кактусофильные) виды лучше приспособлены к обезвоживанию, чем виды средних широт (Gibbs et al., 1997; Gibbs, Matzkin, 2001).

Таблица 2. Распространение изучаемых видов дрозофил по климатическим поясам

Климатический пояс	Вид	Ссылки
Тропический экваториальный (0–10° с.ш./ю.ш., большое количество осадков)	<i>D. ananassae</i> , <i>D. erecta</i> , <i>D. yakuba</i> , <i>D. willistoni</i>	(Coutinho-Silva et al., 2017; Das et al., 2004; Linz et al., 2013; Llopart et al., 2005)
Тропический и субтропический (переходный) (10–30° с.ш./ю.ш., переменное количество осадков)	<i>D. ananassae</i> , <i>D. kikkawai</i> , <i>D. simulans</i> , <i>D. melanogaster</i>	(Chahal et al., 2013; Lachaise, Silvain, 2004)
Субтропический и умеренный (переходный) (30–45° с.ш./ю.ш., умеренное количество осадков)	<i>D. melanogaster</i> , <i>D. simulans</i> , <i>D. pseudoobscura</i>	(Grimaldi, 2024; Lachaise, Silvain, 2004)
Умеренный (45–55° с.ш., выраженная сезонность)	<i>D. virilis</i> , <i>D. melanogaster (introduced)</i> , <i>D. pseudoobscura</i>	(Grimaldi, 2024; Hoikkala, Poikela, 2022; Lachaise, Silvain, 2004)
Бореальный (55–70° с.ш., холодные зимы)	<i>D. virilis</i> , <i>D. pseudoobscura (montane populations)</i>	(Grimaldi, 2024; Hoikkala, Poikela, 2022)
Неотропический (влажные тропики, Америка)	<i>D. saltans</i> , <i>D. austrosaltans</i> , <i>D. willistoni</i>	(Mardiros et al., 2016; Prediger et al., 2024)

Тропические виды в целом также менее устойчивы к голоданию при высокой вариативности времени выживания (при 25 °C) от 171 ч (*D. buzzatii*) до всего лишь 25 ч (*D. sechellia*) (Hoffmann, Harshman, 1999). Ранее было установлено, что существует положительная корреляция между содержанием липидов в организме *Drosophila* и устойчивостью к ряду стресс-факторов, включая низкие температуры окружающей среды (Cossins et al., 2002; Hoffmann et al., 2001), недостаток пищи (Ballard et al., 2008; Hoffmann, Harshman, 1999) и дефицит воды (Parkash et al., 2008; Parkash, Ranga, 2013; Sisodia, Singh, 2012).

Интересно, что у многих модельных организмов, таких как нематоды, мухи и мыши, повышенная устойчивость к различным стрессорам (окислительный стресс, тепловой шок, ультрафиолетовое излучение и ДНК-повреждающие факторы) положительно коррелирует с продолжительностью жизни (Harper et al., 2006; Murakami, 2006; Soo et al., 2023; Zhou et al., 2011). При этом устойчивость к разным стресс-факторам снижается в процессе старения у червей (Dues et al.,

2016) и мух (Belyi et al., 2020). Объясняется это прежде всего сходством молекулярных механизмов регуляции стрессоустойчивости и продолжительности жизни (Badial et al., 2024; Murakami, 2006; Murakami, Johnson, 1996; Soo et al., 2023).

В проведенном нами исследовании установлена аналогичная закономерность, поскольку наиболее устойчивыми к воздействиям неблагоприятных факторов (окислительный стресс, гипертермия и голодание) были долгоживущие особи *D. virilis*, в то время как короткоживущие особи *D. kikkawai* оказались наиболее чувствительны ко всем видам воздействия неблагоприятных факторов (в том числе и к ионизирующему излучению). Без учета *D. virilis* у самок мы наблюдали высокую положительную корреляцию между максимальной продолжительностью жизни и устойчивостью к ионизирующему излучению, а также между максимальной продолжительностью жизни и устойчивостью к неблагоприятным воздействиям как у самцов, так и у самок (Zemskaya et al., 2017).

Эволюционно долгоживущий вид *D. virilis* заселяет средние географические широты

Старого и Нового Света, предпочитает довольно прохладный климат и распространен от прохладных умеренных до холодных регионов с северными границами в приполярных областях, таких как Аляска, Сибирь и Скандинавия (Throckmorton, 1982; Toda et al., 1996; Wang et al., 2006), неарктика и палеарктика (Markow, O'Grady, 2008). Вероятно, условия формирования данного вида сыграли роль в устойчивости особей к воздействию стресс-факторов: они более устойчивы к голоданию, гипертермии и окислительному стрессу, но чувствительны к воздействию радиации, с которой, вероятно, эволюционно не сталкивались и не сформировали механизмы защиты к ней. *D. kikkawai* же является видом-космополитом (Ramniwas, Kajla, 2012), имеет циркумтропическое распределение, чувствителен к холоду и предпочитает теплые регионы (Markow, O'Grady, 2006), колонизировал Индийский субконтинент, а также Бразилию (Parkash, Ranga, 2013). Согласно полученным нами результатам, особи данного вида демонстрируют повышенную чувствительность к исследованным стресс-факторам.

Размер тела организмов является ключевым признаком, влияющим практически на все аспекты их жизненного цикла. Но существует мало данных о взаимосвязи размеров тела и стрессоустойчивости организмов. Известно, что особи с большим размером тела обладают большей способностью к терморегуляции для борьбы с экстремальным холодом и сниженной способностью к терморегуляции в ответ на экстремальную жару. У более мелких особей наблюдалась противоположная тенденция. Размер тела может определять способность к терморегуляции для борьбы с экстремальным холодом и жарой, при которых рассеивание тепла в организме, вероятно, важнее, чем его выработка (Hu et al., 2024). Исследования по отбору на размер тела у *Drosophila* показали, что линии с отбором на крупный размер тела часто демонстрируют сниженную устойчивость к стрессовым факторам, что может отражать прямой компромисс между инвестициями в рост и в системы защиты от стресса (Yuan et al., 2023). Устойчивость к голоданию – один из немногих параметров, по которому крупные животные имеют неоспоримое преимущество. Ключевая работа Линдштедта и Бойса (1985) обосновывает это математически: время, которое животное может прожить без еды, равно отношению его энергетических запасов к скорости их расходования

(Lindstedt, Boyce, 1985). В нашем исследовании крупные особи *D. virilis* (≈ 3.6 мм в длину), вероятно, находятся на пике физиологического компромисса, обусловленного размером. Их значительные энергетические запасы объясняют рекордную устойчивость к голоданию (Lindstedt, Boyce, 1985). В то же время именно их крупный размер предсказывает пониженную устойчивость к гипертермии в силу физических законов теплоотвода (Hu et al., 2024). Однако наши данные показывают, что этот негативный эффект может нивелироваться мощными молекулярными адаптациями, выработанными в ходе эволюции в суровых условиях, что и проявляется в их многогранной стрессоустойчивости.

Заключение

Выявленное распределение видов *Drosophila* по стрессоустойчивости обнаруживает отчетливую связь с широтным распространением и климатической специализацией. Виды умеренного и бореального поясов, в первую очередь *D. virilis*, демонстрируют максимальную толерантность к ключевым для этих регионов стрессорам – голоданию, экстремальной температуре и окислительному стрессу, что отражает адаптацию к суровой сезонной изменчивости и дефициту ресурсов. Однако их высокая физиологическая устойчивость сочетается с крайней чувствительностью к облучению, что указывает на отсутствие универсальной защиты и специализацию механизмов адаптации. Напротив, виды тропического и субтропического происхождения, составившие основу первого кластера, демонстрируют сбалансированную устойчивость с акцентом на радиоустойчивость. Виды из третьего кластера характеризуются пониженной общей стрессоустойчивостью, что обусловлено либо обитанием в стабильных тропических условиях, не требующих формирования множественных защитных механизмов, либо использованием альтернативных стратегий выживания (космополитизм, поведенческие адаптации), не предполагающих высоких физиологических резервов.

Таким образом, стратегии стрессоустойчивости у дрозофил не являются универсальными, они формируются как специализированные адаптивные комплексы, отражающие особенности тех эколого-географических факторов, которые исторически определяли выживание вида в его естественном ареале.

Библиография

- Гаврилов Н. А., Гаврилова Н. С. Биология продолжительности жизни / Отв. ред. В. П. Скулачев. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Наука, 1991. 280 с.
- Ashburner M., Golic K. G., Hawley R. S. *Drosophila*: a laboratory handbook. 2nd Cold Spring Harbor. N. Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2005. 1409 p.
- Badial K., Lacayo P., Murakami S. Biology of Healthy Aging: Biological Hallmarks of Stress Resistance Related and Unrelated to Longevity in Humans // *Int J Mol Sci*. 2024. Vol. 25, № 19. P. 10493. DOI: 10.3390/ijms251910493
- Ballard J. W., Melvin R. G., Simpson S. J. Starvation resistance is positively correlated with body lipid proportion in five wild caught *Drosophila simulans* populations // *J Insect Physiol*. 2008. Vol. 54, № 9. P. 1371–1376. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2008.07.009
- Belyi A. A., Alekseev A. A., Fedintsev A. Y., Balybin S. N., Proshkina E. N., Shaposhnikov M. V., Moskaev A. A. The Resistance of *Drosophila melanogaster* to Oxidative, Genotoxic, Proteotoxic, Osmotic Stress, Infection, and Starvation Depends on Age According to the Stress Factor // *Antioxidants (Basel)*. 2020. Vol. 9, № 12. P. 1239. DOI: 10.3390/antiox9121239
- Breslow N. A Generalized Kruskal-Wallis Test for Comparing K Samples Subject to Unequal Patterns of Censorship // *Biometrika*. 1970. Vol. 57, № 3. P. 579–594. DOI: 10.2307/2334776
- Chahal J., Kataria S. K., Parkash R. Invasion and adaptation of a warm-adapted species to montane localities: effect of acclimation potential // *J Exp Biol*. 2013. Vol. 216, № Pt 9. P. 1578–1586. DOI: 10.1242/jeb.080200
- Cossins A. R., Murray P. A., Gracey A. Y., Logue J., Polley S., Caddick M., Brooks S., Postle T., Maclean N. The role of desaturases in cold-induced lipid restructuring // *Biochem Soc Trans*. 2002. Vol. 30, № Pt 6. P. 1082–1086. DOI: 10.1042/bst0301082
- Coutinho-Silva R. D., Montes M. A., Oliveira G. F., de Carvalho-Neto F. G., Rohde C., Garcia A. C. L. Effects of seasonality on drosophilids (Insecta, Diptera) in the northern part of the Atlantic Forest, Brazil // *Bull Entomol Res*. 2017. Vol. 107, № 5. P. 634–644. DOI: 10.1017/S0007485317000190
- Das A., Mohanty S., Stephan W. Inferring the population structure and demography of *Drosophila ananassae* from multilocus data // *Genetics*. 2004. Vol. 168, № 4. P. 1975–1985. DOI: 10.1534/genetics.104.031567
- Doran M. L., Knee J. M., Wang N., Rzezniczak T. Z., Parkes T. L., Li L., Merritt T. J. S. Metabolomic analysis of oxidative stress: Superoxide dismutase mutation and paraquat induced stress in *Drosophila melanogaster* // *Free Radic Biol Med*. 2017. Vol. 113. P. 323–334. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2017.10.011
- Dues D. J., Andrews E. K., Schaar C. E., Bergsma A. L., Senchuk M. M., Van Raamsdonk J. M. Aging causes decreased resistance to multiple stresses and a failure to activate specific stress response pathways // *Aging (Albany NY)*. 2016. Vol. 8, № 4. P. 777–795. DOI: 10.18632/aging.100939
- Fidan M. Differential effects of paraquat-induced oxidative stress on functional aging and lifespan in male and female *Drosophila melanogaster* // *PLoS One*. 2026. Vol. 21, № 3. P. e0336096. DOI: 10.1371/journal.pone.0336096
- Gibbs A. G., Chippindale A. K., Rose M. R. Physiological mechanisms of evolved desiccation resistance in *Drosophila melanogaster* // *J Exp Biol*. 1997. Vol. 200, № Pt 12. P. 1821–1832. DOI: 10.1242/jeb.200.12.1821
- Gibbs A. G., Matzkin L. M. Evolution of water balance in the genus *Drosophila* // *J Exp Biol*. 2001. Vol. 204, № Pt 13. P. 2331–2338. DOI: 10.1242/jeb.204.13.2331
- Grimaldi D. A. The *Drosophila (Sophophora)* obscura species group in the Americas (Diptera: Drosophilidae): review, revisions, and three new species // *American Museum Novitates*. 2024. Vol. 2024, № 4015. P. 1–44. DOI: 10.1206/4015.1
- Gutha R., Yarrappagaari S., Thopireddy L., Reddy K. S., Saddala R. R. Effect of abiotic and biotic stress factors analysis using machine learning methods in zebrafish // *Comp Biochem Physiol Part D Genomics Proteomics*. 2018. Vol. 25. P. 62–72. DOI: 10.1016/j.cbd.2017.10.005
- Harper J. M., Salmon A. B., Chang Y., Bonkowski M., Bartke A., Miller R. A. Stress resistance and aging: influence of genes and nutrition // *Mech Ageing Dev*. 2006. Vol. 127, № 8. P. 687–694. DOI: 10.1016/j.mad.2006.04.002
- Hoffmann A. A., Hallas R., Anderson A. R., Telonis-Scott M. Evidence for a robust sex-specific trade-off between cold resistance and starvation resistance in *Drosophila melanogaster* // *J Evol Biol*. 2005. Vol. 18, № 4. P. 804–810. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2004.00871.x
- Hoffmann A. A., Hallas R., Sinclair C., Mitrovski P. Levels of variation in stress resistance in drosophila among strains, local populations, and geographic regions: patterns for desiccation, starvation, cold resistance, and associated traits // *Evolution*. 2001. Vol. 55, № 8. P. 1621–1630. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00681.x
- Hoffmann A. A., Harshman L. G. Desiccation and starvation resistance in *Drosophila*: patterns of variation

- at the species, population and intrapopulation levels // *Heredity* (Edinb). 1999. Vol. 83, Pt 6. P. 637–643. DOI: 10.1046/j.1365-2540.1999.00649.x
- Hoffmann A. A., Sørensen J. G., Loeschcke V. Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches // *Journal of Thermal Biology*. 2003. Vol. 28, № 3. P. 175–216. DOI: 10.1016/S0306-4565(02)00057-8
- Hoikkala A., Poikela N. Adaptation and ecological speciation in seasonally varying environments at high latitudes: *Drosophila virilis* group // *Fly* (Austin). 2022. Vol. 16, № 1. P. 85–104. DOI: 10.1080/19336934.2021.2016327
- Hu C., Zhang R., Zhang W., Zheng Y., Cao J., Zhao Z. Body size influences the capacity to cope with extreme cold or hot temperatures in the striped hamster // *J Therm Biol*. 2024. Vol. 126. P. 104008. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2024.104008
- Kellermann V., Overgaard J., Hoffmann A. A., Fløjgaard C., Svenning J. C., Loeschcke V. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012. Vol. 109, № 40. P. 16228–16233. DOI: 10.1073/pnas.1207553109
- Kristensen T. N., Sørensen J. G., Loeschcke V. Mild heat stress at a young age in *Drosophila melanogaster* leads to increased Hsp70 synthesis after stress exposure later in life // *J Genet*. 2003. Vol. 82, № 3. P. 89–94. DOI: 10.1007/bf02715811
- Kristensen T. N., Hoffmann A. A., Overgaard J., Sørensen J. G., Hallas R., Loeschcke V. Costs and benefits of cold acclimation in field-released *Drosophila* // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2008. Vol. 105, № 1. P. 216–221. DOI: 10.1073/pnas.0708074105
- Lachaise D., Silvain J. F. How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster*-*D. simulans* palaeogeographic riddle // *Genetica*. 2004. Vol. 120, № 1–3. P. 17–39. DOI: 10.1023/b:gene.0000017627.27537.ef
- Lincoln R. J., Boxshall G. A., Clark P. F. *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge University Press, 1998. 371 p.
- Lindstedt S. L., Boyce M. S. Seasonality, Fasting Endurance, and Body Size in Mammals // *The American Naturalist*. 1985. Vol. 125, № 6. P. 873–878. DOI: 10.1086/284385
- Linz J., Baschwitz A., Strutz A., Dweck H. K., Sachse S., Hansson B. S., Stensmyr M. C. Host plant-driven sensory specialization in *Drosophila erecta* // *Proc Biol Sci*. 2013. Vol. 280, № 1760. P. 20130626. DOI: 10.1098/rspb.2013.0626
- Llopart A., Lachaise D., Coyne J. A. Multilocus analysis of introgression between two sympatric sister species of *Drosophila*: *Drosophila yakuba* and *D. santomea* // *Genetics*. 2005. Vol. 171, № 1. P. 197–210. DOI: 10.1534/genetics.104.033597
- Mardiros X. B., Park R., Clifton B., Grewal G., Khizar A. K., Markow T. A., Ranz J. M., Civetta A. Postmating reproductive isolation between strains of *Drosophila willistoni* // *Fly* (Austin). 2016. Vol. 10, № 4. P. 162–171. DOI: 10.1080/19336934.2016.1197448
- Markow T. A., O'Grady P. M. *Drosophila*: a guide to species identification and use. 1st ed. London, UK: Elsevier Academic Press, 2006. 254 p.
- Markow T. A., O'Grady P. Reproductive ecology of *Drosophila* // *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22, № 5. P. 747–759. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01457.x
- Mathur V., Schmidt P. S. Adaptive patterns of phenotypic plasticity in laboratory and field environments in *Drosophila melanogaster* // *Evolution*. 2017. Vol. 71, № 2. P. 465–474. DOI: 10.1111/evo.13144
- Moskalev A., Zhikrivetskaya S., Krasnov G., Shaposhnikov M., Proshkina E., Borisoglebsky D., Danilov A., Peregudova D., Sharapova I., Dobrovolskaya E., Solovov I., Zemskaya N., Shilova L., Snezhkina A., Kudryavtseva A. A comparison of the transcriptome of *Drosophila melanogaster* in response to entomopathogenic fungus, ionizing radiation, starvation and cold shock // *BMC Genomics*. 2015. Vol. 16, suppl 13. P. S8. DOI: 10.1186/1471-2164-16-s13-s8
- Murakami S., Johnson T. E. A genetic pathway conferring life extension and resistance to UV stress in *Caenorhabditis elegans* // *Genetics*. 1996. Vol. 143, № 3. P. 1207–1218. DOI: 10.1093/genetics/143.3.1207
- Murakami S. Stress resistance in long-lived mouse models // *Exp Gerontol*. 2006. Vol. 41, № 10. P. 1014–1019. DOI: 10.1016/j.exger.2006.06.061
- Overgaard J., Kristensen T. N., Mitchell K. A., Hoffmann A. A. Thermal tolerance in widespread and tropical *Drosophila* species: does phenotypic plasticity increase with latitude? // *Am Nat*. 2011. Vol. 178, suppl 1. P. S80–96. DOI: 10.1086/661780
- Parashar V., Frankel S., Lurie A. G., Rogina B. The effects of age on radiation resistance and oxidative stress in adult *Drosophila melanogaster* // *Radiat Res*. 2008. Vol. 169, № 6. P. 707–711. DOI: 10.1667/rr1225.1
- Parkash R., Kalra B., Sharma V. Changes in cuticular lipids, water loss and desiccation resistance in a tropical drosophilid: analysis of variation between and within populations // *Fly* (Austin). 2008. Vol. 2, № 4. P. 189–197. DOI: 10.4161/fly.6619
- Parkash R., Ranga P. Sex-specific divergence for adaptations to dehydration stress in *Drosophila kikkawai*

- // J Exp Biol. 2013. Vol. 216, № Pt 17. P. 3301–3313. DOI: 10.1242/jeb.087650
- Parkash R., Singh D., Lambhod C. Divergent strategies for adaptations to stress resistance in two tropical *Drosophila* species: effects of developmental acclimation in *D. bipectinata* and the invasive species *D. malerkotliana* // J Exp Biol. 2014. Vol. 217, № Pt 6. P. 924–934. DOI: 10.1242/jeb.096818
- Prediger C., Ferreira E. A., Zorzato S. V., Hua-Van A., Klasson L., Miller W. J., Yassin A., Madi-Ravazzi L. Saltational Episodes of Reticulate Evolution in the *Drosophila saltans* Species Group // Mol Biol Evol. 2024. Vol. 41, № 12. P. msae250. DOI: 10.1093/molbev/msae250
- Przeslawski R., Byrne M., Mellin C. A review and meta-analysis of the effects of multiple abiotic stressors on marine embryos and larvae // Glob Chang Biol. 2015. Vol. 21, № 6. P. 2122–2140. DOI: 10.1111/gcb.12833
- Ramniwas S., Kajla B. Divergent strategy for adaptation to drought stress in two sibling species of montium species subgroup: *Drosophila kikkawai* and *Drosophila leontia* // J Insect Physiol. 2012. Vol. 58, № 12. P. 1525–1533. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2012.08.009
- Rose M. R., Vu L. N., Park S. U., Graves J. L., Jr. Selection on stress resistance increases longevity in *Drosophila melanogaster* // Exp Gerontol. 1992. Vol. 27, № 2. P. 241–250. DOI: 10.1016/0531-5565(92)90048-5
- Rzezniczak T. Z., Douglas L. A., Watterson J. H., Merritt T. J. Paraquat administration in *Drosophila* for use in metabolic studies of oxidative stress // Anal Biochem. 2011. Vol. 419, № 2. P. 345–347. DOI: 10.1016/j.ab.2011.08.023
- Shaposhnikov M., Proshkina E., Shilova L., Zhavoronkov A., Moskaev A. Lifespan and Stress Resistance in *Drosophila* with Overexpressed DNA Repair Genes // Sci Rep. 2015. Vol. 5. P. 15299. DOI: 10.1038/srep15299
- Sisodia S., Singh B. N. Resistance to environmental stress in *Drosophila ananassae*: latitudinal variation and adaptation among populations // J Evol Biol. 2010. Vol. 23, № 9. P. 1979–1988. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02061.x
- Sisodia S., Singh B. N. Experimental evidence for nutrition regulated stress resistance in *Drosophila ananassae* // PLoS One. 2012. Vol. 7, № 10. P. e46131. DOI: 10.1371/journal.pone.0046131
- Soo S. K., Rudich Z. D., Ko B., Moldakozhayev A., Alokda A., Van Raamsdonk J. M. Biological resilience and aging: Activation of stress response pathways contributes to lifespan extension // Ageing Res Rev. 2023. Vol. 88. P. 101941. DOI: 10.1016/j.arr.2023.101941
- Throckmorton L. H. The *virilis* Species Group // The Genetics and Biology of *Drosophila*. (Ashburner M., Carson H. L., Thompson J. N., Ed.). N.Y.: Academic Press, 1982. P. 227–296.
- Toda M. J., Sidorenko V. S., Watabe H.-a., Kholin S. K., Vinokurov N. N. A Revision of the Drosophilidae (Diptera) in East Siberia and Russian Far East: Taxonomy and Biogeography // Zoological Science. 1996. Vol. 13, № 3. P. 455–477. DOI: 10.2108/zsj.13.455
- Tyukmaeva V. I., Veltsos P., Slate J., Gregson E., Kauranen H., Kankare M., Ritchie M. G., Butlin R. K., Hoikala A. Localization of quantitative trait loci for diapause and other photoperiodically regulated life history traits important in adaptation to seasonally varying environments // Mol Ecol. 2015. Vol. 24, № 11. P. 2809–2819. DOI: 10.1111/mec.13202
- Wang B. C., Park J., Watabe H. A., Gao J. J., Xiangyu J. G., Aotsuka T., Chen H. W., Zhang Y. P. Molecular phylogeny of the *Drosophila virilis* section (Diptera: Drosophilidae) based on mitochondrial and nuclear sequences // Mol Phylogenet Evol. 2006. Vol. 40, № 2. P. 484–500. DOI: 10.1016/j.ympev.2006.03.026
- Yuan R., Hascup E., Hascup K., Bartke A. Relationships among Development, Growth, Body Size, Reproduction, Aging, and Longevity – Trade-Offs and Pace-Of-Life // Biochemistry (Mosc). 2023. Vol. 88, № 11. P. 1692–1703. DOI: 10.1134/S0006297923110020
- Zemskaya N. V., Shaposhnikov M. V., Moskaev A. A. // Adv Gerontol. 2017. Vol. 30, № 2. P. 192–199.
- Zhou K. I., Pincus Z., Slack F. J. Longevity and stress in *Caenorhabditis elegans* // Aging (Albany NY). 2011. Vol. 3, № 8. P. 733–753. DOI: 10.18632/aging.100367

Благодарности

В работе использовали линии из коллекции лабораторных линий плодовых мушек *Drosophila* ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (<https://ckp-rf.ru/catalog/usu/471927/>).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по теме «Генетические механизмы стрессоустойчивости и контроля продолжительности жизни для поиска новых мишеней для геропротекторных вмешательств на модели *Drosophila melanogaster*» № 125013101228-2.

THE ROLE OF GEOGRAPHICAL ORIGIN IN THE FORMATION OF STRESS RESISTANCE IN 12 SPECIES OF *DROSOPHILA*

ZEMSKAYA
Nadezhda Vladimirovna

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS), 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia, zemskaya@ib.komisc.ru

SHAPOSHNIKOV
Mikhail Vyacheslavovich

PhD, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS), 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia, shaposhnikov@ib.komisc.ru

MOSKALEV
Alexey Alexandrovich

DSc, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS), 119435, Moscow, Abrikosovsky Lane, 2, 1, amoskalev@list.ru

Key words:
lifespan
stress resistance
Drosophila
geographic
distribution
adaptation

Summary: We studied the relationships between stress resistance and ecological adaptation in 12 species of fruit-flies (*Drosophila*) of different geographical origins (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. biarmipes*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. simulans*, *D. virilis*, *D. willistoni*, *D. yakuba*). The resistance of males and females was assessed to the following types of stress: starvation, hyperthermia (35 °C), oxidative stress and acute gamma radiation (864 Gy). Significant interspecific differences were found in all studied parameters. Three clusters of species were identified, differing in stress resistance patterns. The *D. virilis* species (temperate and boreal latitudes) demonstrated maximum resistance to starvation, heat, and oxidative stress, but it was proved that they were extremely sensitive to radiation. Species of tropical and subtropical origin (*D. ananassae*, *D. austrosaltans*, *D. erecta*, *D. kikkawai*, *D. pseudoobscura*, *D. saltans*, *D. willistoni*, *D. yakuba*) showed balanced resistance to stress factors and high radiation resistance. The species *D. biarmipes*, *D. melanogaster*, *D. simulans* were characterized by reduced tolerance to starvation and oxidative stress, occupying an intermediate position between the other two clusters. The obtained data indicate that stress resistance strategies in *Drosophila* are not universal, but represent specialized adaptive complexes formed under the influence of the ecological and geographical conditions of the historical habitat of the species.

Received on: 23 March 2026

Published on: 26 June 2026

References

- Ashburner M., Golic K. G., Hawley R. S. *Drosophila*: a laboratory handbook. 2nd Cold Spring Harbor. N. Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2005. 1409 p.
- Badial K., Lacayo P., Murakami S. Biology of Healthy Aging: Biological Hallmarks of Stress Resistance Related and Unrelated to Longevity in Humans, *Int J Mol Sci*. 2024. Vol. 25, No. 19. P. 10493. DOI: 10.3390/ijms251910493
- Ballard J. W., Melvin R. G., Simpson S. J. Starvation resistance is positively correlated with body lipid proportion in five wild caught *Drosophila simulans* populations, *J Insect Physiol*. 2008. Vol. 54, No. 9. P. 1371–1376. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2008.07.009
- Belyi A. A., Alekseev A. A., Fedintsev A. Y., Balybin S. N., Proshkina E. N., Shaposhnikov M. V., Moskalev A. A. The Resistance of *Drosophila melanogaster* to Oxidative, Genotoxic, Proteotoxic, Osmotic Stress, Infection, and Starvation Depends on Age According to the Stress Factor, Antioxidants (Basel). 2020. Vol. 9, No. 12. P. 1239. DOI: 10.3390/antiox9121239
- Breslow N. A Generalized Kruskal-Wallis Test for Comparing K Samples Subject to Unequal Patterns of Censorship, *Biometrika*. 1970. Vol. 57, No. 3. P. 579–594. DOI: 10.2307/2334776
- Chahal J., Kataria S. K., Parkash R. Invasion and adaptation of a warm-adapted species to montane localities: effect of acclimation potential, *J Exp Biol*. 2013. Vol. 216, No. Pt 9. P. 1578–1586. DOI: 10.1242/jeb.080200
- Cossins A. R., Murray P. A., Gracey A. Y., Logue J., Polley S., Caddick M., Brooks S., Postle T., Maclean N. The

- role of desaturases in cold-induced lipid restructuring, *Biochem Soc Trans*. 2002. Vol. 30, No. Pt 6. P. 1082–1086. DOI: 10.1042/bst0301082
- Coutinho-Silva R. D., Montes M. A., Oliveira G. F., de Carvalho-Neto F. G., Rohde C., Garcia A. C. L. Effects of seasonality on drosophilids (Insecta, Diptera) in the northern part of the Atlantic Forest, Brazil, *Bull Entomol Res*. 2017. Vol. 107, No. 5. P. 634–644. DOI: 10.1017/S0007485317000190
- Das A., Mohanty S., Stephan W. Inferring the population structure and demography of *Drosophila ananassae* from multilocus data, *Genetics*. 2004. Vol. 168, No. 4. P. 1975–1985. DOI: 10.1534/genetics.104.031567
- Doran M. L., Knee J. M., Wang N., Rzezniczak T. Z., Parkes T. L., Li L., Merritt T. J. S. Metabolomic analysis of oxidative stress: Superoxide dismutase mutation and paraquat induced stress in *Drosophila melanogaster*, *Free Radic Biol Med*. 2017. Vol. 113. P. 323–334. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2017.10.011
- Dues D. J., Andrews E. K., Schaar C. E., Bergsma A. L., Senchuk M. M., Van Raamsdonk J. M. Aging causes decreased resistance to multiple stresses and a failure to activate specific stress response pathways, *Aging (Albany NY)*. 2016. Vol. 8, No. 4. P. 777–795. DOI: 10.18632/aging.100939
- Fidan M. Differential effects of paraquat-induced oxidative stress on functional aging and lifespan in male and female *Drosophila melanogaster*, *PLoS One*. 2026. Vol. 21, No. 3. P. e0336096. DOI: 10.1371/journal.pone.0336096
- Gavrilov N. A. Gavrilova N. S. Biology of life expectancy, *Otv. red. V. P. Skulachev*. 2-e izd., pererab. i dop. M.: Nauka, 1991. 280 p.
- Gibbs A. G., Chippindale A. K., Rose M. R. Physiological mechanisms of evolved desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*, *J Exp Biol*. 1997. Vol. 200, No. Pt 12. P. 1821–1832. DOI: 10.1242/jeb.200.12.1821
- Gibbs A. G., Matzkin L. M. Evolution of water balance in the genus *Drosophila*, *J Exp Biol*. 2001. Vol. 204, No. Pt 13. P. 2331–2338. DOI: 10.1242/jeb.204.13.2331
- Grimaldi D. A. The *Drosophila* (Sophophora) obscura species group in the Americas (Diptera: Drosophilidae): review, revisions, and three new species, *American Museum Novitates*. 2024. Vol. 2024, No. 4015. P. 1–44. DOI: 10.1206/4015.1
- Gutha R., Yarrappagaari S., Thopireddy L., Reddy K. S., Saddala R. R. Effect of abiotic and biotic stress factors analysis using machine learning methods in zebrafish, *Comp Biochem Physiol Part D Genomics Proteomics*. 2018. Vol. 25. P. 62–72. DOI: 10.1016/j.cbd.2017.10.005
- Harper J. M., Salmon A. B., Chang Y., Bonkowski M., Bartke A., Miller R. A. Stress resistance and aging: influence of genes and nutrition, *Mech Ageing Dev*. 2006. Vol. 127, No. 8. P. 687–694. DOI: 10.1016/j.mad.2006.04.002
- Hoffmann A. A., Hallas R., Anderson A. R., Telonis-Scott M. Evidence for a robust sex-specific trade-off between cold resistance and starvation resistance in *Drosophila melanogaster*, *J Evol Biol*. 2005. Vol. 18, No. 4. P. 804–810. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2004.00871.x
- Hoffmann A. A., Hallas R., Sinclair C., Mitrovski P. Levels of variation in stress resistance in drosophila among strains, local populations, and geographic regions: patterns for desiccation, starvation, cold resistance, and associated traits, *Evolution*. 2001. Vol. 55, No. 8. P. 1621–1630. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00681.x
- Hoffmann A. A., Harshman L. G. Desiccation and starvation resistance in *Drosophila*: patterns of variation at the species, population and intrapopulation levels, *Heredity (Edinb)*. 1999. Vol. 83, Pt 6. P. 637–643. DOI: 10.1046/j.1365-2540.1999.00649.x
- Hoffmann A. A., Sørensen J. G., Loeschcke V. Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches, *Journal of Thermal Biology*. 2003. Vol. 28, No. 3. P. 175–216. DOI: 10.1016/S0306-4565(02)00057-8
- Hoikkala A., Poikela N. Adaptation and ecological speciation in seasonally varying environments at high latitudes: *Drosophila virilis* group, *Fly (Austin)*. 2022. Vol. 16, No. 1. P. 85–104. DOI: 10.1080/19336934.2021.2016327
- Hu C., Zhang R., Zhang W., Zheng Y., Cao J., Zhao Z. Body size influences the capacity to cope with extreme cold or hot temperatures in the striped hamster, *J Therm Biol*. 2024. Vol. 126. P. 104008. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2024.104008
- Kellermann V., Overgaard J., Hoffmann A. A., Fløjgaard C., Svenning J. C., Loeschcke V. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically, *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012. Vol. 109, No. 40. P. 16228–16233. DOI: 10.1073/pnas.1207553109
- Kristensen T. N., Hoffmann A. A., Overgaard J., Sørensen J. G., Hallas R., Loeschcke V. Costs and benefits of cold acclimation in field-released *Drosophila*, *Proc Natl Acad Sci USA*. 2008. Vol. 105, No. 1. P. 216–221. DOI: 10.1073/pnas.0708074105
- Kristensen T. N., Sørensen J. G., Loeschcke V. Mild heat stress at a young age in *Drosophila melanogaster* leads to increased Hsp70 synthesis after stress exposure later in life, *J Genet*. 2003. Vol. 82, No. 3. P. 89–94. DOI: 10.1007/bf02715811

- Lachaise D., Silvain J. F. How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals: the *Drosophila melanogaster*-*D. simulans* palaeogeographic riddle, *Genetica*. 2004. Vol. 120, No. 1–3. P. 17–39. DOI: 10.1023/b:gene.0000017627.27537.ef
- Lincoln R. J., Boxshall G. A., Clark P. F. A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics. Cambridge University Press, 1998. 371 p.
- Lindstedt S. L., Boyce M. S. Seasonality, Fasting Endurance, and Body Size in Mammals, *The American Naturalist*. 1985. Vol. 125, No. 6. P. 873–878. DOI: 10.1086/284385
- Linz J., Baschwitz A., Strutz A., Dweck H. K., Sachse S., Hansson B. S., Stensmyr M. C. Host plant-driven sensory specialization in *Drosophila erecta*, *Proc Biol Sci*. 2013. Vol. 280, No. 1760. P. 20130626. DOI: 10.1098/rspb.2013.0626
- Llopart A., Lachaise D., Coyne J. A. Multilocus analysis of introgression between two sympatric sister species of *Drosophila*: *Drosophila yakuba* and *D. santomea*, *Genetics*. 2005. Vol. 171, No. 1. P. 197–210. DOI: 10.1534/genetics.104.033597
- Mardiros X. B., Park R., Clifton B., Grewal G., Khizar A. K., Markow T. A., Ranz J. M., Civetta A. Postmating Reproductive isolation between strains of *Drosophila willistoni*, *Fly (Austin)*. 2016. Vol. 10, No. 4. P. 162–171. DOI: 10.1080/19336934.2016.1197448
- Markow T. A., O'Grady P. Reproductive ecology of *Drosophila*, *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22, No. 5. P. 747–759. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01457.x
- Markow T. A., O'Grady P. M. *Drosophila: a guide to species identification and use*. 1st ed. London, UK: Elsevier Academic Press, 2006. 254 p.
- Mathur V., Schmidt P. S. Adaptive patterns of phenotypic plasticity in laboratory and field environments in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*. 2017. Vol. 71, No. 2. P. 465–474. DOI: 10.1111/evo.13144
- Moskalev A., Zhikrivetskaya S., Krasnov G., Shaposhnikov M., Proshkina E., Borisoglebsky D., Danilov A., Peregudova D., Sharapova I., Dobrovolskaya E., Solovov I., Zemskaya N., Shilova L., Snezhkina A., Kudryavtseva A. A comparison of the transcriptome of *Drosophila melanogaster* in response to entomopathogenic fungus, ionizing radiation, starvation and cold shock, *BMC Genomics*. 2015. Vol. 16, suppl 13. P. S8. DOI: 10.1186/1471-2164-16-s13-s8
- Murakami S. Stress resistance in long-lived mouse models, *Exp Gerontol*. 2006. Vol. 41, No. 10. P. 1014–1019. DOI: 10.1016/j.exger.2006.06.061
- Murakami S., Johnson T. E. A genetic pathway conferring life extension and resistance to UV stress in *Caenorhabditis elegans*, *Genetics*. 1996. Vol. 143, No. 3. P. 1207–1218. DOI: 10.1093/genetics/143.3.1207
- Overgaard J., Kristensen T. N., Mitchell K. A., Hoffmann A. A. Thermal tolerance in widespread and tropical *Drosophila* species: does phenotypic plasticity increase with latitude?, *Am Nat*. 2011. Vol. 178, suppl 1. P. S80–96. DOI: 10.1086/661780
- Parashar V., Frankel S., Lurie A. G., Rogina B. The effects of age on radiation resistance and oxidative stress in adult *Drosophila melanogaster*, *Radiat Res*. 2008. Vol. 169, No. 6. P. 707–711. DOI: 10.1667/rr1225.1
- Parkash R., Kalra B., Sharma V. Changes in cuticular lipids, water loss and desiccation resistance in a tropical drosophilid: analysis of variation between and within populations, *Fly (Austin)*. 2008. Vol. 2, No. 4. P. 189–197. DOI: 10.4161/fly.6619
- Parkash R., Ranga P. Sex-specific divergence for adaptations to dehydration stress in *Drosophila kikkawai*, *J Exp Biol*. 2013. Vol. 216, No. Pt 17. P. 3301–3313. DOI: 10.1242/jeb.087650
- Parkash R., Singh D., Lambhod C. Divergent strategies for adaptations to stress resistance in two tropical *Drosophila* species: effects of developmental acclimation in *D. bipectinata* and the invasive species *D. malerkotliana*, *J Exp Biol*. 2014. Vol. 217, No. Pt 6. P. 924–934. DOI: 10.1242/jeb.096818
- Prediger C., Ferreira E. A., Zorzato S. V., Hua-Van A., Klasson L., Miller W. J., Yassin A., Madi-Ravazzi L. Saltational Episodes of Reticulate Evolution in the *Drosophila saltans* Species Group, *Mol Biol Evol*. 2024. Vol. 41, No. 12. P. msae250. DOI: 10.1093/molbev/msae250
- Przeslawski R., Byrne M., Mellin C. A review and meta-analysis of the effects of multiple abiotic stressors on marine embryos and larvae, *Glob Chang Biol*. 2015. Vol. 21, No. 6. P. 2122–2140. DOI: 10.1111/gcb.12833
- Ramniwas S., Kajla B. Divergent strategy for adaptation to drought stress in two sibling species of montium species subgroup: *Drosophila kikkawai* and *Drosophila leontia*, *J Insect Physiol*. 2012. Vol. 58, No. 12. P. 1525–1533. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2012.08.009
- Rose M. R., Vu L. N., Park S. U., Graves J. L., Jr. Selection on stress resistance increases longevity in *Drosophila melanogaster*, *Exp Gerontol*. 1992. Vol. 27, No. 2. P. 241–250. DOI: 10.1016/0531-5565(92)90048-5
- Rzezniczak T. Z., Douglas L. A., Watterson J. H., Merritt T. J. Paraquat administration in *Drosophila* for use in metabolic studies of oxidative stress, *Anal Biochem*. 2011. Vol. 419, No. 2. P. 345–347. DOI: 10.1016/j.ab.2011.08.023
- Shaposhnikov M., Proshkina E., Shilova L., Zhavoronkov A., Moskalev A. Lifespan and Stress Resistance in

- Drosophila* with Overexpressed DNA Repair Genes, *Sci Rep*. 2015. Vol. 5. P. 15299. DOI: 10.1038/srep15299
- Sisodia S., Singh B. N. Experimental evidence for nutrition regulated stress resistance in *Drosophila ananassae*, *PLoS One*. 2012. Vol. 7, No. 10. P. e46131. DOI: 10.1371/journal.pone.0046131
- Sisodia S., Singh B. N. Resistance to environmental stress in *Drosophila ananassae*: latitudinal variation and adaptation among populations, *J Evol Biol*. 2010. Vol. 23, No. 9. P. 1979–1988. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02061.x
- Soo S. K., Rudich Z. D., Ko B., Moldakozhayev A., AlOkda A., Van Raamsdonk J. M. Biological resilience and aging: Activation of stress response pathways contributes to lifespan extension, *Ageing Res Rev*. 2023. Vol. 88. P. 101941. DOI: 10.1016/j.arr.2023.101941
- Throckmorton L. H. The virilis Species Group, *The Genetics and Biology of Drosophila*. (Ashburner M., Carson H. L., Thompson J. N., Ed.). N.Y.: Academic Press, 1982. P. 227–296.
- Toda M. J., Sidorenko V. S., Watabe H. a., Kholin S. K., Vinokurov N. N. A Revision of the *Drosophilidae* (Diptera) in East Siberia and Russian Far East: Taxonomy and Biogeography, *Zoological Science*. 1996. Vol. 13, No. 3. P. 455–477. DOI: 10.2108/zsj.13.455
- Tyukmaeva V. I., Veltsos P., Slate J., Gregson E., Kauranen H., Kankare M., Ritchie M. G., Butlin R. K., Hoikkala A. Localization of quantitative trait loci for diapause and other photoperiodically regulated life history traits important in adaptation to seasonally varying environments, *Mol Ecol*. 2015. Vol. 24, No. 11. P. 2809–2819. DOI: 10.1111/mec.13202
- Wang B. C., Park J., Watabe H. A., Gao J. J., Xiangyu J. G., Aotsuka T., Chen H. W., Zhang Y. P. Molecular phylogeny of the *Drosophila virilis* section (Diptera: *Drosophilidae*) based on mitochondrial and nuclear sequences, *Mol Phylogenet Evol*. 2006. Vol. 40, No. 2. P. 484–500. DOI: 10.1016/j.ympev.2006.03.026
- Yuan R., Hascup E., Hascup K., Bartke A. Relationships among Development, Growth, Body Size, Reproduction, Aging, and Longevity – Trade-Offs and Pace-Of-Life, *Biochemistry (Mosc)*. 2023. Vol. 88, No. 11. P. 1692–1703. DOI: 10.1134/S0006297923110020
- Zemskaya N. V. Shaposhnikov M. V. Moskalev A. A. The relationship of lifespan with characteristics of life cycle and stress resistance in 12 species of *Drosophila*, *Adv Gerontol*. 2017. Vol. 30, No. 2. P. 192–199.
- Zhou K. I., Pincus Z., Slack F. J. Longevity and stress in *Caenorhabditis elegans*, *Aging (Albany NY)*. 2011. Vol. 3, No. 8. P. 733–753. DOI: 10.18632/aging.100367