



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. Gugotek
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»



Содержание № 2. 2026

От редакции

Про № 2

3

Оригинальные исследования

- | | | |
|---|--|---------|
| Баканев С. В. | <i>Прогнозирование потенциального ареала ледяной рыбы Champsoccephalus gunnari (Champsoccephalus gunnari) в Западной Арктике</i> | 4–25 |
| Земская Н. В.,
Шапошников М. В.,
Москалев А. А. | <i>Роль географического происхождения в формировании устойчивости к стресс-факторам у 12 видов Drosophila</i> | 26–45 |
| Калюжная О. Д. | <i>Влияние трифлуралина на карпа (Cyprinus carpio L.): острая и хроническая токсичность, гистологические изменения</i> | 46–55 |
| Лазарева Г. А.,
Орлов Д. А. | <i>Анализ флористического состава водоемов г. Дубна Московской области</i> | 56–67 |
| Ревухин А. А.,
Якимов В. Н.,
Кудрин И. А.,
Шурганова Г. В.,
Комов В. Т. | <i>Интенсивность накопления ртути в мышцах промысловых видов рыб Горьковского и Чебоксарского водохранилищ</i> | 68–84 |
| Тимченко А. И.,
Гилёв А. В. | <i>Размерная дифференциация и организация многовидового сообщества кокцинеллид (Coleoptera: Coccinellidae) Среднего Урала</i> | 85–92 |
| Фомичева Е. М.,
Евдокимов Е. Г.,
Ушаков В. В. | <i>Морфофункциональные особенности эритроцитов Rana temporaria L. (AMPHIBIA, ANURA) при гипотермии</i> | 93–104 |
| Черлин В. А.,
Лабазанов И. М. | <i>Влияние ветра на активность ушастых круглголовок (Phrynoscephalus mystaceus) на бархане Сарыкум</i> | 105–111 |

Письма в редакцию

- | | | |
|---|--|---------|
| Кутукова Е. С.,
Мандрыка О. Н.,
Глушковская Н. Б.,
Мухин И. А. | <i>Структурно-функциональный потенциал национального парка «Ладожские шхеры» как инструмент устойчивого развития</i> | 112–115 |
|---|--|---------|



Выпуск № 2

От редакции

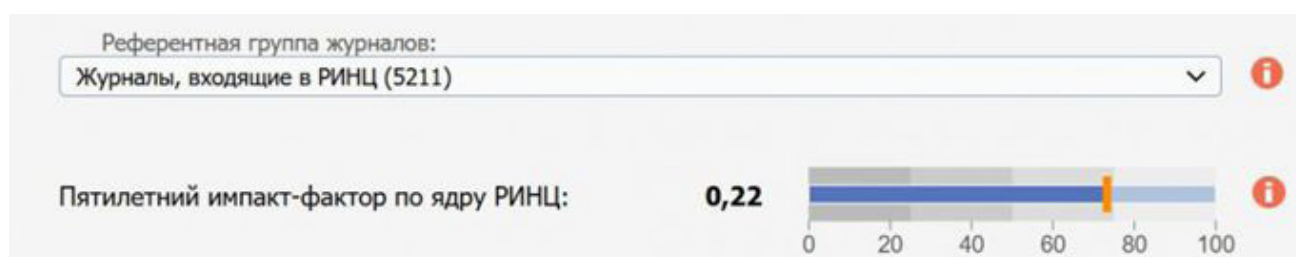
ПРО № 2

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Хочется обратить ваше внимание на обновленный интерфейс РИНЦ.

Теперь здесь более ярко показаны достижения журналов и авторов.

Мы по-прежнему выглядим лучше большинства журналов, но нам есть куда расти.



*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*



УДК 574.9:597.5(98+99)

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИ- АЛЬНОГО АРЕАЛА ЛЕДЯНОЙ РЫБЫ *CHAMPSOCEPHALUS GUNNARI* (*CHAMPSOSEPTALUS GUNNARI*) В ЗАПАД- НОЙ АРКТИКЕ

БАКАНЕВ
Сергей Викторович

доктор биологических наук, Полярный научно-исследовательский ин-
ститут морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), Рос-
сия, 183038, г. Мурманск, ул. Книповича, 6, tombus@gmail.com

Ключевые слова:

Champscephalus gunnari
ледяная рыба
моделирование
распределения видов
ансамблевое
моделирование
biomod2
биполярный перенос
экологическая ниша
интродукция
Западная Арктика

Аннотация: Исследование посвящено теоретической оценке экологиче-
ской пригодности арктических морей России для возможной интродук-
ции антарктической ледяной рыбы *Champscephalus gunnari* – потен-
циального объекта холодноводной аквакультуры, обладающего уникаль-
ной физиологией (отсутствие гемоглобина). Несмотря на внешнее сход-
ство полярных условий, количественный анализ переноса экологической
ниши между полушариями ранее не проводился. На основе данных о
присутствии вида у острова Южная Георгия (1840 ячеек, 1986–2023 гг.)
и абиотических предикторов (глубина, кислород, расстояние до берега,
придонная температура, соленость) построены ансамблевые модели
распределения вида (10 алгоритмов, пакет biomod2) с проекцией на ак-
ваторию Западной Арктики (65–90° с.ш., 0–120° в.д.) для современного
периода, 2050 и 2090 гг. по сценарию SSP5-8.5. Установлено, что 98.9 %
площади Арктики попадает в зону экстраполяции модели (MESS < 0), ин-
дексы перекрытия ниш минимальны (D = 0.097; I = 0.257). В современных
условиях повышенная пригодность среды (индекс HSI 0.6–0.8) приуроче-
на к прибрежным шельфам арктических архипелагов. К 2090 г. зоны с
ненулевым HSI сохраняются только у Северной Земли при выраженном
снижении значений. Полученные прогнозы носят гипотетический харак-
тер из-за узкого диапазона обучающих данных (только Южная Георгия) и
требуют расширения выборки за счет всех популяций вида, интеграции
физиологических моделей и учета биотических взаимодействий

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 25 марта 2026 года

Подписана к печати: 26 июня 2026 года

Введение

Арктический и Антарктический океаниче-
ские бассейны, разделенные тропическим
термическим барьером, демонстрируют ряд
глубоких экологических параллелей: низкие
температуры придонных вод, высокое со-
держание растворенного кислорода, выра-
женную сезонность первичной продукции
и доминирование зоопланктона в структуре
кормовой базы демерсальных рыб (Dunbar,
1968; Eastman, McCune, 2000). Это сходство
издавна привлекало внимание биогеогра-

фов и порождало гипотезы о возможности
существования антарктических stenotherm-
ных видов в высокоширотных водах Север-
ного полушария при условии преодоления
барьеров расселения (Андрияшев, 1986). Од-
нако до недавнего времени количественная
проверка таких гипотез была затруднена от-
сутствием формализованных инструментов,
позволяющих сопоставить экологические
требования вида с абиотическими условия-
ми географически удаленного региона. Раз-
витие методологии моделей распределения

видов (Species Distribution Models, SDM) и их ансамблевых реализаций (Araújo, New, 2007; Thuiller et al., 2009) открыло возможность строгой оценки пригодности среды в новых регионах на основе данных из нативного ареала, что делает задачу моделирования потенциального ареала антарктических видов в Арктике методически осуществимой.

Одним из наиболее экологически и хозяйственно значимых представителей холодноводной ихтиофауны Антарктики является ледяная рыба – *Champscephalus gunnari* Lönnberg, 1905 (Perciformes: Channichthyidae). Этот вид, принадлежащий к уникальному семейству белокровных щук (Channichthyidae), обладает исключительной адаптацией к экстремально низким температурам: его кровь лишена гемоглобина и эритроцитов, а транспорт кислорода обеспечивается исключительно за счет высокой растворимости кислорода в плазме крови при температурах от -2 до $+4$ °C (Ruud, 1954; Eastman, 1993; Near et al., 2012). *C. gunnari* является важнейшим объектом промысла в субантарктических водах Южной Георгии, Кергелена и островов Крозе, входящих в зону регулирования Комиссии по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (CCAMLR), а его биомасса в отдельные годы оценивается в сотни тысяч тонн (Everson, 2000).

Champscephalus gunnari – демерсально-пелагический вид, населяющий шельфовые воды в диапазоне глубин от 0 до 700 м, с концентрацией скоплений на глубинах 100–400 м (Everson, 2000). Вид строго стенотермен: оптимальный температурный диапазон составляет от -1.8 до $+2.0$ °C, критический верхний температурный предел не превышает $+4$ – 6 °C, что обусловлено необратимыми нарушениями кислородного гомеостаза при более высоких температурах (Pörtner et al., 2005). В качестве важнейших средообразующих факторов для данного вида выступают: температура воды на различных горизонтах, соленость, концентрация растворенного кислорода, глубина, структура донных осадков, а также обилие основных объектов питания – антарктического криля *Euphausia superba* и мезопелагических рыб (Kock, Everson, 1997).

Размножение *C. gunnari* носит сезонный характер: нерест приурочен к периоду июль – сентябрь (в условиях Южного полушария – зима), инкубация икры продолжается несколько месяцев при температурах, близких к нулю, а выклев личинок совпадает с нача-

лом весеннего фитопланктонного «цветения», обеспечивающего кормовую базу для ранних стадий развития (Kock et al., 1985). Продолжительность жизни вида составляет 8–12 лет, половозрелость наступает на 3–4-м году жизни.

Теоретической основой настоящего исследования служит концепция экологической ниши Гриннелла – Хатчинсона (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957), согласно которой ареал вида определяется совокупностью абиотических условий (n-мерный гиперобъем ниши), при которых вид способен поддерживать положительный прирост популяции. Если фундаментальная ниша вида достаточно широка для того, чтобы охватить экологические условия нового региона, а биотические фильтры и барьеры расселения не являются непреодолимыми, существует теоретическая возможность успешной акклиматизации или интродукции вида в этот регион (Soberón, Peterson, 2005; Elith, Leathwick, 2009).

Методология моделей распределения вида (Species Distribution Models, SDM) позволяет формализовать эту концепцию, связывая данные о присутствии / отсутствии вида с набором экологических предикторов и проецируя полученные зависимости на новые пространственные и/или временные контексты (Guisan, Zimmermann, 2000; Franklin, 2010). В последние два десятилетия SDM получили широкое применение в задачах оценки потенциальных ареалов инвазивных видов, рисков биологических инвазий, климатических сдвигов ареалов и отбора участков для реинтродукции редких видов (Peterson et al., 2011; Zurell et al., 2020).

Существенным методологическим достижением стала разработка ансамблевых подходов к моделированию, объединяющих прогнозы нескольких алгоритмов с целью снижения неопределенности, связанной с выбором конкретного метода (Araújo, New, 2007). Пакет biomod2 для языка программирования R (Thuiller et al., 2009; Pollock et al., 2014; Leroy et al., 2016) является на сегодняшний день одним из наиболее функциональных и широко используемых инструментов ансамблевого SDM-моделирования, реализующим более десяти алгоритмов машинного обучения и статистического моделирования: обобщенные линейные модели (GLM), обобщенные аддитивные модели (GAM), усиленные регрессионные деревья (GBM/BRT), случайный лес (RF), максимальную энтропию (MaxEnt), нейронные сети

(ANN), метод опорных векторов (SVM) и другие.

Применение SDM для оценки потенциала интродукции антарктических видов в арктические регионы представляет собой частный случай так называемого «переноса модели» (model transfer, extrapolation) в пространственно отдаленные регионы с аналогичными абиотическими условиями, но принципиально иным биотическим окружением (Elith et al., 2010; Zurell et al., 2012). Данный подход сопряжен с рядом методологических ограничений, важнейшим из которых является проблема экстраполяции за пределы обучающего пространства предикторов (MESS-анализ, ExDet-метрика), а также возможное нарушение принципа переноса ниши в условиях неполной реализации фундаментальной ниши в области обучения модели (Owens et al., 2013; Broennimann et al., 2012). Тем не менее корректно выполненный перенос модели, сопровождаемый анализом аналогичности климатических пространств и тщательным выбором предикторов, обеспечивает надежную первичную оценку пригодности среды нового региона для потенциально интродуцируемого вида (Peterson, 2003; Tingley et al., 2014).

Особую теоретическую интригу представляет биполярная симметрия ряда океанографических характеристик: оба полярных бассейна отличаются низкими температурами воды, высоким содержанием растворенного кислорода, выраженной сезонностью солнечной радиации и хлорофилла, а также доминированием зоопланктона в структуре кормовой базы демерсальных рыб. Это теоретически обосновывает гипотезу о частичном перекрытии реализованных ниш антарктических холодноводных стенотермов с условиями арктических шельфов, особенно в контексте текущего потепления последних (Dunbar, 1968; Eastman, McCune, 2000).

Практическая значимость настоящего исследования определяется несколькими взаимосвязанными обстоятельствами. Во-первых, российская аквакультура в арктических морях демонстрирует устойчивый рост, и диверсификация культивируемых видов за счет высокопродуктивных холодноводных рыб с высокой рыночной ценностью является стратегическим приоритетом отрасли (Задворкин, 2025). *C. gunnari*, обладая высокими темпами роста среди антарктических рыб, ценными пищевыми качествами мяса (низкое содержание жира, высокое – белка) и отсутствием гемоглобина (что обеспе-

чивает специфические органолептические характеристики), теоретически представляет интерес как объект холодноводной аквакультуры. Во-вторых, оценка возможности натурализации вида в случае непреднамеренного или преднамеренного попадания в арктические воды имеет принципиальное значение для экологической безопасности региона.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что настоящая работа носит исключительно теоретический и модельный характер. Реальная интродукция любого вида в естественные экосистемы сопряжена с серьезными экологическими рисками и требует всестороннего анализа потенциальных последствий для аборигенных сообществ, а также соответствия действующему природоохранному законодательству Российской Федерации и международным конвенциям.

Цель настоящего исследования состоит в теоретической оценке экологической пригодности арктических морей России как потенциального района интродукции ледяной рыбы на основе ансамблевого моделирования видового распределения (SDM) с использованием пакета *biomod2* в среде R и картографической визуализации индексов пригодности среды (Habitat Suitability Index, HSI).

Для достижения поставленной цели решаются следующие задачи:

Формирование базы данных о задокументированных местонахождениях *C. gunnari* в пределах его современного ареала (Южный океан, субантарктические острова) с использованием открытых биогеографических репозиториях (CCAMLR Data Centre);

Подбор и предобработка экологически значимых абиотических предикторов (температура воды; соленость; концентрация растворенного кислорода; глубина; наклон дна; концентрация хлорофилла а; толщина морского льда и др.) на основе глобальной океанографической базы данных Bio-ORACLE;

Построение ансамблевых SDM-моделей распределения *C. gunnari* с применением не менее шести алгоритмов (GLM, GAM, GBM, RF, MaxEnt, ANN) в пакете *biomod2*, оценка их предсказательной точности по метрикам TSS, AUC ROC, Boyce Index;

Проекция ансамблевых моделей на акватории арктических морей России (Баренцево, Карское, Лаптевых) с расчетом индекса пригодности среды (HSI) и его картографическая визуализация;

Анализ аналогичности климатических пространств (MESS-анализ, PCA ординация эколого-климатических пространств) обучающего ареала и проецируемого региона для оценки степени экстраполяции;

Интерпретация полученных карт HSI в контексте биологических требований вида, современных тенденций изменения климата Арктики и практической осуществимости интродукции.

Настоящая работа является, насколько известно автору, первым систематическим применением ансамблевого SDM-моделирования для оценки потенциала антарктического вида в акваториях Северного Ледовитого океана. Биполярный перенос экологической ниши холодноводного стенотермного вида, реализованный с использованием современных инструментов пространственного моделирования и актуальных батиметрических и климатических баз данных, ранее не осуществлялся ни для данного таксона, ни для морских гидробионтов в целом. Полученные результаты вносят вклад в понимание структуры экологической ниши белокровных щук (*Channichthyidae*) и в более общую дискуссию о механизмах и ограничениях полярной биогеографии морских рыб.

Таким образом, сочетание актуальности климатической проблематики, уникальных биологических свойств *C. gunnari*, методологических возможностей современного ансамблевого SDM-моделирования и практической значимости для рыбохозяйственного освоения арктических акваторий делает данное исследование своевременным и научно обоснованным.

Материалы

Исходные данные о встречаемости Champscephalus gunnari

В качестве исходных данных о присутствии ледяной рыбы использован открытый набор данных, предоставленный Британской антарктической службой (British Antarctic Survey) и депонированный в Центре полярных данных Великобритании (UK Polar Data Centre; <https://www.bas.ac.uk/data/uk-pdc/>). Этот набор содержит результаты донных траловых съемок, выполненных у острова Южная Георгия и скал Шаг (South Georgia and Shag Rocks) в период с 1986 по 2023 г. Съемки проводились преимущественно в летний период Южного полушария (ноябрь – февраль) по стратифицированно-рандомизированной схеме, охватывающей шель-

фовые глубины от 100 до 350 м, а также отдельные глубоководные станции до 1000 м (Hollyman et al., 2021). Начиная с 1991 г. использовалось стандартизированное траловое вооружение (донный трал FP-120 с горизонтальным раскрытием 18–20 м и ячейей в кутце 40 мм). Для каждой траловой станции фиксировались координаты начала и окончания траления, средняя глубина, площадь облова и общий улов *C. gunnari* (в кг). Всего исходный массив включает 6573 записи.

Из этого набора были отобраны только те траления, которые соответствовали стандартной методике съемки и имели достоверные координаты. Присутствие вида определялось как наличие положительного улова. Отсутствие фиксировалось при нулевом улове при условии, что траление выполнялось в пределах известного батиметрического диапазона вида (глубины менее 700 м), чтобы исключить ложные отсутствия, связанные с недоступностью местообитаний. Для устранения неоднородности усилия и приведения данных к единому пространственному разрешению исходные точки были агрегированы в ячейки регулярной сетки с шагом 0.05°. Для каждой ячейки рассчитано среднее значение присутствия (0 или 1), которое использовалось в качестве зависимой переменной в модели. Всего получено 1840 ячеек, для которых в дальнейшем извлекались значения экологических предикторов.

Следует учитывать, что методология моделей распределения видов (SDM) исторически разрабатывалась для неподвижных (растения) или малоподвижных (бентос) организмов, где связь между присутствием и абиотическими условиями наиболее прямая. Перенос этого подхода на nekton, в частности на активно мигрирующего *C. gunnari*, требует особого внимания к пространственному масштабу. Для минимизации искажений, связанных с подвижностью вида, все исходные траловые станции были агрегированы в ячейки сетки 0.05° (~5 км), что соответствует типичному суточному ходу и разрешению используемых океанографических данных. Используемые предикторы (придонная температура, соленость, кислород, глубина, расстояние до берега) отражают относительно стабильные или крупномасштабные градиенты среды, слабо зависящие от кратковременных перемещений рыб. Тем не менее получаемые значения HSI интерпретируются как *потенциальная пригодность среды*, а не как вероятность фактического присутствия, что накладывает

ограничения на прямое сравнение с наземными или бентосными SDM-прогнозами.

Координатная сетка для моделирования была построена в границах района исследований, определенных как прямоугольник с координатами 10–45° в.д. и 66–72° ю.ш. (акватория вокруг о. Южная Георгия). Ячейки сетки, попадающие на сушу, исключались с помощью векторных данных R-библиотеки *rnatuarearth*. Для каждой оставшейся ячейки рассчитывалось расстояние до берега (в км) с использованием функции *dist2land* из пакета *ggOceanMaps*. Значения абиотических предикторов (температура, соленость, концентрация кислорода и др.) извлекались из глобальной океанографической базы данных Bio-ORACLE методом билинейной интерполяции для центра каждой ячейки. Из 19 биоклиматических слоев Bio-ORACLE после оценки мультиколлинеарности (фактор инфляции дисперсии, VIF) и доли объясненной дисперсии в однопредикторных GAM-моделях были оставлены пять переменных, обладающих наибольшей предсказательной способностью и минимальной корреляцией между собой: глубина (DEPTH), концентрация растворенного кислорода (OX), расстояние до берега (DIST), придонная температура (TEMP) и соленость (SAL).

Данные проекции и климатический сценарий

Для оценки потенциальной пригодности среды в арктических водах России использованы данные океанографических предикторов, полученные из базы Bio-ORACLE (Assis et al., 2024), которая предоставляет глобальные растровые слои для современных и будущих климатических условий. В качестве прогностического периода рассмотрены три временных среза: современный (2000–2020 гг., осредненные значения), середина XXI в. (2050 г.) и конец XXI в. (2090 г.). Проекция будущего климата основана на сценарии социально-экономического развития SSP5-8.5 (Shared Socioeconomic Pathway 5–8.5), соответствующем траектории с высокими выбросами парниковых газов и наиболее выраженным потеплением (IPCC, 2022). Выбор данного сценария обусловлен тем, что он представляет собой экстремальный вариант климатических изменений и охватывает максимальный диапазон возможных состояний океанографических переменных. Это позволяет при анализе одного сценария оценить пределы, в которых может изменяться пригодность местообитаний для *C. gunnari*.

Пространственная область проекции ограничена акваторией Западной Арктики в пределах от 0° до 120° в.д. и от 65° до 90° с.ш., что охватывает Баренцево, Карское моря и прилегающие районы Северного Ледовитого океана, включая архипелаги Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля и Северная Земля. Данный район выбран в качестве модельного полигона для разработки методического подхода к оценке потенциала интродукции антарктических видов в российскую Арктику, поскольку он характеризуется наибольшей изученностью океанографических условий и наличием детальных данных об арктической биоте. Для всех ячеек регулярной сетки с разрешением 0.05° (9034 точки) из растров Bio-ORACLE были извлечены значения пяти предикторов, идентичных используемым при обучении модели: глубина, концентрация растворенного кислорода, расстояние до берега, придонная температура и соленость. Глубина и расстояние до берега принимались неизменными во всех временных срезах, тогда как температура, соленость и кислород варьировали в соответствии с климатическим сценарием.

Таким образом, сформированы три набора данных проекции (для 2000, 2050 и 2090 гг.), каждый из которых содержит значения предикторов для всех 9034 точек и служит основой для расчета индекса пригодности среды (HSI) по ансамблевой модели.

Методы

Оценка границ применимости модели

При построении моделей экологической ниши (SDM) на основе данных из нативного ареала (Южный океан) и их проекции на географически удаленный регион (российская Западная Арктика) важным этапом является формализованная оценка того, насколько условия среды в области проекции соответствуют диапазону условий, на которых модель обучалась. Экстраполяция за пределы обучающего пространства предикторов может приводить к ненадежным и биологически некорректным прогнозам (Elith et al., 2010; Zurell et al., 2020). Для количественного определения границ применимости мы применили комплекс методов: (1) анализ многомерного сходства сред (MESS), (2) сравнение одномерных диапазонов каждого предиктора, (3) ординацию методом главных компонент (PCA) с визуализацией перекрытия экологических пространств и (4) расчет метрик перекрытия ниш с тестом эквивалентности.

Обучающая выборка включала 1840 точек с известными значениями присутствия / отсутствия *Champscephalus gunnari* и соответствующими значениями пяти предикторов: глубина (DEPTH), концентрация растворенного кислорода (OX), расстояние до берега (DIST), придонная температура (TEMP) и соленость (SAL). Данные проекции представляли собой 9034 ячейки регулярной сетки в секторе Западной Арктики (65–90° с.ш., 0–120° в.д.) для базового периода 2010–2020 гг.

Анализ MESS выполнен с помощью функции mess пакета dismo (Hijmans et al., 2015) на основе растровых данных проекции. Для каждой ячейки рассчитан индекс MESS; отрицательные значения указывают на условия, отсутствующие в обучающей выборке. Дополнительно ячейки категоризированы по степени экстраполяции: сильная ($\text{MESS} \leq -50$), умеренная ($-50 \leq \text{MESS} < -10$), слабая ($-10 \leq \text{MESS} < 0$) и интерполяция ($\text{MESS} \geq 0$). Для каждого предиктора определена доля ячеек арктической сетки, попадающих в диапазон «минимум – максимум» обучающих данных, а также доли ячеек со значениями ниже и выше этого диапазона.

Ординация выполнена методом PCA с центрированием и нормированием на единичную дисперсию. Вклад первых двух главных компонент в общую дисперсию составил 46.8 % и 28.8 % соответственно. Перекрывание ниш в пространстве первых двух осей оценено индексами Шёнера (D) и Хеллингера (I) с использованием функций пакета ecospat (Di Cola et al., 2017). Для проверки гипотезы об эквивалентности ниш проведен тест с 999 случайными перестановками.

Моделирование распределения вида и оценка качества

Для построения моделей экологической ниши *C. gunnari* использован ансамблевый подход, реализованный в пакете biomod2 (Thuiller et al., 2009). Применены десять алгоритмов, охватывающих различные классы моделей машинного обучения и статистического моделирования: обобщенные линейные модели (GLM), обобщенные аддитивные модели (GAM), усиленные регрессионные деревья (GBM), случайный лес (RF), классификационные деревья (CTA), гибкий дискриминантный анализ (FDA), искусственные нейронные сети (ANN), максимальная энтропия (MAXENT), максимизация энтропии с регуляризацией (MAXNET) и экстремальный градиентный бустинг (XGBOOST).

Каждый алгоритм имеет собственные допущения о форме зависимости и может по-разному отражать экологические предпочтения вида, поэтому их комбинация в ансамбле повышает робастность прогнозов.

Исходная выборка из 1840 записей (присутствия и псевдоотсутствия) была случайным образом разделена на калибровочную (80 %, 1472 точки) и валидационную (20 %, 368 точек) части для двух независимых повторностей кросс-валидации. На калибровочной выборке выполнялось обучение моделей, на валидационной – оценка их предсказательной способности на независимых данных. Для количественной оценки качества моделей использованы две стандартные метрики:

TSS (True Skill Statistic) – порогозависимая метрика, рассчитываемая как чувствительность + специфичность – 1. TSS принимает значения от –1 до +1, где +1 означает идеальное совпадение прогнозов с наблюдениями, 0 – предсказание не лучше случайного.

ROC AUC (Area Under the Receiver Operating Characteristic curve) – порогонезависимая метрика, измеряющая площадь под кривой зависимости доли истинно положительных случаев от доли ложноположительных. Значения AUC варьируют от 0.5 (модель не лучше случайной) до 1.0 (идеальное различение).

Совместное применение TSS и ROC AUC позволяет всесторонне оценить дискриминационную способность моделей как на обучающих, так и на тестовых данных, а также выявить возможное переобучение (резкое падение качества при переносе на валидацию).

После обучения индивидуальных моделей была построена ансамблевая модель методом средневзвешенного (EMmean), где вклад каждого алгоритма пропорционален его значению TSS на калибровочной выборке. Эта модель использована для дальнейшего прогнозирования пригодности среды в Арктике.

Для каждой пространственной ячейки ансамблевая модель вычисляет индекс пригодности среды (HSI, Habitat Suitability Index), который представляет собой средневзвешенную вероятность присутствия вида по всем алгоритмам ансамбля. Значения HSI нормированы к диапазону от 0 до 1, где 0 соответствует минимальной пригодности (условия, согласно моделям, непригодны для вида), а 1 – максимальной (условия наиболее благоприятны). В экологическом кон-

тексте HSI интерпретируется как мера того, насколько абиотические условия в данной точке соответствуют реализованной нише вида, выявленной по данным из нативного ареала. Чем выше HSI, тем больше оснований предполагать, что при отсутствии биотических ограничений и барьеров расселения вид мог бы здесь существовать.

Однако при переносе модели в новый регион, условия которого могут выходить за пределы обучающей выборки, абсолютные значения HSI становятся менее надежными. В таких ситуациях HSI следует рассматривать скорее как относительную меру для сравнения пригодности различных участков внутри области проекции, а не как точную оценку вероятности присутствия. Для характеристики неопределенности прогнозов, обусловленной выбором алгоритма, для каждой ячейки дополнительно рассчитывалось стандартное отклонение (SD) значений HSI, полученных от всех индивидуальных моделей. Высокие значения SD указывают на районы, где разные алгоритмы дают противоречивые прогнозы, что сигнализирует о повышенной неопределенности и требует особой

осторожности при интерпретации. Учет этой неопределенности особенно важен в свете результатов анализа границ применимости модели (см. соответствующий раздел).

Результаты

Оценка границ применимости модели

Результаты MESS-анализа показали, что лишь незначительная часть акватории (1.1 % площади, 101 ячейка) характеризуется значениями индекса ≥ 0 , что соответствует условиям интерполяции в пределах многомерного пространства обучающих данных (рис. 1А). Остальные 98.9 % площади относятся к зонам экстраполяции различной интенсивности (табл. 1). Наиболее обширной является зона умеренной экстраполяции (70.9 % площади, средний MESS = -26.5), где условия среды выходят за пределы гиперобъема обучающих данных, однако отклонение не превышает 10 процентилей. Зона сильной экстраполяции ($\text{MESS} \leq -50$) занимает 24.9 % площади и сосредоточена преимущественно в северных и восточных секторах исследуемого района (рис. 1Б).

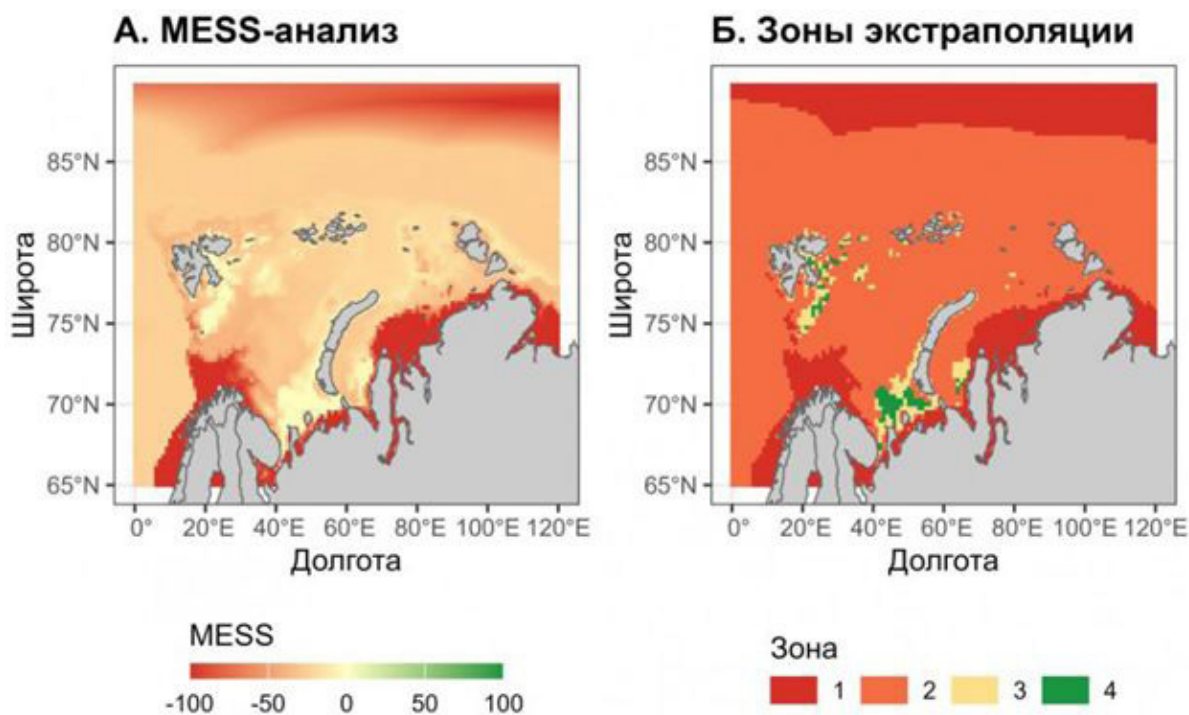


Рис. 1. Оценка границ применимости модели для *Champscephalus gunnari* при переносе из Антарктики в Арктику: А – карта индекса MESS (зеленый – интерполяция, красный – экстраполяция); Б – зоны экстраполяции по степени интенсивности (1 – сильная экстраполяция ($\text{MESS} < -50$); 2 – умеренная экстраполяция ($-50 \leq \text{MESS} < -10$); 3 – слабая экстраполяция ($-10 \leq \text{MESS} < 0$); 4 – интерполяция ($\text{MESS} \geq 0$)).

Fig. 1. Assessment of the limits of applicability of the model for *Champscephalus gunnari* when transferring from Antarctica to the Arctic: A – MESS index map (green – interpolation, red – extrapolation); B – extrapolation zones by intensity (1 – strong extrapolation, $\text{MESS} < -50$; 2 – moderate extrapolation, $-50 \leq \text{MESS} < -10$; 3 – weak extrapolation, $-10 \leq \text{MESS} < 0$; 4 – interpolation, $\text{MESS} \geq 0$).

Таблица 1. Распределение ячеек арктической сетки по зонам MESS

Зона	Число ячеек	Доля площади, %	Средний MESS
Сильная экстраполяция ($MESS \leq 50$)	2253	24.9	–219.3
Умеренная экстраполяция ($-50 \leq MESS \leq 10$)	6402	70.9	–26.5
Слабая экстраполяция ($-10 \leq MESS < 0$)	278	3.1	–3.67
Интерполяция ($MESS \geq 0$)	101	1.1	0.77

Анализ одномерных диапазонов предикторов показал, что наименьшее соответствие между областями обучения и проекции наблюдается для солёности: 91.7 % арктических ячеек имеют значения солёности вне пределов изменчивости в Южном океане (33.8–34.7 ‰), причем 83.3 % ячеек характеризуются более высокой солёностью (табл. 2). Температура также выходит

за границы обучающего диапазона в 77.3 % случаев, преимущественно в сторону более низких значений (68.8 %). Напротив, концентрация кислорода в 91.3 % ячеек укладывается в диапазон, наблюдаемый на шельфе о. Южная Георгия. Глубина и расстояние до берега имеют промежуточные значения (около 69 % ячеек в пределах диапазона).

Таблица 2. Доля ячеек арктической области, попадающих в диапазон обучающих данных и выходящих за его пределы

Предиктор	min (обуч.)	max (обуч.)	min (Арктика)	max (Арктика)	В диапазоне, %	Ниже минимума, %	Выше максимума, %
Глубина, м	59.8	4036.8	0.0	5005.7	69.2	12.0	18.8
O ₂ , мл/л	199.5	348.3	55.8	398.2	91.3	0.1	8.6
Расстояние до берега, км	0.35	401.8	0.0	833.6	69.3	1.5	29.2
Температура, °C	–0.40	2.26	–1.72	8.77	22.7	68.8	8.5
Солёность, ‰	33.79	34.69	4.19	37.04	8.3	8.4	83.3

РСА позволила визуализировать экологические пространства двух регионов в единой системе координат (рис. 2А). Облака точек Антарктики и Арктики слабо перекрываются: первая компонента (46.8 % дисперсии) разделяет регионы главным образом по градиенту солёности и температуры, вторая (28.8 %) – по глубине и кислороду. Контуры плотности распределения антарктических точек занимают компактную область, тогда как арктические точки образуют вытянутое вдоль РС1 облако с высокой плотностью в области низких температур и повышенной солёности.

Скрипичные диаграммы (см. рис. 2Б) демонстрируют принципиальные различия в распределениях предикторов между регионами. В Антарктике в районе о. Южная Георгия глубины не превышают 4037 м (медиана 209 м), тогда как в Арктике они достигают 5006 м, а медиана смещена к 1790 м. Расстояние до берега в Антарктике (медиана 34.8 км) значительно меньше, чем в Арктике (медиана 220 км), где максимум

достигает 834 км. Концентрация кислорода в Антарктике (медиана 272 мл/л) несколько ниже арктической (303 мл/л). Наиболее контрастны солёность и температура: в районе о. Южная Георгия солёность варьирует в узком диапазоне 33.8–34.7 ‰ (медиана 34.2 ‰), а в Арктике — от 4.2 до 37.0 ‰ (медиана 34.9 ‰). Температура в районе о. Южная Георгия положительна (медиана 1.46 °C), в Арктике — преимущественно отрицательна (медиана –0.69 °C). Таким образом, условия двух регионов практически не перекрываются по ключевым факторам, что объясняет низкие индексы перекрытия ниш (табл. 3). Индексы перекрытия ниш составили $D = 0.097$ и $I = 0.257$, что свидетельствует о крайне низком сходстве экологических пространств. Тест эквивалентности ниш не отверг нулевую гипотезу ($p = 1.000$), что указывает на отсутствие статистически значимого сходства между нишами двух регионов; наблюдаемое незначительное перекрытие не превышает ожидаемого при случайном перераспределении.

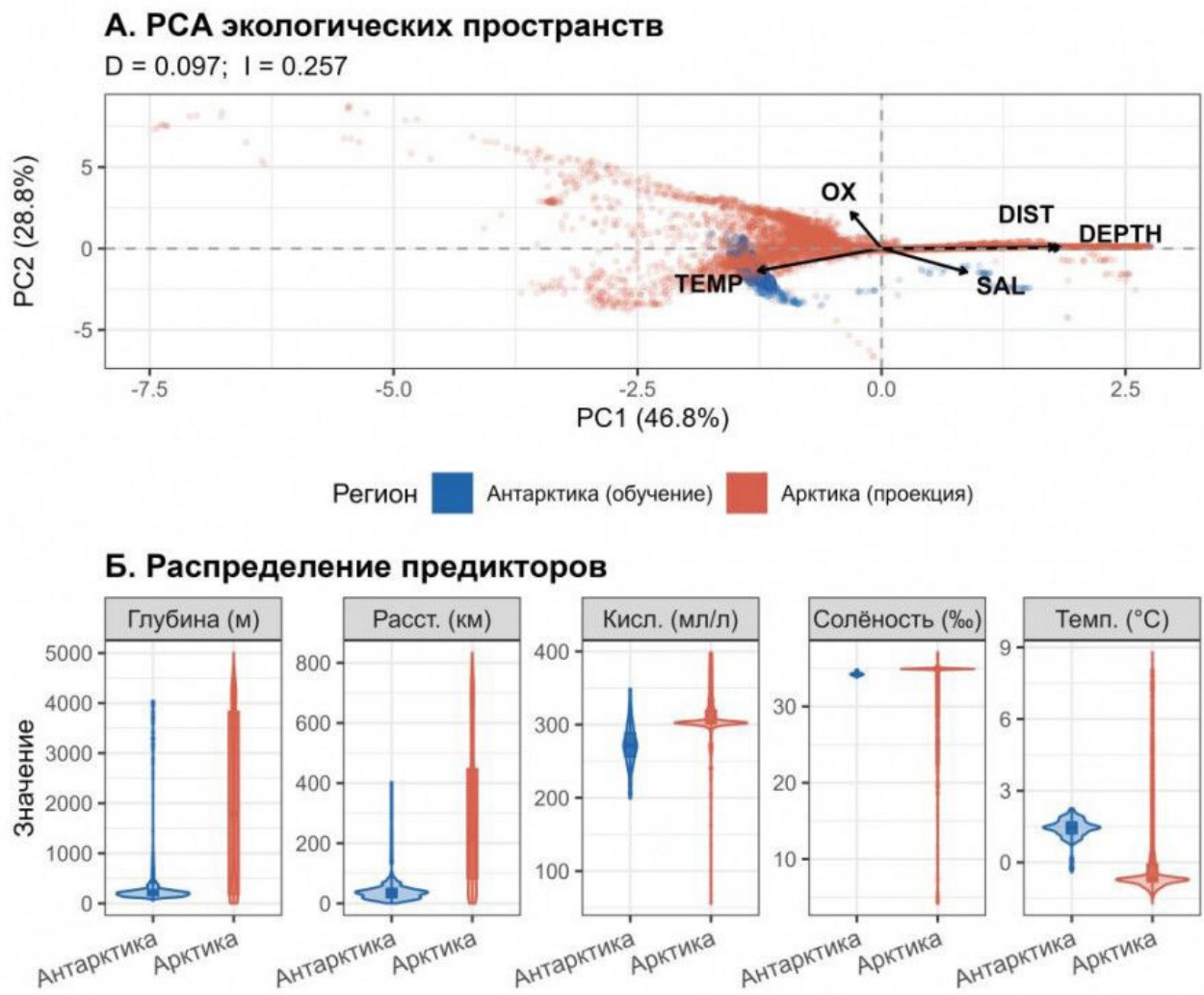


Рис. 2. Оценка границ применимости модели для *Champsocephalus gunnari* при переносе из Антарктики в Арктику (TEMP – температура; OX – кислород; SAL – солёность; DIST – расстояние до берега; DEPTH – глубина): А – PCA-биplot экологических пространств с контурами плотности; Б – скрипичные диаграммы распределения предикторов (глубина, расстояние до берега, кислород, солёность, температура) в двух регионах

Fig. 2. Assessment of the limit of applicability of the model for *Champsocephalus gunnari* when transferring from Antarctica to the Arctic (TEMP – temperature; OX – oxygen; SAL – salinity; DIST – distance to shore; DEPTH – depth): А – PCA biplot of environmental spaces with density contours; Б – violin plots of predictor distributions (depth, distance to shore, oxygen, salinity, temperature) in the two regions

Таблица 3. Метрики перекрытия экологических ниш в пространстве первых двух главных компонент

Метрика	Значение	Интерпретация
Индекс Шёнера (D)	0.097	Низкое перекрытие
Индекс Хеллингера (I)	0.257	Низкое перекрытие
<i>p</i> -значение теста эквивалентности	1.000	Ниши статистически не эквивалентны

Оценка качества моделей

Все десять алгоритмов показали высокую предсказательную способность на калибровочной выборке (рис. 3, правая панель). Средние значения TSS варьировали от 0.79 (FDA) до 0.99 (RF), а ROC AUC – от 0.92 (CTA) до 0.99 (RF). Наименьший разброс между повторностями кросс-валидации наблюдался у RF, GBM и XGBOOST, что свидетельствует об их устойчивости. На валидационной выборке (рис. 3, левая панель) показатели закономерно снизились, но оставались на приемлемом уровне: TSS 0.65–0.75, ROC AUC 0.84–0.94, при этом ранжирование алгорит-

мов в целом сохранилось. Отсутствие резкого падения качества при переходе от калибровки к валидации указывает на отсутствие существенного переобучения.

Ансамблевая модель, построенная методом средневзвешенного (EMmean), продемонстрировала сбалансированные метрики: TSS = 0.84, ROC AUC = 0.98 на калибровке. Высокое качество моделей в пределах обучающего ареала подтверждает адекватность описания реализованной ниши *C. gunnari*, однако не гарантирует успешного переноса в условия Арктики, что будет проанализировано ниже.

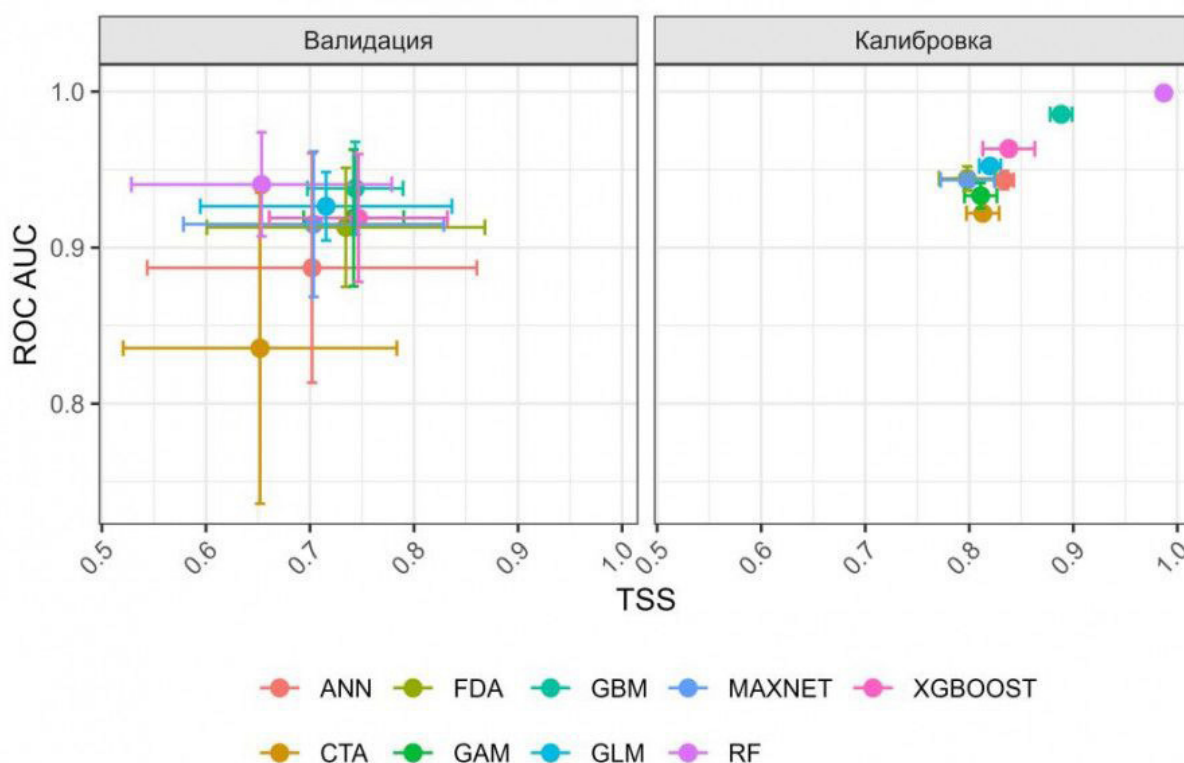


Рис. 3. Оценка качества моделей распределения *C. gunnari* на валидационной (слева) и калибровочной (справа) выборках. Точками показаны средние значения TSS и ROC AUC для каждого алгоритма (усредненные по двум повторностям); вертикальные и горизонтальные отрезки соответствуют стандартному отклонению

Fig. 3. Evaluation of the quality of *C. gunnari* distribution models based on validation (left) and calibration (right) samples. Points show mean TSS and ROC AUC values for each algorithm (averaged over two repetitions); vertical and horizontal bars indicate standard deviation

Пространственно-временное распределение индекса пригодности среды (HSI)

Результаты проекции ансамблевой модели (EMmean) на акваторию Западной Арктики для трех временных срезов представлены на рис. 4 (панели 1А–1В). В современных (базовый период 2000–2010-е гг.) условиях наиболее высокие значения HSI (0.6–0.8 и выше) приурочены к трем основным районам: (1) прибрежным акваториям

юго-восточной части Баренцева моря, включая Печорское море, (2) шельфовым водам, прилегающим к арктическим архипелагам – Шпицбергену, Земле Франца-Иосифа, Новой Земле и Северной Земле, и (3) юго-западным районам Карского моря (рис. 4, панель 1А). Повышенная пригодность среды в этих районах обусловлена сочетанием относительно небольших глубин, близости к берегу и придонных температур, наиболее

близких к оптимальному диапазону вида (от -1.8 до $+2.0$ °C). Напротив, наиболее низкие значения HSI (< 0.2) характерны для относительно глубоководных участков западной части Баренцева моря, находящихся под влиянием теплых атлантических вод, а также для

открытых акваторий к северу от архипелагов Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля и Северная Земля, где комбинация значительных глубин, удаленности от берега и температурного режима выходит за рамки экологических требований *C. gunnari*.

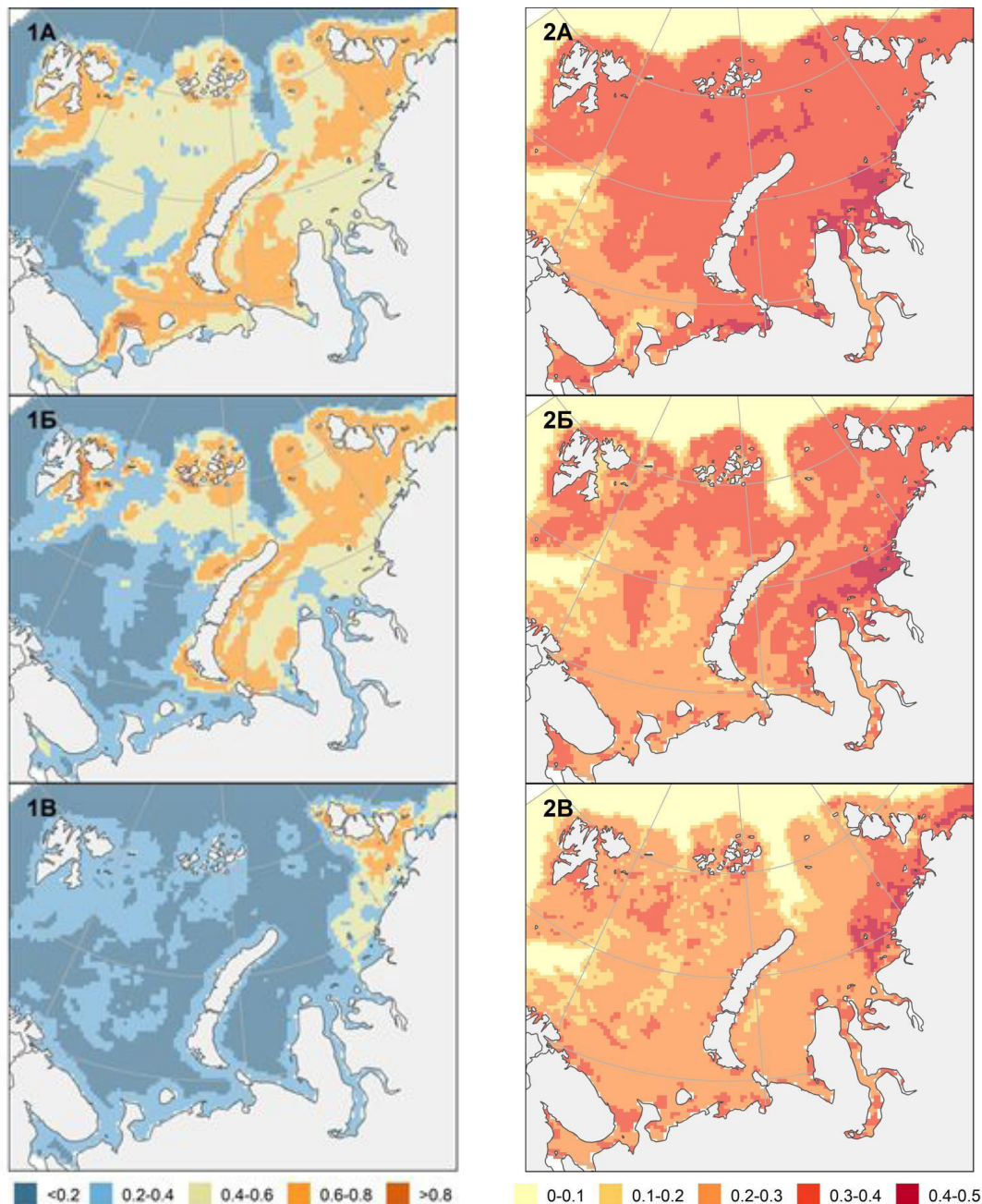


Рис. 4. Распределения индекса пригодности среды (1) и его стандартного отклонения между моделями (2) для ледяной рыбы при базовом сценарии (А), при прогнозе 2050 г. (Б) и 2090 г. (В)

Fig. 4. The distribution of the environmental suitability index (1) and its standard deviation between models (2) for icefish under the baseline scenario (A), with a forecast for 2050 (B) and 2090 (C)

Прогнозирование на 2050 г. демонстрирует выраженную тенденцию к сокращению площади акваторий с повышенным HSI (см. рис. 4, панель 1Б). Наиболее заметным изменением является практически полное исчезновение зон пригодности в Печорском море, что связано с прогнозируемым повышением придонных температур за пределы верхнего термического порога вида вследствие усиления адвекции атлантических вод. Вместе с тем прибрежные районы всех четырех арктических архипелагов – Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Новой Земли и Северной Земли – сохраняют умеренные значения HSI (0.4–0.6), выступая в качестве потенциальных рефугиумов, где шельфовые условия еще остаются в пределах экологической толерантности *C. gunnari*.

К концу столетия модель прогнозирует дальнейшее и существенное сокращение пригодных местообитаний во всех районах Западной Арктики (см. рис. 4, панель 1В). Зоны с $HSI > 0.4$ исчезают в прибрежных водах Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. Единственным районом, сохраняющим ненулевую пригодность среды, остаются прибрежные акватории архипелага Северная Земля, где прогнозируемое потепление наименее выражено благодаря удаленности от основных путей атлантической адвекции и влияния холодных арктических водных масс. Тем не менее и здесь происходит сокращение акваторий со значениями HSI, не превышающими 0.6–0.8, что свидетельствует о маргинальном характере условий.

Неопределенность прогнозов

Стандартное отклонение HSI между десятью алгоритмами ансамбля (см. рис. 4, панели 2А–2В) демонстрирует пространственную структуру, тесно связанную с результатами MESS-анализа. Максимальная неопределенность ($SD > 0.3$) между моделями в базовый период приурочена к районам с повышенными значениями HSI – прибрежным зонам архипелагов и Печорскому морю, что отражает расхождение алгоритмов при экстраполяции в области умеренного отклонения от обучающих данных. В открытых глубоководных акваториях с крайне низким HSI неопределенность минимальна ($SD < 0.1$), поскольку все модели единодушно прогнозируют непригодность среды. К 2050 и 2090 гг. зоны повышенной неопределенности сужаются параллельно с сокращением площади пригодных местообитаний, концентрируясь

в прибрежных районах Северной Земли – последнем участке с ненулевым HSI.

Таким образом, проекция ансамблевой модели выявляет отчетливую пространственно-временную динамику потенциальной пригодности арктических вод для ледяной рыбы: от относительно широкого распространения зон с повышенным HSI в прибрежных и шельфовых районах в современный период к их последовательному сокращению на фоне прогнозируемого потепления, с сохранением единственного потенциального рефугиума в районе архипелага Северная Земля к концу XXI в. Вместе с тем, учитывая, что все выявленные зоны пригодности расположены в области экстраполяции модели ($MESS < 0$), любые количественные оценки HSI следует рассматривать как гипотетические и требующие верификации.

Обсуждение

Полученные результаты свидетельствуют о существенном несоответствии абиотических условий в нативном ареале ледяной рыбы (шельф острова Южная Георгия) и в акватории Западной Арктики. Более 98 % площади арктического полигона попадает в зону экстраполяции модели ($MESS < 0$), а индексы перекрытия ниш Шёнера ($D = 0.097$) и Хеллингера ($I = 0.257$) указывают на минимальное сходство многомерных экологических пространств двух регионов. Тест эквивалентности ниш ($p = 1.00$) подтверждает, что наблюдаемое незначительное перекрытие не отличается от случайного. Эти данные однозначно показывают, что перенос модели, обученной на антарктических данных, в арктические условия представляет собой экстраполяцию в область экологического пространства, слабо представленную в обучающей выборке, и любые количественные оценки HSI должны рассматриваться как гипотетические (Elith et al., 2010; Zurell et al., 2012).

Ключевыми лимитирующими факторами выступают соленость и температура. Соленость в Арктике в 83.3 % ячеек превышает верхнюю границу антарктического диапазона в районе о. Южная Георгия (34.69 ‰), достигая 37.04 ‰ в западной части Баренцева моря под влиянием атлантических вод. Температура, напротив, в 68.8 % ячеек оказывается ниже минимума, зафиксированного в районе Южной Георгии (-0.40°C), опускаясь до -1.72°C . Примечательно, что последнее значение формально входит в заявляемый в

литературе оптимальный диапазон вида (от -1.8 до $+2.0$ °C; Egginton et al., 2002), однако в обучающей выборке оно не представлено. Это обстоятельство указывает на то, что модель описывает лишь часть реализованной, а не всю фундаментальную нишу вида, что является принципиальным ограничением переноса.

Одним из наиболее существенных методологических ограничений настоящего исследования, которое необходимо обсудить отдельно, является крайне небольшая пространственная протяженность акватории, на которой обучалась модель. Все данные о присутствии и отсутствии ледяной рыбы получены исключительно из одного географического района – шельфа острова Южная Георгия и скал Шаг (примерно 53 – 55° ю.ш., 34 – 42° з.д.), что соответствует акватории менее 200×300 км. Между тем ареал вида значительно шире: *C. gunnari* достоверно зарегистрирован у островов Кергелен (48 – 50° ю.ш., 68 – 70° в.д.), Херд и Макдональд (53° ю.ш., 73° в.д.), Крозе (46° ю.ш., 50° в.д.), Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов (60 – 63° ю.ш.), а также у берегов Антарктического полуострова (Kock et al., 1985; Everson, 2000). Каждый из этих районов характеризуется собственным набором океанографических условий: на Кергелене придонная температура может достигать $+3$ – 4 °C, а соленость варьирует шире (33.5 – 35.0 ‰), чем в районе Южной Георгии; у Южных Оркнейских островов, напротив, температуры зимой опускаются до -1.8 °C, а ледяной покров присутствует значительную часть года (Whitehouse et al., 2008).

Использование данных только из одного локалитета привело к тому, что обучающая выборка охватывает лишь узкий фрагмент реализованной ниши вида. Диапазон температур в обучающих данных составил от -0.40 до $+2.26$ °C, тогда как известный физиологический диапазон вида простирается от -1.8 до $+4$ – 6 °C (Pörtner et al., 2007). Соленость в обучающей выборке варьирует в крайне узком коридоре 33.79 – 34.69 ‰, что отражает относительную однородность водных масс на шельфе Южной Георгии, но не покрывает полного спектра соленостных условий, в которых вид встречается в других частях ареала. Аналогично, диапазон глубин (60 – 700 м) формально широк, но концентрация съемок на шельфовых глубинах (100 – 350 м) означает, что модель наиболее информативна именно для этого батиметрического интервала.

Именно это обстоятельство – ограниченное экологическое пространство обучающих данных – является главной причиной того, что подавляющая часть арктической акватории попадает в зону экстраполяции (98.9 % ячеек с $MESS < 0$). Если бы модель была обучена на данных, объединяющих все известные популяции *C. gunnari* (Южная Георгия, Кергелен, Херд, Крозе, Южные Шетландские и Оркнейские острова), обучающий диапазон температуры охватывал бы от -1.8 до $+4$ °C, солености – от 33.5 до 35.0 ‰, а глубины включали бы как мелководные участки (менее 50 м, характерные для Кергелена), так и материковый склон. В таком случае доля интерполяционных ячеек в Арктике была бы существенно выше, а значения HSI – более обоснованными. В частности, арктические районы с придонной температурой от -1.5 до 0 °C, которые в настоящей модели попадают в зону экстраполяции по температуре (68.8 % ячеек ниже минимума -0.40 °C), при расширенной обучающей выборке вошли бы в область интерполяции, поскольку вид успешно обитает при таких температурах у Южных Оркнейских островов.

Осознанный выбор одного локалитета для обучения в настоящем исследовании обусловлен несколькими причинами. Во-первых, данные Британской антарктической службы по Южной Георгии представляют собой наиболее длительный, пространственно плотный и методически стандартизированный ряд траловых съемок для *C. gunnari* (1986 – 2023 гг., 6573 траления, единая методика с 1991 г.), тогда как данные из других районов различаются по орудиям лова, протоколам, глубинам облова и временному покрытию, что создает риск систематических смещений при объединении. Во-вторых, формат настоящей работы предполагал разработку и апробацию методического подхода к биполярному переносу ниши, а не получение окончательных прогнозных карт; для этой задачи однородный и хорошо документированный набор данных предпочтительнее гетерогенного мультирегионального.

Все десять алгоритмов SDM продемонстрировали высокое качество на калибровочной и валидационной выборках (TSS 0.65 – 0.99 ; ROC AUC 0.84 – 0.99), что подтверждает адекватность описания реализованной ниши вида в пределах обучающей области. Однако высокое качество внутренней валидации не является гарантией надежности переноса модели в экологически новые условия (Araújo, New, 2007; Zurell et al.,

2020). Известно, что различные алгоритмы по-разному ведут себя при экстраполяции: древесные методы (RF, GBM, XGBOOST, СТА) склонны «замораживать» предсказания на уровне крайних узлов при выходе предикторов за пределы обучающих данных, тогда как параметрические модели (GLM, GAM) экстраполируют функциональную зависимость, что может приводить к биологически нереалистичным (в том числе отрицательным или сверхвысоким) значениям отклика (Elith et al., 2010; Merow et al., 2014).

Анализ стандартного отклонения HSI между алгоритмами подтвердил эту закономерность: максимальная межмодельная неопределенность ($SD > 0.3$) приурочена к районам с умеренными значениями HSI (прибрежные зоны архипелагов), где условия среды частично входят в диапазон обучающих данных по одним предикторам (глубина, кислород), но выходят за его пределы по другим (соленость, температура). В таких «пограничных» условиях модели расходятся наиболее сильно: одни алгоритмы присваивают ячейке высокий HSI на основании благоприятных значений глубины и кислорода, другие снижают прогноз из-за аномальных (с точки зрения обучающих данных) значений солёности. Напротив, в открытых глубоководных акваториях, где все предикторы далеко выходят за границы обучающего пространства, все модели единодушно дают низкий HSI, и неопределенность минимальна. Этот паттерн согласуется с общей рекомендацией использовать карты SD в качестве дополнительного фильтра достоверности прогнозов при переносе моделей (Thuiller et al., 2009).

Несмотря на значительную долю экстраполяции, пространственная структура HSI поддается содержательной экологической интерпретации. Наиболее высокие значения HSI в базовый период приурочены к прибрежным шельфовым районам четырех арктических архипелагов (Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Земля) и юго-восточной части Баренцева моря (Печорское море). Эти районы объединяет сочетание относительно небольших глубин (менее 300 м), близости к берегу и придонных температур, наиболее приближенных к оптимуму вида. Именно шельфовые районы вблизи архипелагов по своей топографической и гидрологической структуре в наибольшей степени напоминают шельф Южной Георгии, где модель была обучена: островные шельфы с крутыми склонами,

холодными придонными водами и относительно стабильной солёностью.

Прогнозируемое сокращение площади пригодных местообитаний к 2050 и 2090 гг. отражает прежде всего повышение придонных температур вследствие усиления адвекции атлантических вод в Баренцево и Карское моря – процесса, обозначаемого термином «бореализация Арктики» (Polyakov et al., 2020). Для *C. gunnari* как строго стенотермного вида с критическим верхним температурным пределом около $+4-6^{\circ}\text{C}$ (Pörtner et al., 2007) даже умеренное потепление на $1-2^{\circ}\text{C}$ выводит обширные акватории за границы физиологической толерантности. Наиболее раннее и полное исчезновение зон пригодности в Печорском море и прибрежных водах Шпицбергена закономерно: эти районы находятся ближе всего к путям атлантической адвекции и подвержены максимальному потеплению.

Сохранение ненулевого HSI в районе архипелага Северная Земля к концу столетия объясняется его удаленностью от основных путей поступления атлантических вод и преобладанием холодных арктических водных масс. Однако следует подчеркнуть, что даже для этого района все прогнозы находятся в зоне экстраполяции модели, а значения HSI не превышают $0.6-0.8$, что соответствует условиям, лишь частично пригодным для вида. Кроме того, прибрежные воды Северной Земли характеризуются выраженной сезонностью ледяного покрова, низкой первичной продуктивностью и отсутствием ключевых кормовых объектов *C. gunnari* (прежде всего антарктического криля *Euphausia superba*), что создает дополнительные биотические ограничения, не учтенные в абиотической модели.

Построенная модель основана исключительно на абиотических предикторах и не учитывает биотические взаимодействия, которые могут существенно модифицировать пригодность местообитаний. Среди наиболее значимых биотических факторов, отсутствующих в модели, следует выделить:

Кормовую базу. *C. gunnari* в нативном ареале питается преимущественно антарктическим крилем *Euphausia superba* и мизидами, вторично – мезопелагическими рыбами (Kock, Everson, 1997). В арктических водах *E. superba* отсутствует полностью, а его экологическими аналогами выступают иные виды эуфаузиид (*Thysanoessa inermis*, *T. raschii*, *Meganyctiphanes norvegica*), копеподы (*Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*) и ам-

филоды. Неизвестно, способен ли *C. gunnari* переключиться на эти кормовые объекты, учитывая его морфологическую специализацию (крупный рот, многочисленные тонкие жаберные тычинки, адаптированные к фильтрации криля).

Конкуренцию. В арктических морях экологическую нишу демерсально-пелагических планктофагов на шельфовых глубинах 100–400 м занимают виды семейств Gadidae (*Boreogadus saida*), Myctophidae, Stichaeidae и другие, адаптированные к местным условиям на протяжении миллионов лет. Конкурентоспособность интродуцированного антарктического вида в этих условиях представляется крайне сомнительной.

Хищничество и паразитизм. Арктическая фауна хищных рыб и морских млекопитающих существенно отличается от антарктической, и воздействие потенциальных хищников на популяцию интродукта непредсказуемо. Кроме того, отсутствие у *C. gunnari* гемоглобина может делать его уязвимым к паразитарным инфекциям, отсутствующим в нативном ареале.

Кроме того, среди наиболее значимых биотических и абиотических факторов, не учтенных в модели, следует выделить особенности условий полового созревания и нереста *C. gunnari*. В частности, локализация нерестилищ и характер икры требуют отдельного рассмотрения: икра у данного вида донная, что предполагает необходимость подходящего субстрата для икрометания и успешной инкубации. Кроме того, важным абиотическим фактором являются гидрологические условия, включая формирования течений, способствующих выносу личинок и молоди в акватории с оптимальными условиями нагула и сниженным давлением хищников. Все эти аспекты существенно влияют на жизненный цикл и выживаемость ранних стадий и не отражены в абиотической модели, построенной исключительно на физических параметрах среды, что ограничивает полноту прогноза потенциальной пригодности арктических экосистем для интродукции вида.

Все перечисленные биотические факторы действуют в направлении снижения реальной пригодности арктических местообитаний по сравнению с прогнозами абиотической модели. Это означает, что полученные значения HSI следует рассматривать как верхнюю границу потенциальной пригодности, которая в действительности, вероятно, всего, окажется еще ниже.

Уникальная физиология *C. gunnari* создает дополнительные ограничения, не учитываемые стандартными абиотическими SDM. Отсутствие гемоглобина и эритроцитов компенсируется рядом адаптаций: увеличенным объемом сердца, сниженной вязкостью крови, высокой плотностью капилляров в мышцах и жабрах, а также повышенным содержанием митохондрий (Egginton et al., 2002; Near et al., 2012). Эти адаптации эффективны при низких температурах, когда растворимость кислорода в плазме максимальна. При повышении температуры растворимость кислорода снижается, а метаболические потребности тканей возрастают, что приводит к кислородному дефициту. Критический температурный предел для белокровных рыб (около +4–6 °C) существенно ниже, чем для красно-кровных нототениевых, обитающих в тех же водах (Pörtner et al., 2007).

В арктических условиях, где температура придонных вод в ряде районов оказывается ниже минимальных значений, зарегистрированных в обучающей выборке, потенциальная проблема заключается не в перегреве, а в ином характере сезонной динамики. Если в Южном океане температурные колебания на шельфовых глубинах составляют менее 2 °C в годовом цикле, то в Баренцевом и Карском морях сезонный размах придонных температур может достигать 4–6 °C вследствие чередования атлантических и арктических водных масс. Способность *C. gunnari* переносить столь резкие температурные флуктуации не подтверждена экспериментально.

Кроме того, режим освещенности в Арктике (полярный день и полярная ночь) кардинально отличается от антарктического по фазировке: сезоны смещены на шесть месяцев. Нерест *C. gunnari* приурочен к антарктической зиме (июль – сентябрь), и его синхронизация с фотопериодом и продуктивностью вод может оказаться нарушенной в условиях Северного полушария, где аналогичный сезон приходится на лето – период максимальной температуры воды.

Опыт настоящего исследования позволяет сформулировать ряд рекомендаций для совершенствования подхода к биполярному переносу экологических ниш:

Во-первых, расширение обучающей выборки за счет включения данных из всех районов ареала *C. gunnari* (Кергелен, Херд, Крозе, Южные Оркнейские и Южные Шетландские острова, Антарктический полуо-

стров) позволит существенно расширить охватываемую модельную нишу и уменьшить долю экстраполяции при проекции в Арктику. Предварительные оценки показывают, что включение данных по Кергелену расширит температурный диапазон обитания до +4 °C, а данных по Южным Оркнейским островам сместит нижнюю границу до –1.8 °C, что приблизит модельную нишу к фундаментальной (Whitehouse et al., 2008).

Во-вторых, при существенной экстраполяции целесообразно дополнить корреляционные SDM механистическими моделями, учитывающими физиологические ограничения вида: биоэнергетические модели роста, модели кислородного режима, модели тепловой толерантности (Kearney, Porter, 2009). Такие модели позволяют прогнозировать пригодность среды исходя из первых принципов, а не из корреляций, что существенно повышает надежность прогнозов при экстраполяции.

В-третьих, использование нескольких климатических сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) с оценкой разброса прогнозов обеспечит более полное представление о неопределенности, связанной с будущей траекторией выбросов парниковых газов. В настоящей работе использован лишь экстремальный сценарий SSP5-8.5, что может вести к завышению масштабов потепления и, соответственно, к переоценке сокращения пригодных местообитаний к концу столетия.

В-четвертых, интеграция биотических предикторов (концентрация хлорофилла, биомасса зоопланктона, плотность бентоса) в модель позволит хотя бы частично учесть кормовые ограничения и приблизить прогнозы к реалистичным.

Несмотря на то что модель выявляет ряд районов с повышенным HSI, интерпретация этих результатов как обоснования для практической интродукции *C. gunnari* в арктические воды была бы некорректной. Помимо перечисленных выше методологических ограничений и биотических факторов, необходимо учитывать следующее.

Интродукция чужеродных видов в естественные экосистемы признана одной из пяти главных угроз глобальному биоразнообразию (IPBES, 2019). Морские экосистемы Арктики, находящиеся в состоянии быстрой трансформации под воздействием изменения климата, особенно уязвимы к дополнительным антропогенным воздействиям. Непреднамеренные последствия интродук-

ции – конкуренция с аборигенными видами, перенос патогенов и паразитов, нарушение трофических сетей – могут быть необратимыми (Molnar et al., 2008).

Международное и российское законодательство (Конвенция о биологическом разнообразии, Конвенция АНТКОМ, Федеральный закон «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» от 20.12.2004 № 166-ФЗ) устанавливает жесткие ограничения на акклиматизацию чужеродных видов, требуя всесторонней оценки экологических последствий и предварительного получения заключения уполномоченных органов. Любые практические шаги в направлении интродукции *C. gunnari* потребовали бы многолетних экспериментальных исследований в условиях аквакультуры с полным контролем жизненного цикла, включая воспроизводство, рост, питание и устойчивость к заболеваниям в условиях, приближенных к арктическим.

Вместе с тем полученные результаты представляют ценность как методический прецедент биполярного переноса экологической ниши и как первичная оценка масштаба экологического несоответствия между полярными бассейнами. Карты HSI, дополненные MESS-маской и картами неопределенности, могут использоваться для приоритизации районов в случае проведения экспериментальных работ: именно прибрежные районы Северной Земли, сохраняющие ненулевой HSI даже к концу столетия, представляют наибольший теоретический интерес.

Заключение

Настоящее исследование является первой попыткой систематического ансамблевого SDM-моделирования потенциального ареала антарктического вида в акваториях Северного Ледовитого океана. Результаты демонстрируют, что, несмотря на поверхностное сходство полярных условий двух полушарий, экологические пространства Арктики и района Южной Георгии различаются принципиально, прежде всего по солености, температуре и пространственной структуре шельфа. Вместе с тем выявленные районы с относительно повышенным HSI – прибрежные воды арктических архипелагов – подтверждают гипотезу о частичном перекрытии условий в узких шельфовых зонах, что согласуется с концепцией биполярного сходства полярных морских экосистем (Dunbar, 1968). Прогнозируемое потепление аркти-

ческих вод к концу XXI в. ведет к парадоксальному эффекту: повышение температуры, теоретически приближающее условия к оптимуму *C. gunnari* (от -1.8 до $+2$ °C), одновременно сопровождается сдвигами солености, кислородного режима и биотической структуры, которые в совокупности снижают общую пригодность среды.

Дальнейшее развитие данного направления требует расширения обучающей области модели за счет включения всех из-

вестных популяций *C. gunnari*, интеграции механистических физиологических моделей, учета биотических взаимодействий и рассмотрения нескольких климатических сценариев. Только комплексный подход, объединяющий корреляционное и механистическое моделирование с экспериментальными данными по физиологии вида, позволит перейти от гипотетических оценок к обоснованным прогнозам.

Библиография

- Андрияшев А. П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Труды Зоологического института АН СССР. 1986. Т. 153. С. 9–45.
- Задворкин А. С. Формирование комплекса рыбного хозяйства и торговли: экономическая консолидация организации управления // Вопросы рыболовства. 2025. Т. 26, № 1. С. 153–158. DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-1-153-1581
- Araújo M. B., New M. Ensemble forecasting of species distributions // Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22, № 1. P. 42–47. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Assis J., Fernández Bejarano S. J., Salazar V. W., Schepers L., Gouvêa L., Fragkopoulou E., Leclercq F., Vanhoorne B., Tyberghein L., Serrão E. A., Verbruggen H., De Clerck O. Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research // Global Ecology and Biogeography. 2024. Vol. 33, № 4. Art. e13813.
- Broennimann O., Fitzpatrick M. C., Pearman P. B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N. G., Thuiller W., Fortin M.-J., Randin C., Zimmermann N. E., Graham C. H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // Global Ecology and Biogeography. 2012. Vol. 21, № 4. P. 481–497. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., et al. Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // Ecography. 2017. Vol. 40. P. 774–787. DOI: 10.1111/ecog.02671
- Dunbar M. J. Ecological Development in Polar Regions: A Study in Evolution. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1968. 119 p.
- Eastman J. T. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment. San Diego: Academic Press, 1993. 322 p.
- Eastman J. T., McCune A. R. Fishes on the Antarctic continental shelf: evolution of a marine species flock? // Journal of Fish Biology. 2000. Vol. 57, Suppl. A. P. 84–102. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb02246.x
- Egginton S., Skillebeck C., Scheirer A., Resende A. Skeletal muscle adaptations in a naturally hypertrophied heart: long-term acclimation to temperature and lifestyle in Antarctic and sub-Antarctic notothenioid fish // Journal of Experimental Biology. 2002. Vol. 205, № 3. P. 361–374. DOI: 10.1242/jeb.205.3.361
- Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 677–697. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species // Methods in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 1, № 4. P. 330–342. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x
- Everson I. (ed.). Krill: biology, ecology and fisheries. Oxford: Blackwell Science, 2000. 372 p.
- Franklin J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 340 p.
- Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher // The Auk. 1917. Vol. 34, № 4. P. 427–433. DOI: 10.2307/4072271
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. Vol. 135, № 2–3. P. 147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. Dismo: species distribution modeling. 2015. R Package Version 1.0-12. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=dismo> (дата обращения: 26.03.2026).
- Hollyman P., Hill S., Laptikhovsky V., Belchier M., Gregory S., Clement A., Collins M. A long road to recovery: dynamics and ecology of the marbled rockcod (*Notothenia rossii*, family: Nototheniidae) at South Georgia, 50 years after overexploitation // ICES Journal of Marine Science. 2021. Vol. 78, № 9. P. 3328–3341. DOI: 10.1093/icesjms/fsab150
- Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol.

22. P. 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039
- IPCC. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2022. 3056 p. DOI: 10.1017/9781009325844
- IPBES. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services / Eds. E. S. Brondízio, J. Settele, S. Díaz, H. T. Ngo. Bonn: IPBES Secretariat, 2019. 1148 p. DOI: 10.5281/zenodo.3831673
- Kearney M., Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges // Ecology Letters. 2009. Vol. 12, № 4. P. 334–350. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kock K.-H., Duhamel G., Hureau J. C. Biology and status of exploited Antarctic fish stocks: A review // BIO-MASS Scientific Series. 1985. Vol. 6. P. 1–143.
- Kock K.-H., Everson I. Biology and ecology of mackerel icefish *Champscephalus gunnari*: an Antarctic fish lacking haemoglobin // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. 1997. Vol. 118, № 4. P. 1067–1077.
- Leroy B., Meynard C. N., Bellard C., Courchamp F. Virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions // Ecography. 2016. Vol. 39, № 6. P. 599–607. DOI: 10.1111/ecog.01388
- Merow C., Smith M. J., Edwards T. C., Guisan A., McMahon S. M., Normand S., Thuiller W., Wüest R. O., Zimmermann N. E., Elith J. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? // Ecography. 2014. Vol. 37, № 12. P. 1267–1281. DOI: 10.1111/ecog.00845
- Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C., Spalding M. D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity // Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6, № 9. P. 485–492. DOI: 10.1890/070064
- Near T. J., Dornburg A., Kuhn K. L., Job J. A., Zardus J., Miya M., Cheng C. H. C. Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109, № 9. P. 3434–3439. DOI: 10.1073/pnas.1115169109
- Owens H. L., Campbell L. P., Dornak L. L., Saupe E. E., Barve N., Soberón J., Ingenloff K., Lira-Noriega A., Hensz C. M., Myers C. E., Peterson A. T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas // Ecological Modelling. 2013. Vol. 263. P. 10–18. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011
- Peterson A. T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling // Quarterly Review of Biology. 2003. Vol. 78, № 4. P. 419–433. DOI: 10.1086/378926
- Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. Ecological niches and geographic distributions. Princeton: Princeton University Press, 2011. 328 p.
- Pollock L. J., Tingley R., Morris W. K., Golding N., O'Hara R. B., Parris K. M., Vesk P. A., McCarthy M. A. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM) // Methods in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 5, № 5. P. 397–406. DOI: 10.1111/2041-210X.12180
- Polyakov I. V., Alkire M. B., Bluhm B. A., Brown K. A., Carmack E. C., Chierici M., Danielson S. L., Ellingsen I., Ershova E. A., Gårdfeldt K., Ingvaldsen R. B., Pnyushkov A. V., Slagstad D., Wassmann P. Borealization of the Arctic Ocean in response to anomalous advection from sub-Arctic seas // Frontiers in Marine Science. 2020. Vol. 7. Art. 491. DOI: 10.3389/fmars.2020.00491
- Portner H. O., Storch D., Heilmayer O. Constraints and trade-offs in climate-dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline // Scientia Marina. 2005. Vol. 69. P. 271–285. DOI: 10.3989/scimar.2005.69s2271
- Ruud J. T. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment // Nature. 1954. Vol. 173, № 4410. P. 848–850. DOI: 10.1038/173848a0
- Soberón J., Peterson A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas // Biodiversity Informatics. 2005. Vol. 2. P. 1–10. DOI: 10.17161/bi.v2i0.4
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M. B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // Ecography. 2009. Vol. 32, № 3. P. 369–373. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Tingley M. W., Monahan W. B., Beissinger S. R., Moritz C. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges // Global Change Biology. 2014. Vol. 18, № 11. P. 3279–3290. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02784.x
- Whitehouse M. J., Meredith M. P., Rothery P., Atkinson A., Ward P., Korb R. E. Rapid warming of the ocean around South Georgia, Southern Ocean, during the 20th century: forcings, characteristics and implications for lower trophic levels // Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2008. Vol. 55, № 10. P. 1218–1228. DOI: 10.1016/j.dsr.2008.06.002
- Zurell D., Elith J., Schröder B. Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions // Diversity and Distributions. 2012. Vol. 18, № 6. P. 628–634. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x
- Zurell D., Franklin J., König C., Becker P. D., Durán A. P., Gravel D., Guisan A., Moor H., Rajagopal V., Schlagler

J., Thuiller W., Cabeza M. A standard protocol for reporting species distribution models // Ecography. 2020. Vol. 43, № 9. P. 1261–1277. DOI: 10.1111/ecog.04960

FORECASTING THE POTENTIAL RANGE OF MACKEREL ICEFISH (*CHAMPSOCEPHALUS GUNNARI*) IN THE WESTERN ARCTIC

BAKANEV
Sergey Victorovich

DSc, Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
(PINRO), 6, Knipovich St., Murmansk, 183763, Russia,
mombus@gmail.com

Key words:

Champscephalus gunnari
mackerel icefish
species distribution
modelling
ensemble modelling
biomod2
bipolar transfer
ecological niche
introduction
Western Arctic

Summary: The study theoretically assesses the environmental suitability of the Arctic seas of Russia for potential introduction of the Antarctic icefish (*Champscephalus gunnari*), a potential cold-water aquaculture species with a unique physiology (lack of hemoglobin). Despite the external similarities of the polar conditions, a quantitative analysis of the transfer of an ecological niche between hemispheres has not been carried out previously. Ensemble models of the distribution of the species (10 algorithms, the biomod2 package) were constructed with a projection on the water area of the Western Arctic (65–90°N, 0–120° E) for the modern period, 2050 and 2090, according to the SSP5 8.5 scenario. At that, we based on data on the presence of the species near the island of South Georgia (1840 cells, 1986–2023) and abiotic predictors (depth, oxygen, distance to shore, bottom temperature, salinity). Results show that 98.9% of the Arctic area falls within the extrapolation zone of the model (MESS < 0), niche overlap indices are minimal (D = 0.097; I = 0.257). In modern conditions, the increased suitability of the environment (HSI 0.6–0.8) is confined to the coastal shelves of Arctic archipelagos. By 2090, zones with non-zero HSI remain only around the Severnaya Zemlya with a marked decreased in values. The obtained forecasts are hypothetical due to the narrow range of training data (South Georgia only) and require expanding the sample to include all populations of the species, integrating physiological models, and accounting for biotic interactions.

Received on: 25 March 2026

Published on: 26 June 2026

References

- Andriyashev A. P. General review of the Antarctic bottom fish fauna, Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. 1986. T. 153. P. 9–45.
- Araújo M. B., New M. Ensemble forecasting of species distributions, Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22, No. 1. P. 42–47. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Assis J., Fernández Bejarano S. J., Salazar V. W., Schepers L., Gouvêa L., Fragkopoulou E., Leclercq F., Vanhoorne B., Tyberghein L., Serrão E. A., Verbruggen H., De Clerck O. Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research, Global Ecology and Biogeography. 2024. Vol. 33, No. 4. Art. e13813.
- Broennimann O., Fitzpatrick M. C., Pearman P. B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N. G., Thuiller W., Fortin M. J., Randin C., Zimmermann N. E., Graham C. H., Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data, Global Ecology and Biogeography. 2012. Vol. 21, No. 4. P. 481–497. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- CC. et al.. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2022. 3056 p. DOI: 10.1017/9781009325844
- Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., et al. Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions, Ecography. 2017. Vol. 40. P. 774–787. DOI: 10.1111/ecog.02671
- Dunbar M. J. Ecological Development in Polar Regions: A Study in Evolution. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1968. 119 p.
- Eastman J. T. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment. San Diego: Academic Press, 1993. 322 p.
- Eastman J. T., McCune A. R. Fishes on the Antarctic continental shelf: evolution of a marine species flock?, Journal of Fish Biology. 2000. Vol. 57, Suppl. A. P. 84–102. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb02246.x
- Egginton S., Skillebeck C., Scheirer A., Resende A. Skeletal muscle adaptations in a naturally hypertrophied heart: long-term acclimation to temperature and lifestyle in Antarctic and sub-Antarctic

- notothenioid fish, Journal of Experimental Biology. 2002. Vol. 205, No. 3. P. 361–374. DOI: 10.1242/jeb.205.3.361
- Elith J., Kearney M., Phillips S. The art of modelling range-shifting species, Methods in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 1, No. 4. P. 330–342. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x
- Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time, Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 677–697. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Everson I. (ed.). Krill: biology, ecology and fisheries. Oxford: Blackwell Science, 2000. 372 p.
- Franklin J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 340 p.
- Grinnell J. The niche relationships of the California thrasher, The Auk. 1917. Vol. 34, No. 4. P. 427–433. DOI: 10.2307/4072271
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology, Ecological Modelling. 2000. Vol. 135, No. 2–3. P. 147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. Dismo: species distribution modeling. 2015. R Package Version 1.0-12. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=dismo> (data obrascheniya: 26.03.2026).
- Hollyman P., Hill S., Laptikhovsky V., Belchier M., Gregory S., Clement A., Collins M. A long road to recovery: dynamics and ecology of the marbled rockcod (*Notothenia rossii*, family: Nototheniidae) at South Georgia, 50 years after overexploitation, ICES Journal of Marine Science. 2021. Vol. 78, No. 9. P. 3328–3341. DOI: 10.1093/icesjms/fsab150
- Hutchinson G. E. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039
- IPBES. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services, Eds. E. S. Brondízio, J. Settele, S. Díaz, H. T. Ngo. Bonn: IPBES Secretariat, 2019. 1148 p. DOI: 10.5281/zenodo.3831673
- Kearney M., Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges, Ecology Letters. 2009. Vol. 12, No. 4. P. 334–350. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kock K, H., Duhamel G., Hureau J. C. Biology and status of exploited Antarctic fish stocks: A review, BIOMASS Scientific Series. 1985. Vol. 6. P. 1–143.
- Kock K, H., Everson I. Biology and ecology of mackerel icefish *Champscephalus gunnari*: an Antarctic fish lacking haemoglobin, Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology. 1997. Vol. 118, No. 4. P. 1067–1077.
- Leroy B., Meynard C. N., Bellard C., Courchamp F. Virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions, Ecography. 2016. Vol. 39, No. 6. P. 599–607. DOI: 10.1111/ecog.01388
- Merow C., Smith M. J., Edwards T. C., Guisan A., McMahon S. M., Normand S., Thuiller W., Wüest R. O., Zimmermann N. E., Elith J. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models?, Ecography. 2014. Vol. 37, No. 12. P. 1267–1281. DOI: 10.1111/ecog.00845
- Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C., Spalding M. D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity, Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6, No. 9. P. 485–492. DOI: 10.1890/070064
- Near T. J., Dornburg A., Kuhn K. L., Job J. A., Zardus J., Miya M., Cheng C. H. C. Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes, Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109, No. 9. P. 3434–3439. DOI: 10.1073/pnas.1115169109
- Owens H. L., Campbell L. P., Dornak L. L., Saupe E. E., Barve N., Soberón J., Ingenloff K., Lira-Noriega A., Hensz C. M., Myers C. E., Peterson A. T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas, Ecological Modelling. 2013. Vol. 263. P. 10–18. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011
- Peterson A. T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling, Quarterly Review of Biology. 2003. Vol. 78, No. 4. P. 419–433. DOI: 10.1086/378926
- Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. B. Ecological niches and geographic distributions. Princeton: Princeton University Press, 2011. 328 p.
- Pollock L. J., Tingley R., Morris W. K., Golding N., O'Hara R. B., Parris K. M., Vesk P. A., McCarthy M. A. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM), Methods in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 5, No. 5. P. 397–406. DOI: 10.1111/2041-210X.12180
- Polyakov I. V., Alkire M. B., Bluhm B. A., Brown K. A., Carmack E. C., Chierici M., Danielson S. L., Ellingsen I., Ershova E. A., Gårdfeldt K., Ingvaldsen R. B., Pnyushkov A. V., Slagstad D., Wassmann P. Borealization of the Arctic Ocean in response to anomalous advection from sub-Arctic seas, Frontiers in Marine Science. 2020. Vol. 7. Art. 491. DOI: 10.3389/fmars.2020.00491
- Portner H. O., Storch D., Heilmayer O. Constraints and trade-offs in climate-dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline, Scientia Marina. 2005. Vol. 69. P. 271–285. DOI: 10.3989/scimar.2005.69s2271

- Ruud J. T. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment, *Nature*. 1954. Vol. 173, No. 4410. P. 848–850. DOI: 10.1038/173848a0
- Soberón J., Peterson A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas, *Biodiversity Informatics*. 2005. Vol. 2. P. 1–10. DOI: 10.17161/bi.v2i0.4
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M. B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions, *Ecography*. 2009. Vol. 32, No. 3. P. 369–373. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Tingley M. W., Monahan W. B., Beissinger S. R., Moritz C. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges, *Global Change Biology*. 2014. Vol. 18, No. 11. P. 3279–3290. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02784.x
- Whitehouse M. J., Meredith M. P., Rothery P., Atkinson A., Ward P., Korb R. E. Rapid warming of the ocean around South Georgia, Southern Ocean, during the 20th century: forcings, characteristics and implications for lower trophic levels, *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2008. Vol. 55, No. 10. P. 1218–1228. DOI: 10.1016/j.dsr.2008.06.002
- Zadvorkin A. S. Formation of the fishery and trade complex: economic consolidation of management organization, *Voprosy rybolovstva*. 2025. T. 26, No. 1. P. 153–158. DOI: 10.36038/0234-2774-2025-26-1-153-1581
- Zurell D., Elith J., Schröder B. Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions, *Diversity and Distributions*. 2012. Vol. 18, No. 6. P. 628–634. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x
- Zurell D., Franklin J., König C., Becker P. D., Durán A. P., Gravel D., Guisan A., Moor H., Rajagopal V., Schlagler J., Thuiller W., Cabeza M. A standard protocol for reporting species distribution models, *Ecography*. 2020. Vol. 43, No. 9. P. 1261–1277. DOI: 10.1111/ecog.04960



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 высушиванию 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 °C, 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 °C. Для оценки устойчивости к повышенной температуре мух содержали на стандартной питательной среде в термостате при 35 °C. 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 °C. 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 °C представляет собой физиологически значимый, но не летальный порог, при котором запускаются все основные механизмы термотолерантности, тогда как температура 37 °C 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 вариабельности 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).

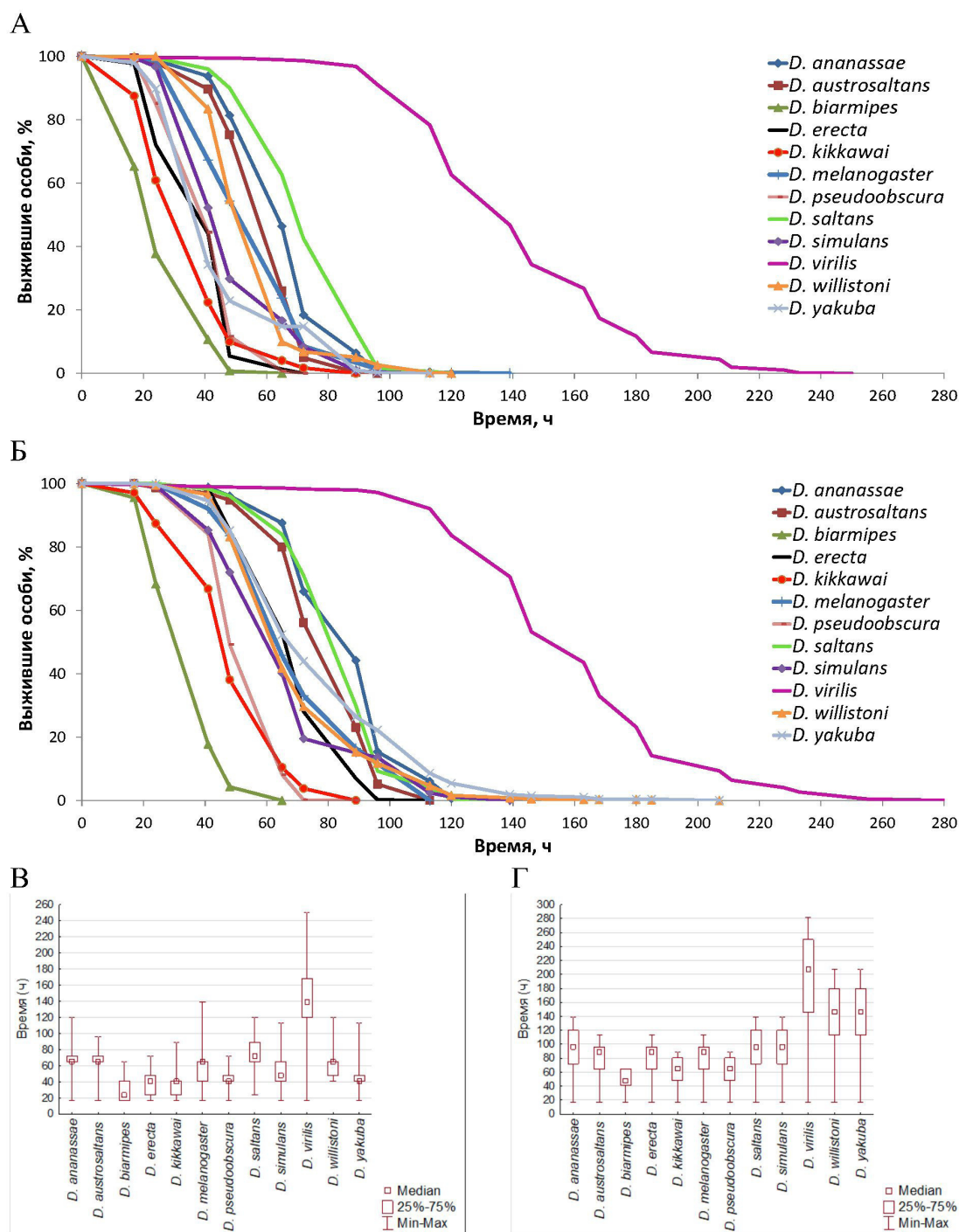


Рис. 1. Влияние голодания на выживаемость самцов (А, Б) и самок (Б, Г) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (Б, Г) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Сравнение диаграмм размаха проводили с использованием критерия 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

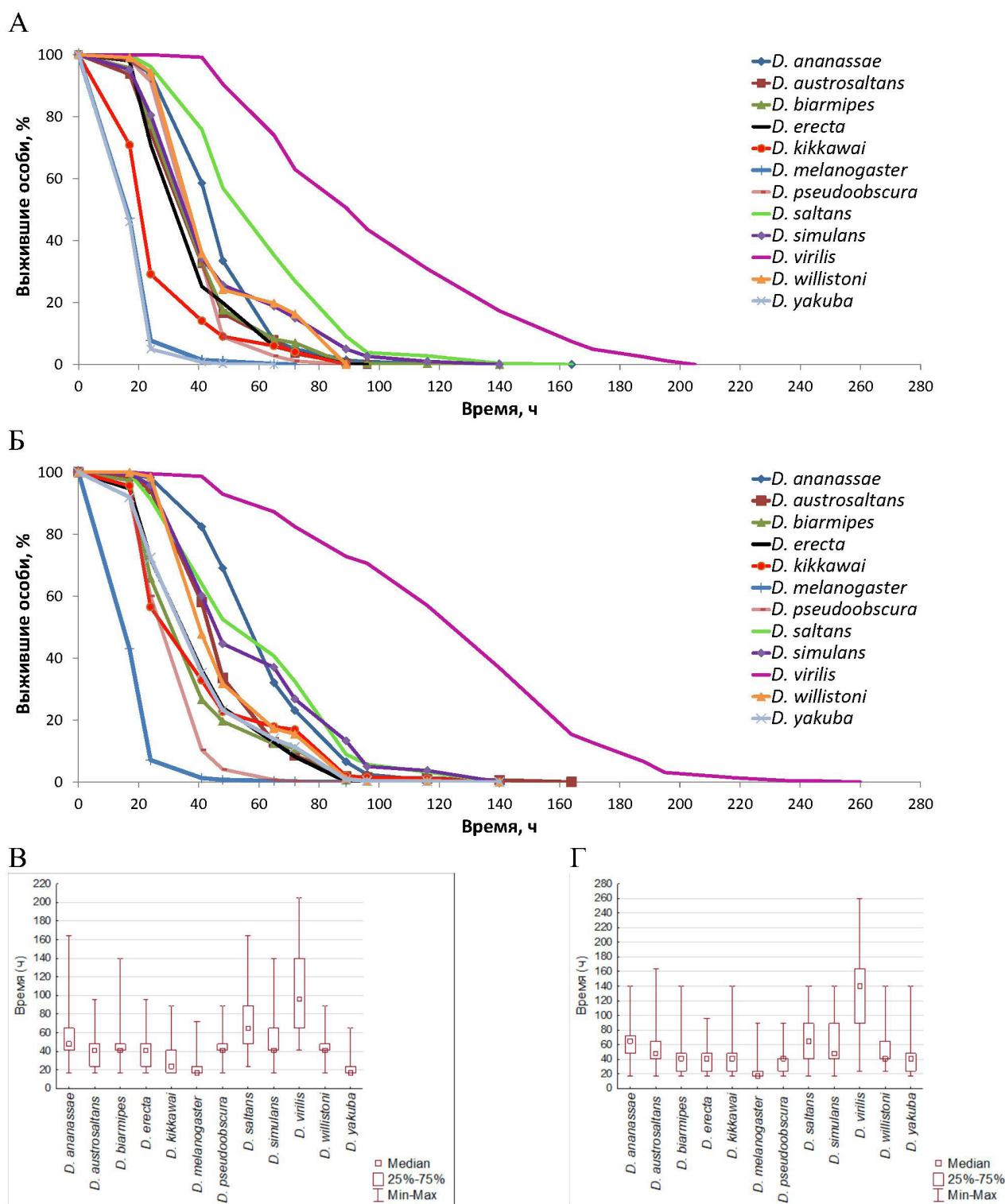


Рис. 2. Влияние прооксиданта параквата на выживаемость самцов (А, В) и самок (Б, Г) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (В, Г) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Сравнение диаграмм размаха проводили с использованием 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

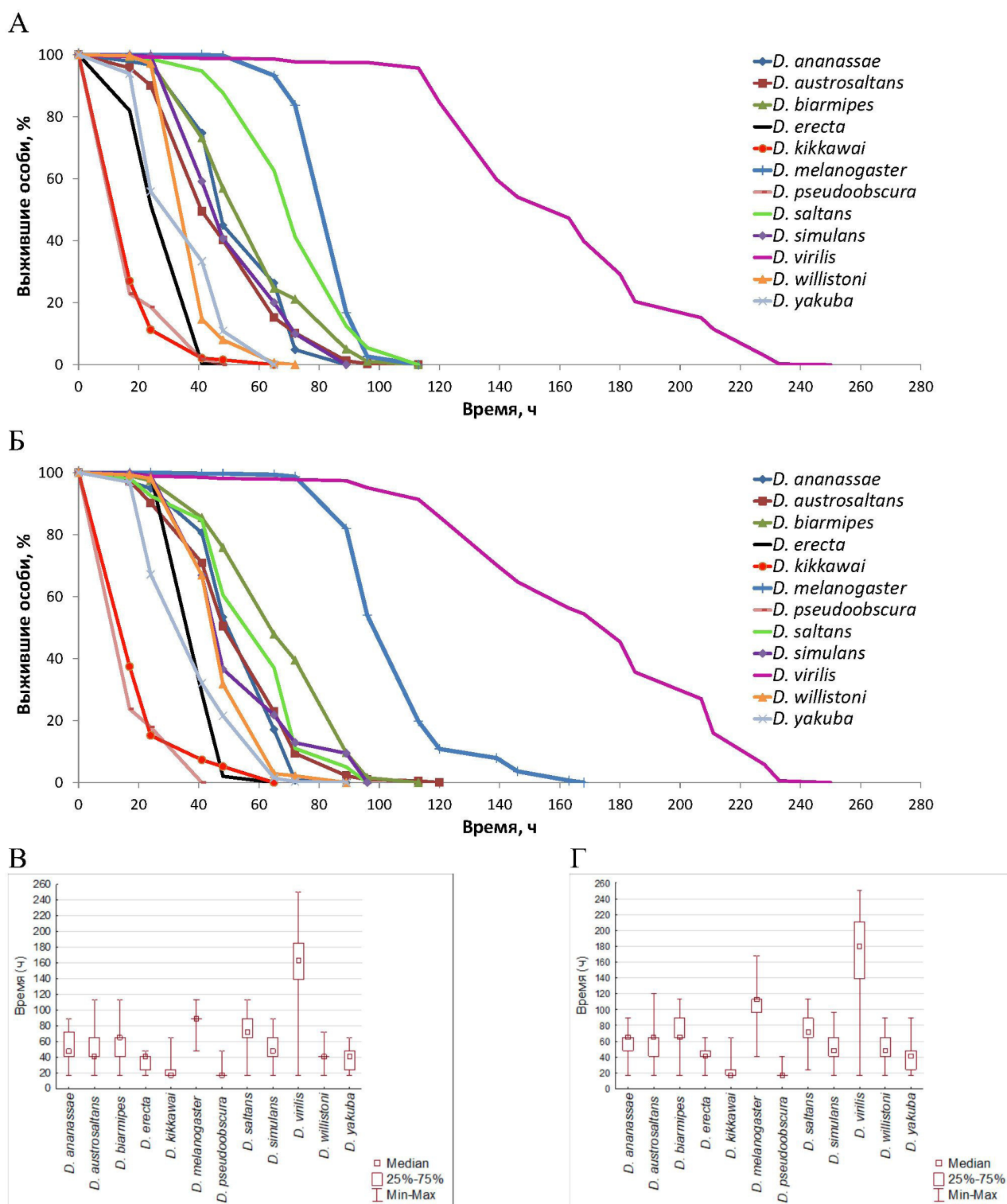


Рис. 3. Влияние гипертермии на выживаемость самцов (А, Б) и самок (Б, Г) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (Б, Г) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние значения. Сравнение диаграмм размаха проводили с использованием критерия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

Fig. 3. Effect of hyperthermia on the survival of males (A, B) and females (Б, Г) of different species of the genus *Drosophila*. (A, Б) – survival curves (Kaplan – Meier); (Б, 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

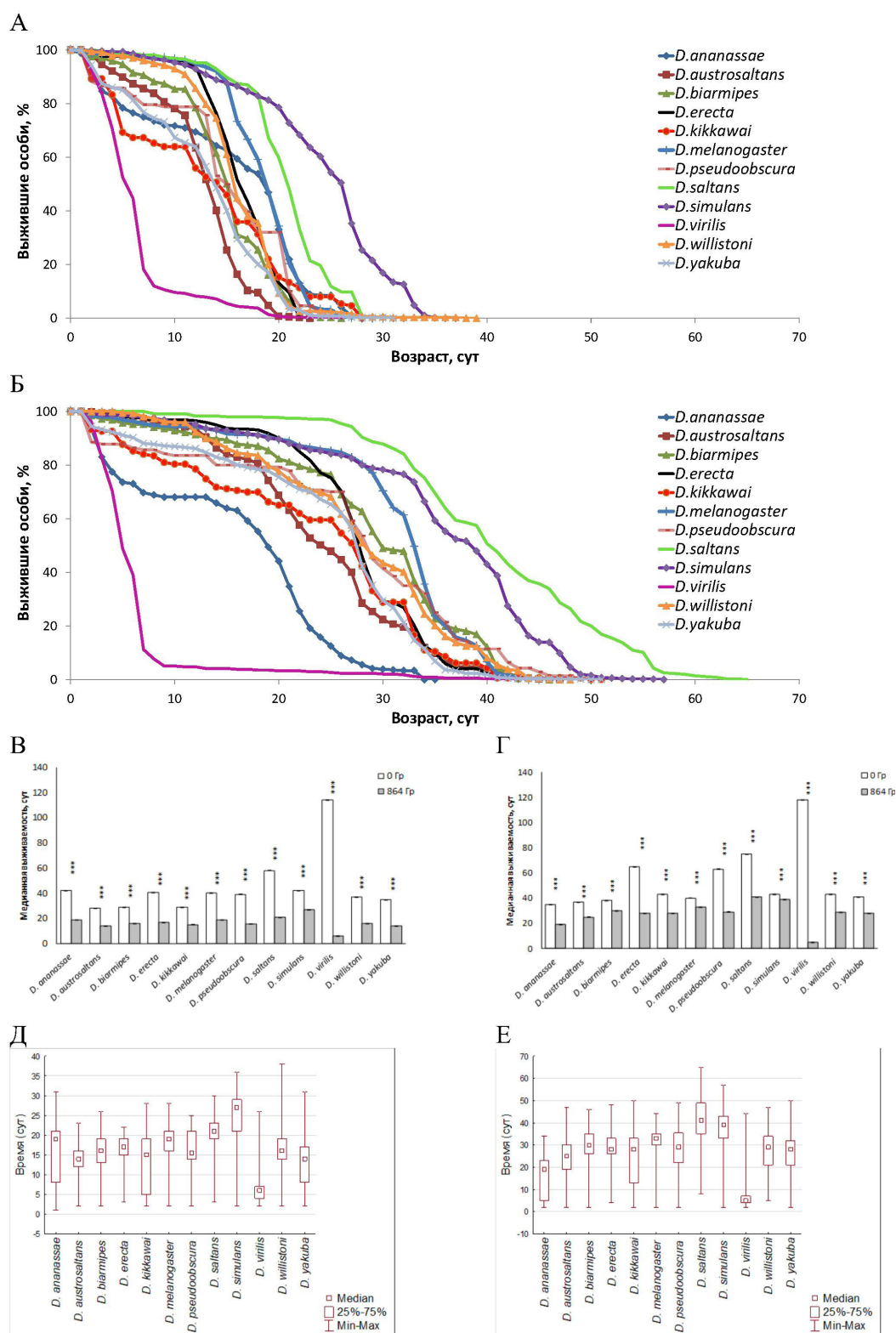


Рис. 4. Влияние γ -излучения (864 Гр) на выживаемость самцов (А, В, Д) и самок (Б, Г, Е) разных видов рода *Drosophila*. (А, Б) – кривые выживаемости (Kaplan – Meier); (В, Г) – относительная выживаемость после облучения; (Д, Е) – диаграммы размаха, отображающие медиану, интерквартильный размах и крайние 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 $\epsilon^2 = 0.62$ (сильный эффект). Для гипертермии наблюдалась тенденция ($\chi^2 = 4.81$, $p = 0.090$, $\epsilon^2 = 0.31$), 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

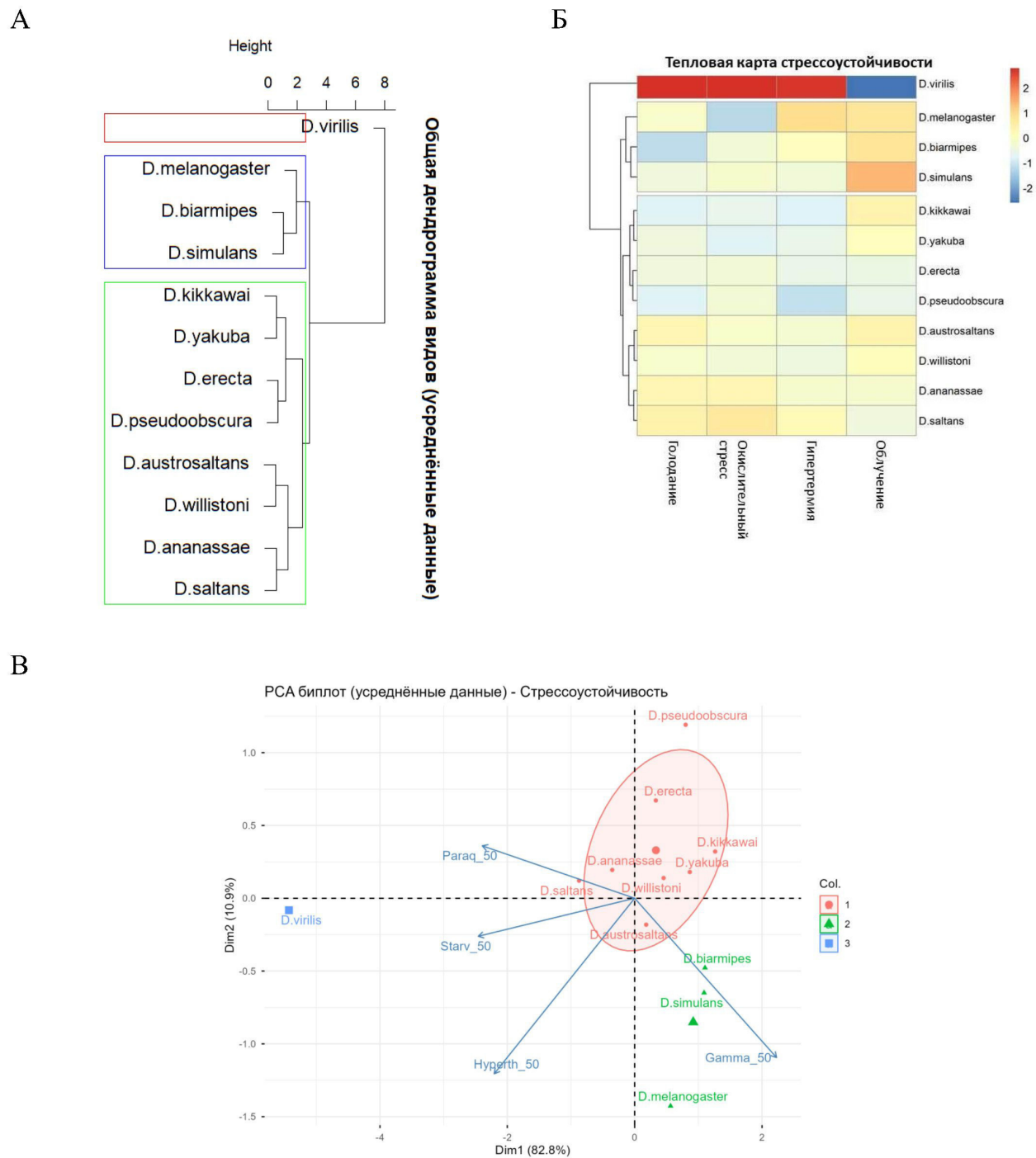


Рис. 5. Кластерный анализ стрессоустойчивости видов. А – дендрограмма, Б – тепловая карта, В – PCA биplot

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 вариабельности 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., 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. 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., Moskalev 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, amoskaev@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., 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, 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



УДК 597.5/9:504.53

ВЛИЯНИЕ ТРИФЛУРАЛИНА НА КАРПА (*CYPRINUS CARPIO* L.): ОСТРАЯ И ХРОНИ- ЧЕСКАЯ ТОКСИЧНОСТЬ, ГИСТОЛОГИЧЕ- СКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

КАЛЮЖНАЯ
Ольга Дмитриевна

РУДН им. Патриса Лумумбы, 117198, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая,
6, kalyuzhnaya.olya@list.ru

Ключевые слова:

Анонс к. э.
трифлуралин
карп (*Cyprinus carpio* L.)
острая токсичность
хроническая токсичность
гербициды
гистопатологические изменения
летальные концентрации
кумулятивное действие
биоиндикация

Аннотация: Повсеместное использование гербицидов в сельском хозяйстве приводит к их попаданию в водные экосистемы, где они представляют скрытую, но значительную угрозу для гидробионтов. Целью исследования являлось определение токсикометрических показателей (летальных и пороговых концентраций), изучение поведенческих реакций и выявление структурно-функциональных изменений в органах и тканях рыб при действии сублетальных доз препарата. В статье представлены результаты опытов острой (96 ч.) и хронической (30 суток) токсичности гербицида Анонс к. э. (действующее вещество – трифлуралин) для годовиков карпа (*Cyprinus carpio* L.). Определены летальные концентрации, пороговые уровни воздействия и исследованы гистопатологические изменения в органах и тканях рыб. Установлено, что при остром воздействии гербицид проявляет умеренную токсичность ($ЛК_{50} = 26,82$ мг/л), тогда как при хронической экспозиции его опасность значительно возрастает: пороговая концентрация снижается в 13 раз, а $ЛК_{50}$ – в 3.6 раза (до 7.50 мг/л). Гистологический анализ выявил системные повреждения, включая токсическую дистрофию печени, поражение миокарда и нарушения кровообращения в мозге и почках, начиная с концентрации 0.05 мг/л. Результаты свидетельствуют, что трифлуралин даже в низких концентрациях вызывает глубокие патоморфологические изменения, лежащие в основе нарушений физиологических функций и гибели рыб. Несмотря на низкий коэффициент биоаккумуляции ($K_m < 1$), вещество обладает высокой устойчивостью в окружающей среде и способно длительно сохраняться в донных отложениях, создавая постоянный риск для водных экосистем, особенно для эмбрионов и молоди рыб. Проведенное исследование подтверждает необходимость строгого нормирования содержания трифлуралина в воде рыбохозяйственных водоемов и учета его кумулятивного потенциала при экотоксикологической оценке.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 28 января 2026 года

Подписана к печати: 26 июня 2026 года

Введение

Вред гербицидов для окружающей среды – это комплексная проблема, выходящая далеко за рамки уничтожения целевых сорняков. Гербициды вызывают серьёзные экологические проблемы, противореча принципам устойчивого развития. Они являются основными загрязнителями почвы и водных ресурсов, приводят к деградации экосистем и снижению биоразнообразия. Эти вещества опасны для здоровья человека и губительны для полезных почвенных микроорганизмов, а период полураспада некоторых соединений может достигать одного года (Böcker et al., 2019; Krimsky, 2021; Sălceanu et al., 2023; Paul et al., 2024).

Гербициды вызывают каскадное разрушение водной экосистемы, отравляя организмы и нарушая хрупкий баланс. Данные вещества оказывают острое и хроническое токсическое действие на рыб, вызывая даже в малых дозах повреждение ДНК, нарушения в делении клеток, физиологические и морфологические изменения. Это влияет на нервную и репродуктивную системы, ориентацию, пищевое поведение и иммунитет, повышая уязвимость рыб. Наиболее чувствительны эмбрионы и мальки. Кроме того, гербициды сокращают кормовую базу, что ведёт к уменьшению численности рыб. (Solomon et al., 2013; Ojemaye et al., 2020; Lopes et al., 2022; Ribeiro et al., 2022).

Для исследования был выбран гербицид Анонс к.э., вещество запрещено применять в странах Евросоюза с 2007 года именно из-за высокой токсичности для рыб (Marinov et al., 2014). В Российской Федерации трифлуралин продолжает использоваться в сельском хозяйстве. Действующее вещество гербицида Анонс к.э (концентрат эмульсии) 480 г/л трифлуралина. Гербицид был первым разработанным динитроанилиновым гербицидом и находится на рынке уже 60 лет с момента его коммерциализации в 1964 году. На сегодняшний день трифлуралин остается одним из двух наиболее популярных используемых динитроанилиновых гербицидов (наряду с пендиметалином) и входит в число основных мировых видов гербицидов благодаря его цене (Ni et al., 2025). Конкретные культуры, для выращивания которых применяется гербицид: хлопчатник (*Gossypium hirsutum*), пшеница (*Triticum cereale*) и масличные культуры (Zhang et al., 2023). Свойства трифлуралина (гидрофобность, устойчивость к разложению, сорбция на органику

почвы) создают долговременный риск для водных экосистем, в особенности для рыб. (Gavrilescu, 2005; Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, 2025). Риски для водных экосистем наибольшие при непрерывном внесении трифлуралина, а при периодическом внесении в почву процессы разложения минимизируют этот риск (Yockim et al., 1980). Фотоллиз трифлуралина в воде увеличивается из-за реакции с гидроксильными радикалами, которые образуются при фотоллизе нитратов. Скорость разложения трифлуралина увеличивается на 63% при наличии в растворе воды 10 мг/л нитратов (Dimou et al., 2004). Трифлуралин попадает в водные экосистемы с поверхностным стоком и грунтовыми водами, где начинается негативное воздействие на зоопланктон, численность которого снижается. Далее идёт уменьшение кормовой базы и отравление рыб. У выживших рыб нарушается развитие, а также самцы могут терять репродуктивные способности. Донные отложения становятся токсичными, что подавляет восстановление экосистемы на месяцы (Grover et al., 1997; Рамеш, Баласубраманиан, 2001).

Карп (*Cyprinus carpio* L.) – важный объект аквакультуры и биоиндикатор пресноводных экосистем, используемый для оценки экотоксикологических рисков (Crooijmans et al., 1997; Rahman, 2015). Он активно накапливает пестициды, преимущественно в жировой ткани и печени, что позволяет проводить ретроспективный анализ хронологии загрязнения водоёмов (Oost van der et al., 2003; Павлов и др., 2020).

Целью исследования является комплексная оценка острой и хронической токсичности гербицида Анонс к.э. для карпа, определение летальных концентраций и изучение патологических изменений в органах и тканях для оценки экотоксикологического риска данного вещества. Научная новизна исследования заключается в комплексном подходе к изучению токсичности трифлуралина, сочетающем токсикометрические, поведенческие и гистологические методы, а также в установлении количественных параметров хронической токсичности и пороговых концентраций, вызывающих системные патологические изменения у карпа. Полученные данные могут быть использованы для прогнозирования воздействия трифлуралина на водные экосистемы.

Материалы

Опыты на годовиках карпа

(*Cyprinus carpio* L.) проводились в остром (96 ч) и хроническом (30 сут) режимах. Средняя масса рыб составляла 25.3 ± 2.1 г, длина – 12.5 ± 0.8 см. В каждой экспериментальной группе и контрольной группе находилось по 15 особей. Опыты проводились в трех повторностях. Концентрации в острых опытах: 1.0; 5.0; 10.0; 25.0; 50.0 и 100.0 мг/л; в хронических: 0.1; 0.5; 1.0; 5.0; 10.0; 25.0; 50.0 мг/л, что позволило охватить диапазон от заведомо подпороговых до летальных концентраций, установленных в остром опыте; для детальных физиолого-биохимических исследований: 0.01; 0.05; 0.1; 0.5 мг/л. Острые опыты проводили в аквариумах объемом 40 л, хронические – в ваннах объемом 180 л. Разный объем воды при одинаковой плотности посадки рыб выбран не случайно и обусловлен целями и длительностью каждого из экспериментов. В остром 96-часовом опыте используется меньший объем (40 л), что позволяет экономить препарат и упрощает поддержание заданных концентраций. В хроническом 30-суточном эксперименте увеличение объема до 180 л необходимо для обеспечения стабильности условий обитания рыб в течение длительного времени: в большем объеме воды медленнее накапливаются продукты метаболизма, лучше буферизируются колебания pH и температуры, а также снижается риск гипоксии. При этом плотность посадки была не одинаковой, а разной: в остром опыте она составила 15 особей на 40 л, в хроническом – 15 особей на 180 л. Температура воды в опытах находилась в пределах 16–18 °C, pH 7.2–7.4, содержание растворенного кислорода – 6.5–7.5 мг/л (контролировалось ежедневно). Рыб кормили стандартным комбикормом 1 раз в сутки. Растворы гербицида готовили на отстоянной водопроводной воде без использования дополнительных растворителей. Смену растворов в хроническом опыте проводили каждые 48 часов для поддержания стабильной концентрации. В ходе определения хронических опытов изучали поведение и клиническую картину отравления рыб. По окончании опытов рассчитывали параметры острой и хронической токсичности.

Главная цель патологоанатомических и гистологических исследований – выявление структурных изменений в органах и тканях под воздействием сублетальных концентраций гербицида. Оно проводилось в более низком диапазоне концентраций (0.01–0.5 мг/л). Для гистологических ис-

следований использовались только живые рыбы, выведенные из эксперимента на 5, 10, 20 и 30-е сутки. Рыб подвергали эвтаназии с помощью эмульсии, приготовленной из масла гвоздики и 95 % этилового спирта, что является гуманным способом эвтаназии. Погибшие в ходе эксперимента рыбы для гистологического анализа не использовались, так как в их тканях быстро развиваются аутолитические изменения (посмертный распад клеток), которые могут быть ошибочно интерпретированы как токсические повреждения. Производился разрез от ануса к жаберным крышкам, вскрывалась полость тела. Готовили парафиновые и замороженные срезы, окрашивали гематоксилином и эозином. Органы и ткани (жабры, кожа с мышцами, почки, печень, селезенка, кишечник, мозг, сердце) фиксировали в 10 % растворе нейтрального формалина.

Методы

Исследования проведены в соответствии с Приказом Федерального агентства по рыболовству от 26 мая 2025 г. № 296 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» (Приказ Федерального агентства по рыболовству..., 2025) и «Методическими указаниями по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов (ПДК и ОБУВ) загрязняющих веществ в воде водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение» (Методические указания..., 2011). При проведении исследования использовались общепринятые гистологические методы (Микодина и др., 2009). В работе использованы токсикологический (острые и хронические опыты), расчётно-статистический, клинический (наблюдение за поведением), патологоанатомический и гистологический методы. Работа велась с микроскопом Leica DM 2000 при увеличениях 100×, 200× и 400×.

Результаты

Эксперимент по острой токсичности гербицида для карпа проводился с шестью градациями концентраций гербицида и контролем. Количество рыб в каждом варианте опыта (*n*) составляло 15 особей. Зависимость гибели карпа от концентрации гербицида при 96-часовой экспозиции представлена в табл. 1.

Таблица. 1. Гибель годовиков карпа при остром воздействии (96 ч) гербицида Анонс к.э.

Концентрация гербицида, мг/л	Гибель карпа за 96 часов, %	Абсолютное число погибших особей (из 15)
Контроль	0	0
1.0	0	0
5.0	6.6	1
10.0	26.6	4
25.0	46.6	7
50.0	66.6	10
100.0	100	15

В контроле и при минимальной испытанной концентрации (1.0 мг/л) гибели не наблюдалось. Это указывает на пороговый характер действия. При концентрации 5.0 мг/л гибель составила 6.6 % (1 особь), что можно считать порогом летального действия в условиях острого опыта. С увеличением концентрации гибель прогрессивно возрастала: 26.6 % (10 мг/л), 46.6 % (25 мг/л), 66.6 % (50 мг/л). Концентрация 100 мг/л вызвала гибель всех подопытных рыб в течение

96 часов. Для годовиков карпа гербицид Анонс к.э. представляет умеренную опасность при кратковременном воздействии.

Эксперимент по хронической токсичности гербицида для карпа проводился с восьмью градациями концентраций гербицида и контролем. Количество рыб в каждом варианте опыта (*n*) составляло 15 особей. Данные по динамике токсичности представлены в табл. 2.

Таблица. 2. Динамика гибели и токсикометрические параметры гербицида Анонс к.э. для годовиков карпа при хроническом отравлении

Концентрация гербицида, мг/л	Гибель карпа за 30 суток, %	Абсолютное число погибших особей (из 15)
Контроль	0	0
0.1	0	0
0.5	13.3	2
1.0	26.6	4
5.0	40.0	6
10.0	60.0	9
25.0	80.0	12
50.0	100	15

В контроле и при концентрации 0.1 мг/л гибель полностью отсутствует. Концентрация 0.1 мг/л является экспериментально установленной максимальной недействующей концентрацией по показателю выживаемости. Четко прослеживается прямая зависимость: с увеличением концентрации в 10 раз (с 0.5 до 5.0 мг/л) гибель возрастает с 13.3 до 40.0 %. При 10 мг/л погибает большинство особей (60 %), а при 25 мг/л – 80 %. Концентрация 50 мг/л приводит к полной гибели рыб в течение 30 суток, что указывает на высокий хронический токсический потенциал при длительном воздействии даже средних доз.

На основе полученных данных был проведен пробит-анализ, аналогичный острому

опыту, что позволило рассчитать хронические токсикометрические показатели. Начало проявления клинических признаков отравления отмечено в растворе с концентрацией препарата 0.5 мг/л. Отмечалось волнообразное возбуждение, сменяющееся угнетением, а с повышением концентраций увеличивались выраженность и тяжесть проявления клинических признаков. Симптомы, развивающиеся у рыб в ходе 30-суточного эксперимента:

1. Начальная стадия: возбуждение, резкая реакция на внешние раздражители, нарушение координации.
2. Прогрессирование: рыбы периодически всплывают к поверхности, заглатывают

воздух, наблюдаются судорожные движения плавниками.

3. Терминальная стадия: рыбы опускаются на дно, совершают судорожные движения и погибают с широко раскрытым ртом.

Химический анализ тканей рыб показал, что коэффициент биоконцентрации ($K_m = C_{\text{органы}} / C_{\text{вода}}$) менее 1, что указывает на отсутствие способности трифлуралина к материальному накоплению (биоаккумуляции) в организме карпа.

Изменения регистрировались при вскрытии рыб, подвергшихся хроническому воздействию. Первые видимые признаки токсического поражения внутренних органов появляются при концентрации 0.05 мг/л. При более высоких концентрациях (> 0.5 мг/л) замечена кровенаполненность внутренних органов (гиперемия) и желтушность печени.

Гистологическое исследование выявило более тонкие и специфичные повреждения на тканевом и клеточном уровнях, результаты исследований представлены в табл. 3.

Таблица 3. Характер и локализация гистопатологических изменений

Орган / ткань	Наблюдаемые гистологические изменения	Интерпретация и патогенез
Печень	1. Застойная гиперемия междолевых капилляров. 2. Зернистая дистрофия печеночных клеток (гепатоцитов). 3. В единичных случаях – распад гепатоцитов	Печень – главный орган детоксикации. Гиперемия указывает на нарушение кровообращения и токсический шок. Зернистая дистрофия – признак нарушения белкового обмена в клетках, их декомпенсации под действием яда. Распад клеток – необратимое повреждение
Сердце (миокард)	1. Мышечные волокна миокарда истощены, рыхлой консистенции. 2. Поперечная исчерченность стерта	Прямое токсическое действие на сердечную мышцу, приводящее к дистрофии миоцитов. Нарушение сократительной функции сердца, что коррелирует с наблюдаемым в опытах угнетением и гипоксией
Центральная нервная система (мозг)	Сосуды мозга гиперемизированы (полнокровны)	Нарушение мозгового кровообращения, отек, возможное повышение внутричерепного давления. Объясняет неврологические симптомы: нарушение координации, судороги
Почки	Сосуды почек гиперемизированы	Нарушение почечного кровотока, ведущее к расстройству фильтрационной и выделительной функции почек, усугубляющее интоксикацию
Другие органы (жабры, кожа, селезенка, кишечник)	Признаки дистрофии и нарушение структуры лепестков в жабрах, нарушение кожных покровов. Признаки полнокровия и незначительные дистрофические изменения в кишечнике	Системный характер поражения подтверждает общетоксическое действие гербицида

Все изменения в таблице относятся к концентрациям от 0.05 мг/л и выше с нарастанием тяжести поражения по мере увеличения концентрации. Порог выявления гистопатологических эффектов (0.05 мг/л) оказался в три раза ниже порога летальности ($ЛК_0 = 0.15$ мг/л), что подтверждает высокую чувствительность гистологического метода как раннего индикатора токсического воздействия. Основными путями поступления гербицида в организм рыб являются жабры (из воды) и кишечник (при заглатывании загрязненных частиц донных отложений или корма). Гербицид Анонс к.э. при хроническом воздей-

ствии начиная с 0.05 мг/л вызывает системные повреждения: токсическую дистрофию печени, поражение сердечной мышцы и нарушение кровообращения в мозге и почках. Эти изменения объясняют неврологические симптомы и гибель рыб.

Обсуждение

Результаты острого 96-часового опыта показали умеренную опасность трифлуралина при кратковременном воздействии. Порог летального действия наблюдался при концентрации 5.0 мг/л (гибель 6.6 %), а $ЛК_{50}$ составила 26.82 мг/л. Однако сравнение с

литературными данными (Mayer, Ellersieck, 1986) указывает, что чувствительные виды рыб, такие как радужная форель и лепаomis, демонстрируют на порядок более низкие значения 96-часовой $ЛК_{50}$ (0.008–0.04 мг/л). Это подчеркивает видовую специфичность токсичности трифлуралина и относительно более высокую устойчивость карпа в острых условиях, что, вероятно, связано с его физиолого-биохимическими особенностями.

Значительно более выраженные эффекты выявлены при хроническом 30-суточном воздействии. Пороговая концентрация ($ЛК_0$) снизилась в 13 раз (до 0.15 мг/л) по сравнению с острым опытом, а средняя летальная концентрация ($ЛК_{50}$) уменьшилась в 3.6 раза (до 7.50 мг/л). Эти данные однозначно свидетельствуют о выраженном кумулятивном действии трифлуралина и согласуются с результатами Poleksić и Karan (1999), которые показали, что трифлуралин в субхронических концентрациях (0.005–0.02 мг/л) снижает рост карпа и изменяет активность ферментов (Poleksić, Karan, 1999).

Клиническая картина хронического отравления носила стадийный характер: от начального возбуждения и нарушения координации до судорог, признаков гипоксии (заглатывание воздуха) и гибели. Эта симптоматика нашла морфологическое подтверждение в результатах патологоанатомического и гистологического исследований. При исследовании 1999 г. токсичности трифлуралина для карпа в субхронических концентрациях (0.005, 0.01 и 0.02 мг/л), обнаружено, что трифлуралин снижает относительную скорость роста, увеличивает активность функциональных ферментов в сыворотке крови и органах рыб, особенно в высокой концентрации (Poleksić, Karan, 1999).

Гистологический анализ подтвердил системный характер поражения даже при низких концентрациях (от 0.05 мг/л). В печени отмечалась токсическая дистрофия гепатоцитов, в сердце – дистрофия миокарда, а в ЦНС и почках отмечено нарушение кровообращения. Эти морфологические изменения являются основой наблюдаемых неврологических симптомов и гибели рыб и служат наиболее чувствительным индикатором токсического воздействия.

Ранними исследованиями отмечено, что при воздействии малых концентраций триф-

луралина у карпа наиболее серьезные изменения происходят в жабрах и почках (Poleksić, Karan, 1999). Трифлуралин влияет и на кости рыб, исходя из исследований воздействия трифлуралина (5–31 мкг/л) на молодь голяна (*Cyprinodon variegatus*), замечена уникальная дисплазия позвонков: их аномальное увеличение (в 3–20 раз), сращение и разрастание, сдавливающее внутренние органы (Couch et al., 1979). Гистологические нарушения – один из самых чувствительных показателей токсичности, появляющийся раньше, чем массовая гибель. Гистопатологическая картина (дистрофия печени и жабр, повреждение миокарда) является морфологическим субстратом системной интоксикации и нарушения функций ключевых органов.

Заключение

Трифлуралин является скрытой, но серьезной угрозой для водных экосистем. Проведенные исследования подтверждают значительную токсичность гербицида Анонс к.э. для рыб. Основные выводы:

1. При остром воздействии трифлуралин проявляет умеренную токсичность для годовиков карпа ($ЛК_{50} = 26.82$ мг/л).
2. Хроническое воздействие значительно опаснее: пороговая концентрация снижается в 13 раз (до 0.15 мг/л), а $ЛК_{50}$ – в 3.6 раза (до 7.50 мг/л).
3. Начиная с концентрации 0.05 мг/л гербицид вызывает системные гистопатологические изменения – токсическую дистрофию печени, поражение миокарда и нарушение кровообращения в ЦНС и почках.
4. Хроническое отравление носит стадийный характер и приводит к гибели рыб в концентрациях, значительно более низких, чем при остром отравлении.

Таким образом, трифлуралин, несмотря на отсутствие выраженной биоаккумуляции ($K_m < 1$), представляет серьезную угрозу для водных экосистем из-за высокой устойчивости в окружающей среде и выраженного кумулятивного токсического действия при длительном воздействии. Полученные данные обосновывают необходимость ужесточения нормативов содержания трифлуралина в воде рыбохозяйственных водоемов и учета его хронической токсичности при экологической оценке.

Библиография

- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации / Министерство сельского хозяйства России. 2025. URL: <https://base.garant.ru/411841732/> (дата обращения: 01.12.2025).
- Методические указания по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов (ПДК и ОБУВ) загрязняющих веществ в воде водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение / Разраб. на базе ранее действовавших требований «Методических указаний...», «Временных методических рекомендаций...» (утв. 14.12.1999 Упр. охраны и воспроизводства рыбных запасов Госкомрыболовства России) с уч. доп. метод. рекомендаций 1999–2003 гг. НТС Главрыбвода и треб. Федер. закона от 20.12.2004 № 166-ФЗ «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» (ред. от 03.12.2008). М., 2011. 201 с.
- Микодина Е. В., Седова М. А., Чмилевский Д. А., Микулин А. Е., Пьянова С. В., Полуэктова О. Г. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 112 с.
- Павлов Д. С., Строганов А. Н., Чемерис М. П. Биоаккумуляция стойких органических загрязнителей у рыб в пресноводных экосистемах. М.: Наука, 2020. 215 с.
- Приказ Федерального агентства по рыболовству от 26.05.2025 № 296 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения». 2025. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/412008824/> (дата обращения: 01.12.2025).
- Рамеш А., Баласубраманиан М. Кинетика и гидролиз фенамифоса, фипронила и трифлуралаина в водных буферных решениях в связи с изучением миграции пестицидов в системах вода-почва и загрязнением окружающей среды; влияние температуры и величины pH (Индия) // Экологическая безопасность в АПК: Реферативный журнал. 2001. № 4. С. 975.
- Böcker T., Möhring N., Finger R. Herbicide free agriculture? A bio-economic modelling application to Swiss wheat production // Agricultural Systems. 2019. Vol. 173. P. 378–392. DOI: 10.1016/j.agsy.2019.03.001
- Couch J. A., Winstead J. T., Hansen D. J., Goodman L. R. Vertebral dysplasia in young fish exposed to the herbicide trifluralin // Journal of Fish Diseases. 1979. Vol. 2. P. 35–42. DOI: 10.1111/j.1365-2761.1979.tb00137.x
- Crooijmans R., Poel J., Groenen M. . Microsatellite markers in common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Animal Genetics. 1997. Vol. 28. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1997.00097.x
- Dimou A., Sakkas V., Albanis T. Trifluralin photolysis in natural waters and under the presence of isolated organic matter and nitrate ions: Kinetics and photoproduct analysis // Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry. 2004. Vol. 163, № 3. P. 473–480. DOI: 10.1016/j.jphotochem.2004.02.001
- Gavrilescu M. Fate of Pesticides in the Environment and its Bioremediation // Engineering in Life Sciences. 2005. Vol. 5, № 6. P. 497–526. DOI: 10.1002/elsc.200520098
- Grover R., Wolt J. D., Cessna A. J., Schiefer H. B. Environmental fate of trifluralin // Reviews of environmental contamination and toxicology / Ed. by G. W. Ware. New York: Springer, 1997. Vol. 153. P. 1–64. DOI: 10.1007/978-1-4612-2302-3_1
- Krimsky S. Can glyphosate-based herbicides contribute to sustainable agriculture // Sustainability. 2021. Vol. 13, № 4. Art. 2337. DOI: 10.3390/su13042337
- Lopes A., Moraes J., Martins C. Effects of the herbicide glyphosate on fish from embryos to adults: a review addressing behavior patterns and mechanisms behind them // Aquatic Toxicology. 2022. Vol. 251. Art. 106281. DOI: 10.1016/j.aquatox.2022.106281
- Marinov D., Pistocchi A., Trombetti M., Bidoglio G. Assessment of riverine load of contaminants to European seas under policy implementation scenarios: An example with 3 pilot substances // Integrated Environmental Assessment and Management. 2014. Vol. 10. P. 48–59.
- Mayer F. L., Ellersieck M. R. Manual of acute toxicity: interpretation and data base for 410 chemicals and 66 species of freshwater animals. Washington: U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, 1986. 506 p.
- Ni H., Ye Y., He W. . Role of *Bacillus* sp. TF-1 in the degradation and detoxification of Trifluralin // Microorganisms. 2025. Vol. 13, № 3. Art. 520. DOI: 10.3390/microorganisms13030520
- Ojemaye C., Onwordi C., Petrik L. Herbicides in the tissues and organs of different fish species (Kalk Bay harbour, South Africa): occurrence, levels and risk assessment // International Journal of Environmental Science and Technology. 2020. Vol. 17. DOI: 10.1007/s13762-019-02621-y
- Oost R. van der, Beyer J., Vermeulen N. P. E. Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review // Environmental Toxicology and Pharmacology. 2003. Vol. 13. P. 57–149.
- Paul S. K., Mazumder S., Naidu R. Herbicidal weed management practices: History and future prospects of nanotechnology in an eco-friendly crop production system // Heliyon. 2024. Vol. 10, № 5. Art.

- e26527. DOI: 10.1016/j.heliyon.2024.e26527
- Poleksić V., Karan V. Effects of trifluralin on carp: biochemical and histological evaluation // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1999. Vol. 43, № 2. P. 213–221. DOI: 10.1006/eesa.1999.1790
- Rahman M. M. Role of common carp (*Cyprinus carpio*) in aquaculture production systems // *Frontiers in Life Science*. 2015. Vol. 8, № 4. P. 399–410. DOI: 10.1080/21553769.2015.1045629
- Ribeiro Y. M., Moreira D., Weber A. . Adverse effects of herbicides in freshwater neotropical fish: A review // *Aquatic Toxicology*. 2022. Vol. 252. Art. 106293. DOI: 10.1016/j.aquatox.2022.106293
- Sălceanu C., Paraschivu M., Cotuna O. . Global pesticide market: size, trends, forecasts // *Annals of the University of Craiova – Agriculture, Montanology, Cadastre Series*. 2023. Vol. 52. P. 146–157. DOI: 10.52846/aamc.v52i2.1401
- Solomon K., Dalhoff K., Volz D., Kraak G. Effects of Herbicides on Fish // *Fish Physiology*. 2013. Vol. 33. P. 369–409. DOI: 10.1016/B978-0-12-398254-4.00007-8
- Yockim R. S., Isensee A. R., Walker E. A. Behavior of trifluralin in aquatic model ecosystems // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1980. Vol. 24, № 1. P. 134–141. DOI: 10.1007/BF01608087
- Zhang Q., He Z., Wang J. Acute toxicity, oxidative stress, toxicity mechanism, and degradation dynamics of trifluralin in *eisenia foetide* (Annelida: Lumbricidae) // *Journal of Entomological Science*. 2023. Vol. 58. DOI: 10.18474/JES22-06

THE EFFECT OF TRIFLUOROTHALONIL ON CARP (*CYPRINUS CARPIO* L.): ACUTE AND CHRONIC TOXICITY, AND HISTOLOGICAL CHANGES

KALUYZHNAYA
Olga Dmitrievna

RUDN University, 117198, Москва, Miklukho-Maklaya St., 6.,
kalyuzhnaya.olya@list.ru

Key words:

Anons EC
trifluralin
carp (*Cyprinus carpio* L.)
acute toxicity
chronic toxicity
herbicides
histopathological changes
lethal concentrations
cumulative effect
bioindication

Summary: The widespread use of herbicides in agriculture leads to their entry into aquatic ecosystems, where they pose a hidden but significant threat to hydrobionts. The aim of the research was to determine toxicometric indicators (lethal and threshold concentrations), study behavioral reactions, and identify structural and functional changes in fish organs and tissues under the influence of sub-lethal doses of the preparation. The article presents the results of experiments on acute (96 h) and chronic (30 days) toxicity of the herbicide Anons EC (active ingredient – trifluralin) to carp yearlings (*Cyprinus carpio* L.). Lethal concentrations and threshold levels were determined, and histopathological changes in fish organs and tissues were investigated. It was found that with acute exposure, the herbicide exhibits moderate toxicity ($LC_{50} = 26.82$ mg/L), whereas with chronic exposure its hazard increases significantly: the threshold concentration decreases by 13 times, and the LC_{50} – by 3.6 times (to 7.50 mg/L). Histological analysis revealed systemic damage, including toxic liver dystrophy, myocardial damage and circulatory disturbances in the brain and kidneys, starting at a concentration of 0.05 mg/L. The results indicate that trifluralin, even at low concentrations, causes profound pathology changes underlying the disruption of physiological functions and fish mortality. Despite its low bioaccumulation factor ($K_m < 1$), the substance is highly stable in the environment and can persist in bottom sediments for a long time, posing a constant risk to aquatic ecosystems, especially to fish embryos and juveniles. This study confirms the necessity for strict regulation of trifluralin content in the water of fishery reservoirs and consideration of its cumulative potential in ecotoxicological assessments.

Received on: 28 January 2026

Published on: 26 June 2026

References

- Böcker T., Möhring N., Finger R. Herbicide free agriculture? A bio-economic modelling application to Swiss wheat production, *Agricultural Systems*. 2019. Vol. 173. P. 378–392. DOI: 10.1016/j.agsy.2019.03.001
- Couch J. A., Winstead J. T., Hansen D. J., Goodman L. R. Vertebral dysplasia in young fish exposed to the herbicide trifluralin, *Journal of Fish Diseases*. 1979. Vol. 2. P. 35–42. DOI: 10.1111/j.1365-2761.1979.tb00137.x
- Crooijmans R., Poel J., Groenen M. et al.. Microsatellite markers in common carp (*Cyprinus carpio* L.), *Animal Genetics*. 1997. Vol. 28. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1997.00097.x
- Dimou A., Sakkas V., Albanis T. Trifluralin photolysis in natural waters and under the presence of isolated organic matter and nitrate ions: Kinetics and photoproduct analysis, *Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry*. 2004. Vol. 163, No. 3. P. 473–480. DOI: 10.1016/j.jphotochem.2004.02.001
- Gavrilescu M. Fate of Pesticides in the Environment and its Bioremediation, *Engineering in Life Sciences*. 2005. Vol. 5, No. 6. P. 497–526. DOI: 10.1002/elsc.200520098
- Grover R., Wolt J. D., Cessna A. J., Schiefer H. B. Environmental fate of trifluralin, *Reviews of environmental contamination and toxicology*, Ed. by G. W. Ware. New York: Springer, 1997. Vol. 153. P. 1–64. DOI: 10.1007/978-1-4612-2302-3_1
- Krimsky S. Can glyphosate-based herbicides contribute to sustainable agriculture, *Sustainability*. 2021. Vol. 13, No. 4. Art. 2337. DOI: 10.3390/su13042337
- Lopes A., Moraes J., Martins C. Effects of the herbicide glyphosate on fish from embryos to adults: a review addressing behavior patterns and mechanisms behind them, *Aquatic Toxicology*. 2022. Vol. 251. Art. 106281. DOI: 10.1016/j.aquatox.2022.106281

- Marinov D., Pistocchi A., Trombetti M., Bidoglio G. Assessment of riverine load of contaminants to European seas under policy implementation scenarios: An example with 3 pilot substances, *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2014. Vol. 10. P. 48–59.
- Mayer F. L., Ellersieck M. R. Manual of acute toxicity: interpretation and data base for 410 chemicals and 66 species of freshwater animals. Washington: U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, 1986. 506 p.
- Methodological guidelines for establishing ecological and fishery standards (MPC and TLV) of pollutants in water of water bodies of fishery importance, Razrab. na baze ranee deystvovavshih trebovaniy «Metodicheskikh ukazaniy...», «Vremennykh metodicheskikh rekomendatsiy...» (utv. 14.12.1999 Upr. ohrany i vosproizvodstva rybnih zapasov Goskomrybolovstva Rossii) s uch. dop. metod. rekomendatsiy 1999–2003 gg. NTS Glavrybvoda i treb. Feder. zakona ot 20.12.2004 No. 166-FZ «O rybolovstve i sohranении vodnykh biologicheskikh resursov» (red. ot 03.12.2008). M., 2011. 201 p.
- Mikodina E. V. Sedova M. A. Chmylevskiy D. A. Mikulin A. E. P'yanova S. V. Poluektova O. G. Histology for ichthyologists. experience and advice. M.: Izd-vo VNIRO, 2009. 112 p.
- Ni H. Ye Y. He W. et al.. Role of *Bacillus* sp. TF-1 in the degradation and detoxification of Trifluralin, *Microorganisms*. 2025. Vol. 13, No. 3. Art. 520. DOI: 10.3390/microorganisms13030520
- Ojemaye C., Onwordi C., Petrik L. Herbicides in the tissues and organs of different fish species (Kalk Bay harbour, South Africa): occurrence, levels and risk assessment, *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2020. Vol. 17. DOI: 10.1007/s13762-019-02621-y
- Oost R. van der, Beyer J., Vermeulen N. P. E. Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review, *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2003. Vol. 13. P. 57–149.
- Order of the Federal Agency for Fisheries No. 296 of 26.05.2025 «On approval of water quality standards for water bodies of fishery importance, including maximum permissible concentrations of pollutants in waters of water bodies of fishery importance». 2025. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/412008824/> (data obrascheniya: 01.12.2025).
- Paraschivu M. Cotuna O. et al.. Global pesticide market: size, trends, forecasts, *Annals of the University of Craiova – Agriculture, Montanology, Cadastre Series*. 2023. Vol. 52. P. 146–157. DOI: 10.52846/aamc.v52i2.1401
- Paul S. K., Mazumder S., Naidu R. Herbicidal weed management practices: History and future prospects of nanotechnology in an eco-friendly crop production system, *Heliyon*. 2024. Vol. 10, No. 5. Art. e26527. DOI: 10.1016/j.heliyon.2024.e26527
- Pavlov D. S. Stroganov A. N. Chemeris M. P. Bioaccumulation of persistent organic pollutants in fish in freshwater ecosystems. M.: Nauka, 2020. 215 p.
- Poleksić V., Karan V. Effects of trifluralin on carp: biochemical and histological evaluation, *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1999. Vol. 43, No. 2. P. 213–221. DOI: 10.1006/eesa.1999.1790
- Rahman M. M. Role of common carp (*Cyprinus carpio*) in aquaculture production systems, *Frontiers in Life Science*. 2015. Vol. 8, No. 4. P. 399–410. DOI: 10.1080/21553769.2015.1045629
- Ramesh A. Balasubramanian M. Kinetics and hydrolysis of phenamiphos, Fipronil and Trifluralin in Aqueous Buffer Solutions in Connection with the Study of Pesticide Migration in Water-Soil systems and environmental pollution; effect of temperature and pH (India), *Ekologicheskaya bezopasnost' v APK: Referativnyy zhurnal*. 2001. No. 4. P. 975.
- Ribeiro Y. M. Moreira D. Weber A. et al.. Adverse effects of herbicides in freshwater neotropical fish: A review, *Aquatic Toxicology*. 2022. Vol. 252. Art. 106293. DOI: 10.1016/j.aquatox.2022.106293
- Solomon K., Dalhoff K., Volz D., Kraak G. Effects of Herbicides on Fish, *Fish Physiology*. 2013. Vol. 33. P. 369–409. DOI: 10.1016/B978-0-12-398254-4.00007-8
- State catalog of pesticides and agrochemicals approved for use on the Territory of the Russian Federation, *Ministerstvo sel'skogo hozyaystva Rossii*. 2025. URL: <https://base.garant.ru/411841732/> (data obrascheniya: 01.12.2025).
- Yockim R. S., Isensee A. R., Walker E. A. Behavior of trifluralin in aquatic model ecosystems, *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1980. Vol. 24, No. 1. P. 134–141. DOI: 10.1007/BF01608087
- Zhang Q., He Z., Wang J. Acute toxicity, oxidative stress, toxicity mechanism, and degradation dynamics of trifluralin in *eisenia foetide* (Annelida: Lumbricidae), *Journal of Entomological Science*. 2023. Vol. 58. DOI: 10.18474/JES22-06



УДК 574.589

АНАЛИЗ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДОЕМОВ Г. ДУБНА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

ЛАЗАРЕВА
Галина Александровна

кандидат биологических наук, Государственный университет «Дубна», 141980, Россия, Московская обл., г. Дубна, ул. Университетская, д. 19, lazarevg@mail.ru

ОРЛОВ
Данила Александрович

Государственный университет «Дубна», 141980, Россия, Московская обл., г. Дубна, ул. Университетская, д. 19, danila25_02@mail.ru

Ключевые слова:
состав флоры
родовой коэффициент
экологические группы
жизненные формы

Аннотация: Изучение флористического разнообразия водоемов значимо в оценке их экологического состояния и оценке загрязнения окружающей среды. В работе приведены результаты анализа флор четырех различающихся по морфологии озер (Лебяжье, Парка Семейного Отдыха (ПСО), Лягушатник и Ратмино), расположенных на территории г. Дубна Московской области, за период 1999–2023 гг. Составлены списки видов с указанием их экологических групп и обилия видов (по шкале Друде). Флоры исследованных озер представлена 57 видами сосудистых растений, максимальное количество видов (42) отмечено на озере Лебяжье, минимальное (14) – на озере Лягушатник. Доминирующие в составе семейства Роасеае, Сурегасеае указывали на зарастание прибрежных мелководий. Высокое значение родового коэффициента (93 %) отмечено на оз. Ратмино и оз. Лягушатник, низкое (79 %) – на оз. Лебяжье. Индекс гидрофитности варьирует от +0.07 (оз. Ратмино) до +0.43 (оз. Лебяжье). По отношению к освещенности на озерах преобладают сциогелиофиты. Четко проявляется приуроченность видов к эвтрофным местообитаниям. Показатели меры сходства видов изученных водоемов по индексу Сьеренсена – Чекановского варьируют в диапазоне от 0.32 до 0.58, наибольшее видовое сходство было отмечено между оз. Лебяжье и оз. ПСО (58 %). Все исследованные озера г. Дубна испытывают значительную антропогенную нагрузку, которая может быть причиной исчезновения некоторых видов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 19 марта 2026 года

Подписана к печати: 7 июня 2026 года

Рецензент: В. В. Соловьева

Введение

Интенсивное строительство и благоустройство города в настоящее время затрагивает и прибрежные территории водных объектов, что, несомненно, отражается и на флоре водоемов.

Цель исследования – изучение флор озер, расположенных на территории г. Дубна, различающихся по своим морфологическим характеристикам (озера Лебяжье, Парка Се-

мейного Отдыха (ПСО), Лягушатник и Ратмино).

Городской округ Дубна – средний по численности населения город (74032 человека, по данным Росстата на 01.01.2024), расположен на севере Московской области в 128 км от г. Москвы.

На климат г. Дубна существенное влияние оказывают Ивановское водохранилище и река Волга, делящая город на две части. Обширная водная поверхность снижает темпе-

ратуру воздуха в весенне-летний период и повышает осенью, обуславливает образование туманов и частые возвраты заморозков весной. Среднегодовая температура воздуха $+3.4^{\circ}\text{C}$, самого холодного месяца (январь) -10.7°C , самого теплого (июль) $+17.5^{\circ}\text{C}$. Среднегодовая сумма осадков 783 мм (Баша и др., 2001).

Город расположен на территории Верхневолжской низменности, одного из районов полесий. Этот район имеет сглаженный рельеф, местами наблюдаются заболоченные области. Территория города представляет собой покатую равнину с общим наклоном с юга (максимальная высота 125.8 м) на север (минимальная высота 114.3 м).

С юга территория города ограничена рекой Сестрой и каналом им. Москвы, с востока – рекой Дубной, а с запада – Ивановским водохранилищем. Водные объекты городской территории многочисленны и разнообразны, включая дренажные каналы, мелкие речки и ручьи. Также на территории города расположено несколько естественных и искусственных водоемов, наиболее крупные – озеро Лебяжье и озеро ПСО. Эти водоемы используются как зоны рекреации и для спортивного рыболовства (Баша и др., 2001; Карпухина и др., 2016).

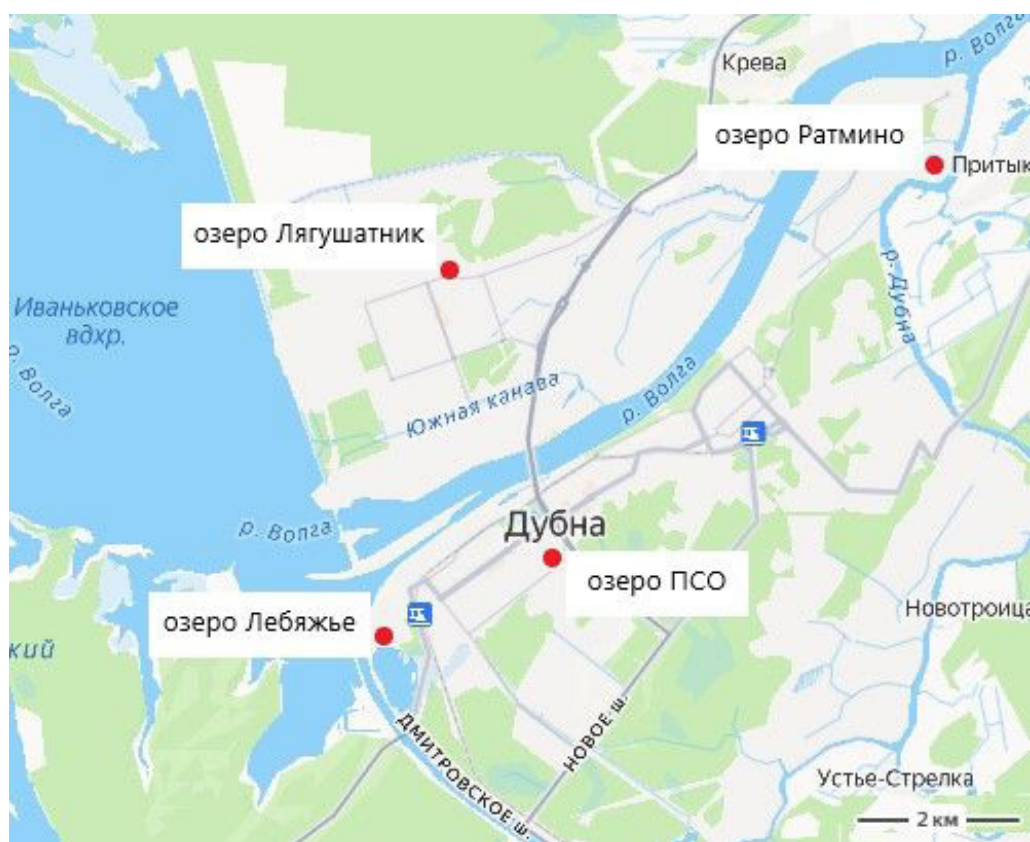


Рис. 1. Схема расположения исследованных озер на территории г. Дубна

Fig. 1. The layout of the investigated lakes on the territory of Dubna

Север Московской области входит в состав Североевропейской таежной провинции Евроазиатской таежной области. Зональным типом растительности для этой территории являются сложные еловые или хвойно-широколиственные и широколиственно-хвойные леса. Верхневолжскую низменность характеризуют как район, в котором еловые или елово-сосновые леса бореального характера чередуются с заболоченными березняками и черноольшаниками (Карпухина и др., 2016).

Город расположен в районе распространения дерново-подзолистых почв супесчаного и песчаного механического состава с сильно развитыми процессами заболачивания из-за близкого залегания водоупорных горизонтов (Карпухина и др., 2016).

Характеристики озер

Озеро Лебяжье находится в правобережной части города на юго-западной его окраине. Искусственный водоем, образовавшийся на месте карьера, разделен на две неравные

части Дмитровским шоссе. Восточный берег озера затоплен, граничит с лесом. Западный берег отделен дорожной насыпью от канала им. Москвы. Площадь зеркала обеих частей озера около 339000 м², длина озера – 1075 м, ширина – 525 м, максимальная глубина – 6.8 м, в среднем глубины колеблются в пределах от 2.5 до 3.5 м (Лазарева, 2000; Тугушева, Лазарева, 2007).

Озеро ПСО (Парка Семейного Отдыха) расположено на юго-западе правобережной части города в 350 метрах к югу от реки Волги. Вытянуто с юго-запада на северо-восток. В непосредственной близости от озера проходят автомобильные и железная дороги. Площадь зеркала озера около 36500 м², длина – 335 м, ширина – до 155 м, максимальная глубина – 6 м, средняя – около 3 м (Лазарева, 2000; Тугушева, Лазарева, 2009).

Озеро Ратмино находится в правобережной части города, рядом с санаторием «Ратмино». Вытянуто с запада на восток. С южной стороны к озеру примыкают заброшенные сельскохозяйственные угодья, а северный берег образован дорожной насыпью, укрепленной бетонными плитами. Озеро имеет сток в реку Дубна, а в него впадают обводные каналы. Длина озера – 90 м, ширина – 50 м, максимальная глубина – около 1.2 м. Площадь зеркала озера – около 5200 м² (Лазарева, 2000).

Озеро Лягушатник находится в левобережной части города на его северной окраине. Озеро антропогенного происхождения, образовано на месте небольшого песчаного карьера, разработанного для нужд дорожного строительства местного значения (Баши и др., 2001). Вытянуто с юго-запада на северо-восток. Вблизи озера в 120 м к югу располагается индивидуальная жилая застройка. С севера в 90 м от озера – садоводческое товарищество. Длина озера около 150 м, ширина – 90 м, максимальная глубина – 3 м, площадь зеркала – порядка 7500 м² (Лазарева, 2000; Лазарева, Жмылев, 2023).

По существующей классификации озер по площади зеркала, предложенной П. В. Ивановым (1948), оз. Лебяжье относится к группе очень малых озер (0.1–1 км²), а озера ПСО, Лягушатник и Ратмино – к озерам (2 км). Озера Лебяжье и Лягушатник – замкнутый тип озер.

Материалы

Работы на озерах проводили в период 1999–2023 гг. методом маршрутного обследования. Описания флор производились на

пробных площадках размером 100 м² с экологическими условиями, характерными для водоемов. Исследование было проведено по общепринятым методам и методикам (Катанская, 1981), определяли флористический состав, обилие видов (по шкале Друде). Отмечали все виды, встречающиеся в водной среде, указывали доминирующие виды (Руководство..., 1992).

Методы

В ходе работы был составлен конспект флоры сосудистых растений, отнесенных к шести экологическим группам в соответствии с классификацией, предложенной В. Г. Папченковым (1985): I–III экотип (гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты) – водные виды, IV–V экотип (гигрофиты, мезофиты) – заходящие в воду береговые (околоводные) виды (табл. 1). Для отнесения видов флоры по экотипам использовались данные В. Г. Папченкова (Папченков, 2001; Каталог..., 2000). Определение видового состава проводилось с использованием «Популярного атласа-определителя. Дикорастущие растения» (Новиков, Губанов, 2004), пособия «Флора Средней полосы Европейской части России» (Маевский, 2014) и справочника-определителя «Травянистые растения СССР» (Алексеев и др., 1971). Структура изученной флоры приведена по системе APG IV.

Для оценки факторов среды по экологическим свойствам видов растений использовались экологические шкалы Элленберга (Ellenberg, 1974). Для оценки разнообразия экологических условий определяли родовой коэффициент (K_r) – отношение количества родов к количеству видов, обратно пропорциональный этому разнообразию (Алехин, 1944), расчет производился по формуле $K_r = R / V \cdot 100 \%$, где R – количество родов; V – количество видов. Рассчитывался индекс гидрофитности (Свириденко, 1997) по формуле: $I_{hd} = (2 \cdot A / B) - 1$, где A – число водных видов, B – число всех видов рассматриваемой флоры. Определение сходства видов растений на четырех исследуемых водоемах производилось в программном модуле «GRAPHS» (Новаковский, 2004) с использованием коэффициента Сьеренсена – Чекановского. Абсолютное сходство вычислялось по количеству общих видов.

Результаты

В ходе работы в 2023 г. был составлен список видов сосудистых растений флор исследованных озер (уточнен к исследо-

ваниям 1999 и 2006 гг. (Поговая, Лазарева, 2006; Тугушева, Лазарева, 2009)). Все отмеченные виды входят в состав двух отделов: почти все зарегистрированные виды относятся к отделу семенных растений (Spermatophyta), доля папоротниковидных (Polypodiophyta) класс Equisetopsida (хвощовые) минимальна и представлена только одним семейством (Equisetaceae), одним родом (Equisetum) и двумя видами (см. табл. 1).

Флора исследованных озер была представлена 57 видами сосудистых растений, которые относятся к 26 семействам и 42 родам (см. табл. 1). Наибольшее количество видов содержат семейства Cyperaceae, Poaceae, Araceae, Lamiaceae, Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae. Родовой спектр имеет следующий вид: *Carex* (4 вида), *Potamogeton* (3 вида), *Bidens*, *Glyceria*, *Epilobium*, *Lemna*, *Lysimachia*, *Myriophyllum*, *Scirpus*, *Sparganium*, *Typha*, *Equisetum* (по 2 вида). Родов, представленных одним видом, – 30. Семейств, представленных одним родом, – 18. Из всех видов сосудистых растений во всех озерах встречаются лишь 5: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb, *Scirpusylvaticus* L., *Typha latifolia* L., *Lemna minor* L.

В озере Лебяжье было выявлено 42 вида растений из 20 семейства и 33 родов. Ведущими семействами являлись Poaceae (6 видов / 14 % видов списка), Cyperaceae (5 видов / 12 %), Typhaceae, Araceae, Hydrocharitaceae и Potamogetonaceae (по 3 вида / по 7 %). На долю этих семейств приходилось 48 % от всех видов. Родовой коэффициент составил 79 %. Доминирующие виды: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud., *Typha latifolia* L., *Nymphaea candida* C. Presl, *Potamogeton perfoliatus* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Ranunculus circinatus* L. Sibth., *Stratiotes aloides* L., *Elodea canadensis* Michx. (см. табл. 1).

В озере ПСО был выявлен 31 вид растений из 20 семейств и 27 родов. Ведущими семействами являлись Typhaceae (4 вида / 13 %), Araceae и Poaceae (по 3 вида / по 10 %), Cyperaceae, Lamiaceae, Polygonaceae и Onagraceae (по 2 вида / по 6 %). На долю этих семейств приходилось 56 % от всех видов. Родовой коэффициент – 87 %. Доминирующие виды: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex

Steud., *Carex vesicaria* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Myriophyllum spicatum* L., *Elodea canadensis* Michx, *Ceratophyllum demersum* L. (см. табл. 1).

В озере Ратмино выявлено 15 видов растений из 12 семейств и 14 родов. Ведущими семействами являлись Cyperaceae (3 вида / 20 %) и Poaceae (2 вида / по 13 %). На долю этих семейств приходилось 33 % от всех видов. Родовой коэффициент составил 93 %. Доминирующие виды: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb, *Typha latifolia* L., *Carex vesicaria* L., *Carex acuta* L., *Lemna minor* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L. Только на этом озере встречаются такие виды, как *Iris pseudacorus* L., *Galium palustre* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum pratense* Ehrh.

В озере лягушатник выявлено 14 видов растений из 9 семейств и 13 родов. Ведущими семействами являлись Poaceae, Potamogetonaceae и Cyperaceae (по 2 вида / по 14 %). На долю этих семейств приходилось 43 % от всех видов. Родовой коэффициент – 93 %. Доминирующие виды: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud., *Typha latifolia* L., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb, *Carex cespitosa* L., *Alisma plantago-aquaticum* L., *Elodea canadensis* Michx, *Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton natans* L., *Ceratophyllum demersum* L.

На всех озерах в числе ведущих были семейства Poaceae и Cyperaceae, что указывает на активное зарастание вдольбереговых мелководий. На озерах Лебяжье и Ратмино в перечне ведущих семейств наряду с Poaceae и Cyperaceae отмечено семейство Potamogetonaceae, что указывает не только на выраженную зону мелководий и хорошую прогреваемость воды, но и на минимальное проявление ветро-волнового фактора.

Высокое значение родовой коэффициент на всех исследованных озерах связано с однородностью экологических условий, малой площадью озер и преобладанием родов с одним видом. При этом в озере Лебяжье родовой коэффициент ниже (78 % по сравнению с другими озерами – 87 %, 93 %), что связано и с большими размерами озера (0.34 км² при площади других озер менее 0.04 км²) и с более разнообразными экологическими условиями.

Таблица 1. Таксономический состав флор исследованных озер г. Дубна: I – оз. Лебяжье, II – оз. ПСО, III – оз. Лягушатник, IV – оз. Ратмино

№ п.п.	Вид	Экологическая группа	Ареалы	Обилие по шкале Друде			
				I	II	III	IV
Порядок Nymphaeales							
Семейство Nymphaeaceae Salisb.							
1	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	гидрофит	Цп Пз	1	1		
2	<i>Nymphaea candida</i> C. Presl	гидрофит	Цп Пз	2			
Порядок Alismatales							
Семейство Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl							
3	<i>Potamogeton natans</i> L.	гидрофит	Цп Пз	3		2/1	
4	<i>P. pectinatus</i> L.	гидрофит	Цп Пз	2		3/2	
5	<i>P. perfoliatus</i> L.	гидрофит	Цп Пз	3	2		
Семейство Hydrocharitaceae Juss.							
6	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	гидрофит	Цп Пз	2	5	2/1	
7	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	гидрофит	Цп Пз	2			3
8	<i>Stratiotes aloides</i> L.	гидрофит	Цп Пз	4			
Семейство Butomaceae Mirb.							
9	<i>Butomus umbellatus</i> L.	гелофит	Еа Пз	1	1	-	-
Семейство Araceae Juss.							
10	<i>Calla palustris</i> L.	гигрогелофит	Цп Пз	3	-	-	-
11	<i>Lemna minor</i> L.	гидрофит	Цп Пз	2	3	1/1	3
12	<i>L. trisulca</i> L.	гидрофит	Цп Пз		5		
13	<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid	гидрофит	Цп Пз	2	3		
Семейство Alismataceae Vent.							
14	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	гелофит	Еа Пз	3	2	2/1	-
15	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	гелофит	Еа Пз	3	-	-	-
Порядок Asparagales							
Семейство Iridaceae Juss.							
16	<i>Iris pseudacorus</i> L.	гигрогелофит	Езс Пз				2
Порядок Poales							
Семейство Poaceae Barnhart							
17	<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth	гигрофит	Ес Б	1	-	-	-
18	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	гигрогелофит	Е Бн	1	-	-	-
19	<i>G. maxima</i> (Hartm.) Holmb	гелофит	Цп Пз	1	1	1	2
20	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. Ex Steud.	гелофит	Цп Пз	4	3	3/1	4
21	<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	гелофит	СамЕс Б	1	-	-	-
22	<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf	гелофит	Ва Пз	1	1	-	-
Семейство Typhaceae Juss.							
23	<i>Typha latifolia</i> L.	гелофит	- Пз	2	1	2/-	3
24	<i>T. angustifolia</i> L.	гелофит	Цп Пз	3	2	-	-
25	<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	гелофит	- Пз	2	1	-	-
26	<i>S. erectum</i> L.	гелофит	Ес Пз	-	1	-	-
Семейство Juncaceae Juss.							
27	<i>Juncus bufonius</i> L.	гигрофит	Цп Пз			1/1	
Семейство Cyperaceae Juss							
28	<i>Carex acuta</i> L.	гигрогелофит	- Пз	1	-	-	4
29	<i>C. cespitosa</i> L.	гигрофит	- Пз	2	-	2/1	-
30	<i>C. riparia</i> Curtis	гигрогелофит	Еа БН	1	-	-	-
31	<i>C. vesicaria</i> L. (<i>Carex inflata</i>)	гигрогелофит	Цп Пз	-	1	-	2
32	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	гигрофит	Е Пз	2	2	2/-	2
33	<i>S. lacustris</i> L.	гелофит	Ес Пз	2	-	-	-
Порядок Ceratophyllales							
Семейство Ceratophyllaceae Gray							
34	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	гидрофит	Цп Пз	2	2	3/1	-

Таблица 1. Продолжение

№ п.п.	Вид	Экологическая группа	Ареалы	Обилие по шкале Друде			
Порядок Ranunculales							
Семейство Ranunculaceae Juss.							
35	<i>Ranunculus circinatus</i> L. Sibth.	гидрофит	- Пз	1			
Порядок Saxifragales							
Семейство Haloragaceae R. Br.							
36	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	гидрофит	Цп Пз	2	2		
37	<i>M. verticillatum</i> L.	гидрофит	Цп Пз	2			
Порядок Rosales							
Семейство Rosaceae Juss							
38	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. s.l. [incl. <i>F. denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch.]	гигрофит	Ес БН				1
Порядок Myrtales							
Семейство Lythraceae J. St.-Hil.							
39	<i>Lythrum salicaria</i> L.	гигрогелофит	Еа Пз		1		
Семейство Onagraceae Juss.							
40	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	гигрофит	Еа Пз	1	1		
41	<i>E. palustre</i> L.	гигрофит	Цп Пз		1		1
Порядок Caryophyllales							
Семейство Polygonaceae Juss.							
42	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F.Gray	гигрофит	Цп Пз	2	2	-	-
43	<i>Rumex aquaticus</i> L.	гигрогелофит	Еа БН	-	1	1	-
Порядок Ericales							
Семейство Primulaceae Batsch ex Borkh.							
44	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	гигрофит	Е Пз	2	2		
45	<i>L. vulgaris</i> L.	гигрофит	Еа Пз	2			2
Порядок Gentianales							
Семейство Rubiaceae Juss.							
46	<i>Galium palustre</i> L.	гигрофит	Ес Пз				2
Порядок Lamiales							
Семейство Lamiaceae Martinov							
47	<i>Lycopus europaeus</i> L.	гигрофит	Еза Пз		1		
48	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	гигрофит	Цп Пз	1	1		
49	<i>Mentha arvensis</i> L.	гигрофит	Цп Пз	1			
Семейство Lentibulariaceae Rich.							
50	<i>Utricularia vulgaris</i> L.	гидрофит	Цп Пз		1		
Порядок Asterales							
Семейство Asteraceae Bercht. et J. Presl							
51	<i>Bidens tripartita</i> L.	гигрофит	Еа Пз	1			1
52	<i>B. frondosa</i> L.	гигрофит	ЕАм Пз		1	1	
Порядок Apiales							
Семейство Apiaceae Lindl.							
53	<i>Sium latifolium</i> L.	гигрогелофит	Еза БН		1		
54	<i>Cicuta virosa</i> L.	гигрогелофит	Еа БН	1			
Порядок Solanales							
Семейство Solanaceae							
55	<i>Solanum dulcamara</i> L.	гигрофит	Еа Пз	1			
Порядок Equisetales							
Семейство Equisetaceae Michx.							
56	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	гелофит	Цп БН	5	1		
57	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	гигрофит	Цп Пз				1

Примечание. Ареалы: Географический элемент (долготная группа): Цп – циркумполярный, Ва – восточно-азиатский, Е – европейский, Ес – евросибирский, Еа – евроазиатский, ЕАм – европейско-североамериканский, Еза – европейско-западноазиатский, ЕЗс – европейско-западносибирский. Широтная (зональная) группа: Б – бореальный, Н – неморальный, Пз – плюрозональный. Биотопы: В – водный, П – прибрежный, Б – болотный, Лс – лесной, Лг – луговой. Шкала Друде (баллы): 1 – единично, 2 – очень мало, 3 – обильно, 4 – смыкаются, образуя фон (2/1 – до/после 2022 г.).

Экологический анализ флоры с использованием классификации экологических групп растений, предложенной В. Г. Папченковым, показал, что в списке видов преобладают гигрофиты (32 %, или 18 видов) и гидрофиты (28 %, или 16 видов), доля гелофитов составляет 23 % (13 видов), гигрогелофитов – 18 % (10 видов). Таким образом, разнообразие водных видов – всего 39 видов (по: Папченков, 1985) – выше, чем заходящих в воду береговых (околоводных) растений (IV–V экотип: гигрофиты, мезофиты – 18 видов), что подтверждает значение индекса гидрофитности (+0.37). Индекс гидрофитности для оз. Лебяжье составил +0.48, для оз. ПСО +0.48, для оз. Лягушатник +0.43, для оз. Ратмино +0.07. Незначительное преобладание водных видов над околоводными на оз. Ратмино может быть следствием небольших глубин озера, особенностей гидрологического режима водоема – частых колебаний уровня воды, периодических обмелений прибрежной мелководной зоны, а также указывает на антропогенное воздействие на водоем (ускоренную эвтрофикацию).

Полученные результаты экологического анализа по отношению к освещенности (по шкале освещенности Элленберга) свидетельствуют, что в составе флор преобладают относительно теневыносливые растения (полусветовые растения) – сциогелиофиты (42 вида, или 74 %). Гелиофиты (световые растения) составляют 18 % (10 видов), гелиосциофиты (полутеневые растения) представлены 4 видами (7 %).

В экологическом спектре флоры озер четко проявляется ее приуроченность к эвтрофным местообитаниям (по шкале Элленберга): преобладают эвтрофы – 15 видов (26 %), по озерам доля эвтрофов составляет от 20 % (оз. Ратмино) до 50 % (оз. Лягушатник). Мезоэвтрофных видов – 5 (9 %), мезотрофных и эвмезотрофных – 9 (16 %) и 11 (19 %) соответственно. К группе олиготрофов относятся 3 вида (5 %), мезоолиготрофов – 2 вида (4 %), олигомезотрофов – 5 видов (9 %), в целом по изученным озерам доля олиготрофной свиты составляет от 7 до 40 %. По реакции почв преобладают растения нейтральных и слабокислых почв (55 %).

На основании сравнения видового состава флор и обилия видов за период 1999–2023 гг. можно сказать, что, находясь в черте г. Дубна, все озера испытывают значительную антропогенную нагрузку, в т. ч. связанную с работами по благоустройству прибрежных

зон. На оз. Лебяжье отмечены изменения в показателе обилия видов, в основном прибрежных, после работ по укреплению береговой линии озера габионными конструкциями в 2007–2008 гг. На оз. ПСО отмечено исчезновение вида *Utricularia vulgaris* L., встречавшегося в водоеме до 2010 г. (на наш взгляд, это связано с проведенными работами по благоустройству – облагораживание береговой линии, строительство и эксплуатация фонтана на восточном берегу озера). На оз. Лягушатник изменения также связаны с благоустройством, проведенным в 2022 г., при этом количество видов во флоре не сократилось, но баллы обилия видов по шкале Друде существенно снизились (виды, занимавшие ранее большие площади, сейчас встречаются единично). На оз. Ратмино не отмечено изменений количества видов флоры и баллов обилия видов, процессы эвтрофирования и зарастания водоема продолжаются.

Географический анализ показал, что в состав исследованной флоры озер входят в основном виды с широким ареалом (см. табл. 1). Основная часть списка растений относится к циркумполярным видам (27 видов – 47 %), при этом в озерах Лебяжье, ПСО, Лягушатник, Ратмино циркумполярных видов 21, 17, 8, 7 соответственно (от списка видов каждого озера это 50 %, 55 %, 57 %, 47 % соответственно), евроазиатских видов – 11 (19 %), евросибирских – 5 (9 %), европейских – 3 (5 %), европейско-западноазиатских – 2 (4 %), что в целом составляет более 80 % флоры. Встречаются виды, которые распространены и в Северной Америке, – *Bidens frondosa* L. и *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. По широтно-зональному распространению виды исследованной флоры разнообразны. Преобладают плюризональные виды (49 видов, около 85 %). Число бореально-неморальных и бореальных видов составляет 7 и 2 вида соответственно (12 % и 3 %). Исключительно бореальными являются евросибирский *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth и евросибирский-североамериканский *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Географическая структура флоры озер отражает их зональное положение.

На основании данных о видовом составе была составлена матрица мер сходства (табл. 2) и построена дендрограмма общности видового состава по индексу Сьеренсена – Чекановского (рис. 2).

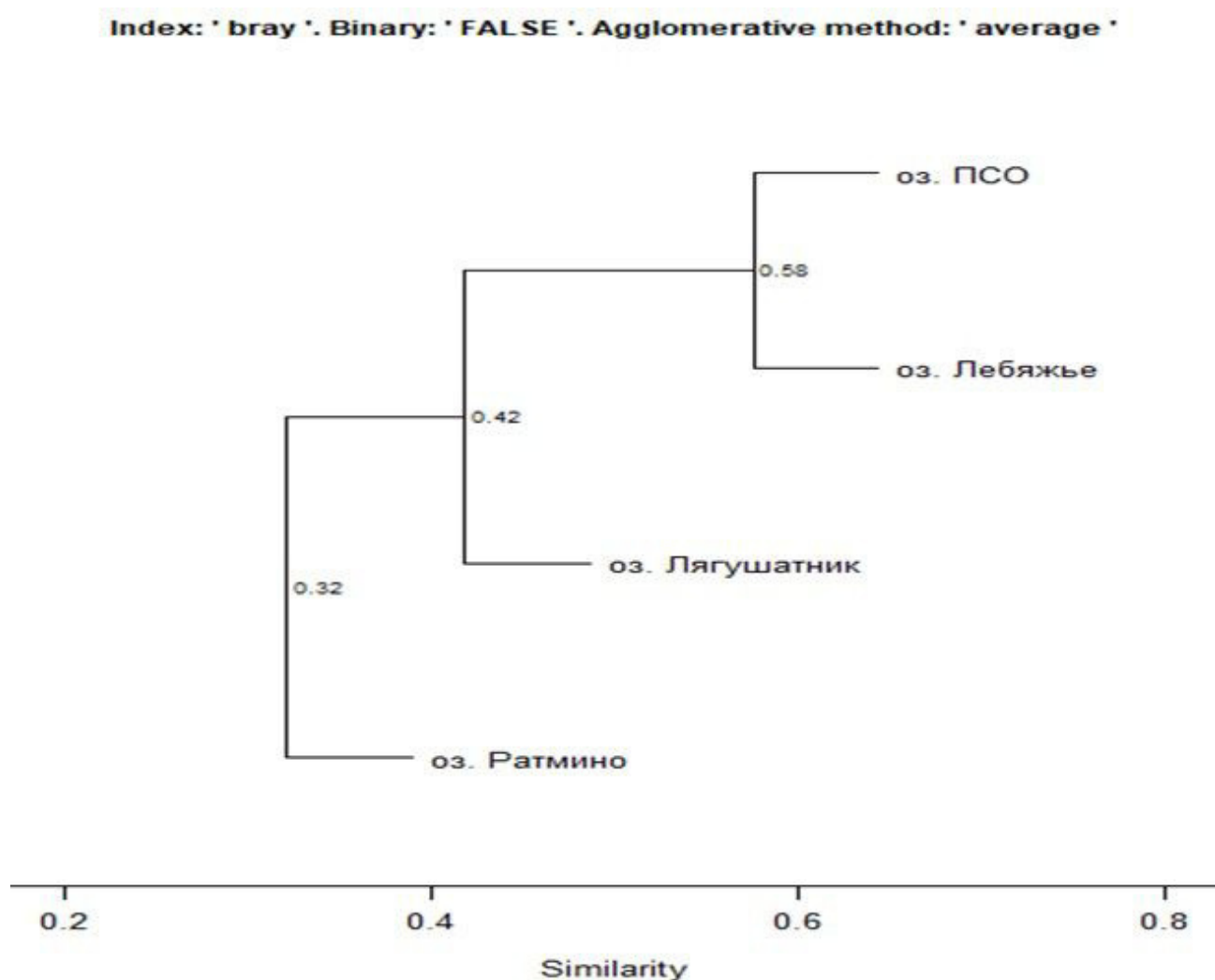


Рис. 2. Дендрограмма общности видового состава Сьеренсена – Чекановского озер г. Дубна
Fig. 2. Dendrogram of the generality of the species composition of lakes in Dubna according to the Sjerensen – Chekanovsky index

Наибольшее видовое сходство было отмечено между оз. Лебяжье и оз. ПСО, значение коэффициента составило 0.58 (58 %). Озера Лебяжье и ПСО – значительно больше двух других озер по площади, их глубины достигают 6–6.5 м, что создает разнообразные условия обитания (при этом сходные между собой в силу одного географического положения и природных условий), также у них похожий характер антропогенного воздействия, что и обуславливает наибольшее видовое сходство между флорами этих озер и наибольшее количество общих видов (21 вид).

Наименьшее число общих видов характерно для озер Ратмино и Лягушатник (5 видов). Площадь этих озер менее 0.1 км², мелководные, с максимальными глубинами 3 м и 1.2 м соответственно. При этом на оз. Ратмино характер антропогенного влияния больше связан с сельскохозяйственным использованием территории водосбора, что

не может не сказаться на гидрохимических характеристиках водоема, условиях обитания и, как следствие, низких показателях видового сходства с флорами других озер.

Заключение

В состав флоры исследованных озер входят 57 видов сосудистых растений, наибольшее количество видов отмечено на оз. Лебяжье, наименьшее – на оз. Лягушатник. Общими для всех изученных озер являются только 5 видов. Доминирование в составе флоры семейств Poaceae, Cyperaceae указывает на зарастание прибрежных мелководий. Высокое значение родового коэффициента на всех исследованных озерах (79–93 %) говорит об относительно однородных экологических условиях при малой площади озер (до 0.34 км²).

В списке видов флоры всех водоемов преобладают гигрофиты и гидрофиты. Индекс гидрофитности показывает незначительное

преобладание на оз. Ратмино водных видов над околотовными, на остальных озерах отмечается значимое преимущество водных видов.

На озерах представлены сосудистые растения, различающиеся по отношению к экологическим факторам. По отношению к фактору освещенности преобладают сциогелиофиты. По почвенным условиям – растения нейтральных и слабокислых почв, произрастающие на сырых, часто затопляемых и влажных почвах. Четко проявляется приуроченность к эвтрофным местообитаниям. Географическая структура флоры озер в полной мере отражает и их зональное положение (в основном это циркумполярные виды, по широтно-зональному распространению – плюризональные).

Все озера испытывают значительную антропогенную нагрузку, которая может быть причиной исчезновения некоторых видов. На основании сравнения данных за период 1999–2023 гг. можно сказать, что на оз. Лебяжье видовой состав флоры изменений не претерпел, на озере ПСО отмечено исчезновение *Utricularia vulgaris* L., на оз. Лягушатник снизился показатель обилия видов, на оз. Ратмино продолжаются процессы эвтрофирования и зарастания водоема.

По коэффициенту Сьеренсена – Чекановского отмечено в целом незначительное видовое сходство изученных водоемов, что объясняется различием имеющихся на них экотопов. Больше всего общих видов зафиксировано между оз. Лебяжье и оз. ПСО, наименьшее – между оз. Ратмино и оз. Лягушатник.

Библиография

- Алексеев Ю. Е., Вехов В. Н., Гапочка Г. П., Дундин Ю. К., Павлов В. Н., Тихомиров В. Н., Филин В. Р. Травянистые растения СССР: В 2 т. . М.: Мысль, 1971. Т. 1. 488 с.; Т. 2. 312 с.
- Алехин В. В. География растений . М.: Учпедгиз, 1944. 455 с.
- Баша С. Г., Буланов М. И., Григорьева И. Л. и др. Введение в экологию: Город Дубна – история и экология / Под ред. Н. В. Короновского, Н. А. Ясаманова. Дубна: Междунар. ун-т природы, об-ва и человека "Дубна", 2001. 164 с.
- Карпухина Е. А., Алексеев Ю. Е., Жмылев П. Ю., Лазарева Г. А. Флора городского округа Дубна / Под ред. О. В. Морозовой (отв. ред.), Л. И. Зориной (ред.). Дубна: Гос. ун-т "Дубна", 2016. 266 с.
- Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги / Отв. ред. д-р биол. наук В. Н. Яковлев. Ярославль: ЯГТУ, 2000. 309 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения . Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Лазарева Г. А. Изучение экологического состояния водоемов г. Дубны с использованием макрофитов и эпифитона // Сборник трудов IV Международной научной конференции молодых ученых и специалистов ОИЯИ. Дубна: ОИЯИ, 2000. С. 150–152.
- Лазарева Г. А., Жмылев П. Ю. Флористическое разнообразие водоемов г. Дубна // Города России: проблемы строительства, инженерного обеспечения, благоустройства и экологии: Сборник статей XXV Международной научно-практической конференции / Под ред. В. А. Селезневой (ред.), И. А. Лушкиной (ред.), А. А. Смирновой (ред.). Пенза: Пензенский государственный аграрный университет, 2023. С. 178–182.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Новаковский А. Б. Использование программного модуля «Graphs» для анализа растительности острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов одиннадцатой молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: Коми научного центра УрО РАН, Республика Коми, 2004. С. 203–205.
- Новиков В. С., Губанова И. А. Популярный атлас-определитель. Дикорастущие растения . М.: Дрофа, 2004. 415 с.
- Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1985. № 6. С. 8–13.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья . Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.
- Роговая И. В., Лазарева Г. А. Высшая водная растительность как индикатор состояния водных объектов // Экологические проблемы Московской области: Материалы межвузовской научно-практической конференции. Дубна: Междунар. ун-т природы, об-ва и человека "Дубна", 2006. С. 23–26.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова . СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 320 с.

- Свириденко Б. Ф. Структура водной флоры Северного Казахстана // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 11. С. 46–57.
- Тугушева Ю. В., Лазарева Г. А. К исследованию экологического состояния малых искусственных водоемов // Прикладная экология. Опыт, результаты, прогнозы: Сборник статей. Вып. 1 / Под ред. Б. М. Балояна (ред.). М.: ООО “Центр информационных технологий в природопользовании”, 2007. С. 287–293.
- Тугушева Ю. В., Лазарева Г. А. Экологическое состояние малых водоемов г. Дубна (озеро Маяк) // Прикладная экология: опыт, результаты, прогнозы: Сборник статей. Вып. 2 / Под ред. Б. М. Балояна (ред.). Дзержинский: РИО колледжа “Угреша”, 2009. С. 226–244.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica. Göttingen, 1974. 97 s.

ANALYSIS OF THE FLORISTIC COMPOSITION OF THE WATER BODIES IN THE CITY OF DUBNA, MOSCOW REGION

LAZAREVA
Galina Aleksandrovna

PhD, Dubna State University, 141980, Russia, Moscow region, Dubna, Universitetskaya St., 19, lazarevg@mail.ru

ORLOV
Danila Aleksandrovich

Dubna State University, 141980, Russia, Moscow region, Dubna, Universitetskaya St., 19, danila25_02@mail.ru

Key words:

composition of flora
generic coefficient
ecological groups
life forms

Summary: The study of the floral diversity of water bodies is significant in assessing their ecological state and environmental pollution. The paper presents the results of an analysis of the flora of four lakes, differing in morphology: Lebyazhye Lake, lake in the Family Recreation Park (FRP), Lyagushatnik Lake, and Ratmino Lake. These lakes are located in the city of Dubna, Moscow Region. The study was carried out for the period 1999–2023. Lists of species were compiled with an indication of their ecological groups and abundance of species (on the Drude scale). The flora of the studied lakes are represented by 57 species of vascular plants, the maximum number of species (42 species) was recorded in Lebyazhye Lake, the minimum number (14 species) – in Lyagushatnik Lake. The dominant Poaceae and Cyperaceae families indicate the overgrowth of shallow coastal areas. A high value of the generic coefficient (93 %) was noted in Ratmino Lake and Lyagushatnik Lake, low (79 %) – in Lebyazhye Lake. The hydrophytness index varies from +0.07 (Ratmino Lake) to +0.43 (Lebyazhye Lake). Scioheliophytes predominate in relation to the light of lakes. The attachment of species to eutrophic habitats is clearly evident. The indicators of similarity of the species of the studied water bodies according to the Seyrensen-Chekanovsky index range from 0.32 to 0.58. The greatest species similarity was noted between the vegetation of Lebyazhye Lake and the lake in the FRP (58 %). All the lakes studied in Dubna are experiencing significant anthropogenic pressure, which may be the cause of the extinction of some species.

Received on: 19 March 2026

Published on: 07 June 2026

Reviewer: V. V. Soloveva

References

- Alekseev Yu. E. Vehov V. N. Gapochka G. P. Dundin Yu. K. Pavlov V. N. Tihomirov V. N. Filin V. R. Herbaceous plants of the USSR. M.: Mysl', 1971. T. 1. 488 p.; T. 2. 312 p.
- Basha S. G. Bulanov M. I. Grigor'eva I. L. Introduction to ecology: The City of Dubna – history and ecology, Pod red. N. V. Koronovskogo, N. A. Yasamanova. Dubna: Mezhdunar. un-t prirody, ob-va i cheloveka «Dubna», 2001. 164 p.
- Catalog of plants and animals of the Volga basin reservoirs, Otv. red. d-r biol. nauk V. N. Yakovlev. Yaroslavl': YaGTU, 2000. 309 p.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica. Göttingen, 1974. 97 s.
- Geography of plants. M.: Uchpedgiz, 1944. 455 p.
- Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems. CPb.: Gidrometeoizdat, 1992. 320 p.
- Karpuhina E. A. Alekseev Yu. E. Zhmylev P. Yu. Lazareva G. A. Flora of Dubna city district, Pod red. O. V. Morozovoy (otv. red.), L. I. Zorinoy (red.). Dubna: Gop. un-t «Dubna», 2016. 266 p.
- Katanskaya V. M. SR. Higher aquatic vegetation of the continental reservoirs of the USSR. Methods of study. L.: Nauka, 1981. 187 p.
- Lazareva G. A. Zhmylev P. Yu. Floristic diversity of Dubna water bodies, Goroda Rossii: problemy stroitel'stva, inzhenernogo obespecheniya, blagoustroystva i ekologii: Sbornik statey XXV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, Pod red. V. A. Seleznevoy (red.), I. A. Lushkinoy (red.), A. A. Smirnovoy (red.). Penza: Penzenskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet, 2023. C. 178–182.
- Lazareva G. A. Study of the ecological state of Dubna reservoirs using macrophytes and epiphyton, Sbornik trudov IV Mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii molodyh uchenyh i specialistov OIYaI. Dubna: OIYaI, 2000. P. 150–152.

- Maevskiy P. F. Flora of the middle zone of the European part of Russia. 11th edition. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2014. 635 p.
- Novakovskiy A. B. Using the Graphs software module to analyze the vegetation of Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago), Aktual'nye problemy biologii i ekologii: Materialy dokladov odinnadcatoy molodezhnoy nauchnoy konferencii Instituta biologii Komi NC UrO RAN. Syktyvkar: Komi nauchnogo centra UrO RAN, Respublika Komi, 2004. C. 203–205.
- Novikov V. S. Gubanova I. A. A popular atlas determinant. Wild plants. M.: Drofa, 2004. 415 c.
- Papchenkov V. G. On the classification of aquatic macrophytes and aquatic vegetation, Ekologiya. 1985. No. 6. C. 8–13.
- Papchenkov V. G. Vegetation cover of reservoirs and watercourses in the Middle Volga region. Yaroslavl': CMP MUBiNT, 2001. 213 p.
- Rogovaya I. V. Lazareva G. A. Higher aquatic vegetation as an indicator of the condition of water bodies, Ekologicheskie problemy Moskovskoy oblasti: Materialy mezhvuzovskoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Dubna: Mezhdunar. un-t prirody, ob-va i cheloveka «Dubna», 2006. C. 23–26.
- Sviridenko B. F. The structure of the aquatic flora of Northern Kazakhstan, Botanicheskiy zhurnal. 1997. T. 82, No. 11. C. 46–57.
- Tugusheva Yu. V. Lazareva G. A. Ecological status of small reservoirs in Dubna (Mayak Lake), Prikladnaya ekologiya: opyt, rezul'taty, prognozy: Sbornik statey. Vyp. 2, Pod red. B. M. Baloyana (red.). Dzerzhinskiy: RIO kolledzha "Ugresha", 2009. C. 226–244.
- Tugusheva Yu. V. Lazareva G. A. To study the ecological status of small artificial reservoirs, Prikladnaya ekologiya. Opyt, rezul'taty, prognozy: Sbornik statey. Vyp. 1, Pod red. B. M. Baloyana (red.). M.: OOO "Centr informacionnyh tehnologiy v prirodopol'zovanii", 2007. C. 287–293.



597.556:504.4.054(282.247.41)

ИНТЕНСИВНОСТЬ НАКОПЛЕНИЯ РТУТИ В МЫШЦАХ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ РЫБ ГОРЬКОВСКОГО И ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

РЕВУХИН
Александр Андреевич

Нижегородский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО», 603116, г. Нижний Новгород, Московское шоссе, д. 31, sahek19981110@gmail.com

ЯКИМОВ
Василий Николаевич

доктор биологических наук, Нижегородский государственный университет, Россия, 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, damselfty@yandex.ru

КУДРИН
Иван Александрович

кандидат биологических наук, Нижегородский государственный университет, Россия, 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, kudriniv@mail.ru

ШУРГАНОВА
Галина Васильевна

доктор биологических наук, Нижегородский государственный университет, Россия, 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, galina.nngu@mail.ru

КОМОВ
Виктор Трофимович

доктор биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, vkomov@ibiw.ru

Ключевые слова:

ртуть
Hg
содержание ртути
рыбы
интенсивность накопления
длина тела
Горьковское водохранилище
Чебоксарское водохранилище
экологический мониторинг

Аннотация: В работе проведена сравнительная оценка интенсивности накопления ртути (Hg) в мышечной ткани промысловых видов рыб (окунь, плотва, лещ, густера) Горьковского и Чебоксарского водохранилищ Средней Волги. Исследования выполнены на основе анализа 1239 экземпляров рыб, отобранных в 2023, 2024 и 2025 гг. Концентрации ртути определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии. Для оценки скорости накопления Hg использована многофакторная линейная модель зависимости «Hg – длина тела» с учетом видовой принадлежности и водоема. Установлено, что содержание ртути статистически значимо зависит от длины тела рыб, их видовой принадлежности и условий водоема ($p < 0.001$). Выявлены различия в скорости накопления ртути между видами, а также между водохранилищами. В Чебоксарском водохранилище концентрации Hg в выборке исследованных видов рыб в целом выше, чем в Горьковском. Показано, что различия в накоплении связаны не только с уровнем загрязнения, но и с особенностями гидрологического режима и трофических условий, определяющих биодоступность ртути и эффективность ее переноса. Проведен анализ факторов, определяющих различия в содержании и накоплении рыбами биодоступной метилртути между Горьковским и Чебоксарским водохранилищами. Наиболее высокая скорость накопления отмечена у окуня, наименьшая – у леща. Показано, что межвидовые различия в накоплении ртути носят водоем-зависимый характер, что под-

тверждается значимостью трехфакторного анализа. Полученные результаты демонстрируют, что исследуемые зависимости являются информативным показателем динамики биоаккумуляции ртути и могут быть использованы для экологического мониторинга водных экосистем.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 мая 2026 года

Подписана к печати: 26 июня 2026 года

Введение

Ртуть (Hg) относится к числу приоритетных глобальных загрязнителей. Поступая в атмосферу из природных и антропогенных источников, ртуть может переноситься на значительные расстояния и затем осаждаться в виде атмосферных осадков и поступать в водные объекты (Obrist et al., 2018). В водных экосистемах при восстановительных условиях ртуть может трансформироваться в метилртуть – форму ртути с высокой токсичностью и биодоступностью (Depew et al., 2013; Lavoie et al., 2013). Метилртуть биоаккумулируется и биомагнифицируется в пищевых цепях, накапливается в рыбе, оказывает значительное влияние на состояние гидробионтов и здоровье человека (Fioravanti et al., 2025; Visnjevec et al., 2014). У человека, потребляющего рыбу, содержащую метилртуть, отмечается увеличение риска развития неврологических и сердечно-сосудистых нарушений, внутриутробного развития (Mergler et al., 2007; Karagas et al., 2012).

Анализ литературных источников показывает, что содержание биодоступной метилртути в водоемах связано как с абиотическими, так и с биотическими факторами среды. Так, положительная связь содержания метилртути обнаруживается с площадью поверхности водоема (Kidd et al., 2012), отрицательная – с pH (Kamman et al., 2005), электропроводностью (удельной проводимостью) воды (Julian, Gu, 2014) и с соленостью воды. С увеличением солености воды снижается метилирование ртути из-за образования устойчивых комплексов с хлорид-ионами, при этом органические соединения ртути активно накапливаются в рыбах. Так, у морского керчака (*Myxocephalus scorpius*) содержание ртути в мышцах (0.03–0.2 мг/кг) ниже, чем у пресноводного окуня (*Perca fluviatilis*) (0.1–0.35 мг/кг), несмотря на сходные размеры и образ жизни (Комов и др., 2009).

Интенсивность накопления металлов в водных организмах зависит от гидрохимических условий и содержания органического вещества в среде, которое влияет как на микробное метилирование, так и на миграцию ртути в воде (Benoit et al., 2003). Растворенное органическое вещество в водном столбе

способствует связыванию Hg(II), что повышает удержание ртути в толще воды и изменяет ее подвижность (Allard, Arsenie, 1991; Xiao et al., 1995). Органическое вещество также участвует в фотохимическом восстановлении Hg(II) до Hg(0) с последующим переходом в атмосферу (O'Driscoll et al., 2003a, b; O'Driscoll et al., 2005a, b). Одновременно высокая концентрация органики снижает проникновение ультрафиолетового излучения и уменьшает глубину фотохимически активного слоя воды (Kirk, 1994; Lean, 1998), а также влияет на образование метилртути (Siciliano et al., 2005).

Повышение прозрачности воды и увеличение солнечной, особенно ультрафиолетовой, радиации усиливают фотохимические превращения ртути в водоемах. При этом возрастает восстановление двухвалентной ртути Hg(II) до летучей элементарной формы Hg(0), способной переходить в атмосферу (Amyot et al., 1994; O'Driscoll et al., 2007). Одновременно солнечное излучение способствует фотодеметилированию метилртути, снижая содержание ее наиболее токсичных органических форм (Sellers et al., 1996; Hammerschmidt, Fitzgerald, 2010).

Взвешенные частицы в водной среде способны сорбировать Hg(II) и частично Hg(0), снижая долю растворенной реакционно-активной ртути. В то же время повышенная мутность ограничивает проникновение света и может подавлять фотохимическое восстановление Hg(II) до летучей Hg(0). При оседании взвешенных частиц органического вещества ртуть переносится в донные отложения, где может вовлекаться в процессы метилирования и дальнейшего поступления в пищевые цепи либо захораниваться на длительное время (Liu et al., 2011).

Важным фактором, способным определять различия в биоаккумуляции Hg водоемов, является состояние планктонных сообществ, поскольку фито- и зоопланктон представляют собой начальные звенья трофической передачи ртути, от которых зависит ее поступление к высшим консументам. В ряде исследований показано, что характеристики планктонных сообществ существенно влияют на концентрации Hg в пищевых сетях. Так, Chen и Folt (2005) выявили отрицательную

связь между плотностью фитопланктона и массовыми концентрациями Hg как в самом фитопланктоне, так и в первичных консументах. Кроме того, при увеличении плотности зоопланктона и рыб наблюдалось снижение содержания ртути в их тканях. Показано, что плотность зоопланктона объясняет значительную долю вариации Hg у рыб, что указывает на ключевую роль нижних трофических уровней в регуляции биомагнификации. Эти закономерности связывают с совокупностью процессов, включая эффект «разбавления ростом» и снижение эффективности трофического переноса при высокой продуктивности нижних уровней пищевой сети (Chen, Folt, 2005; Pickhardt et al., 2002), что позволяет рассматривать плотность планктонных сообществ как важный фактор, определяющий степень биомагнификации ртути в водных экосистемах.

В высокопродуктивных водоемах может наблюдаться эффект «разбавления», при котором быстрое увеличение биомассы особей снижает концентрацию Hg на единицу массы (Karimi et al., 2007; Ward et al., 2010). Также отмечается комбинированный эффект, включающий рассеивание в первичных продуцентах (Miller et al., 2012), а также разбавление на организменном уровне. В результате в ряде случаев наблюдается снижение концентрации Hg у крупных особей, что противоречит классическим представлениям о кумулятивном накоплении, согласно которым ключевым механизмом распределения ртути в водных экосистемах является ее трофическая передача, при которой концентрация Hg в организмах увеличивается с повышением трофического уровня (Lavoie et al., 2013; Kidd et al., 2012). Содержание Hg в тканях рыб зависит от трофического уровня и особенностей питания, возраста, размеров (длины), а также продуктивности водоема (Depew et al., 2013; Eagles-Smith et al., 2014).

Для водохранилищ и рек бассейна Волги характерна выраженная пространственная неоднородность условий, влияющих на миграцию и накопление ртути. Гидрологический режим, степень эвтрофирования и структура трофических связей формируют зоны с различной интенсивностью метилирования и бионакопления Hg. Показано, что концентрация Hg в мышцах промысловых видов рыб (окунь, судак, щука, лещ, плотва и др.) изменяется вдоль течения Волги и ее водохранилищ, отражая действие локальных гидрологических и трофических факторов (Горбунов и др., 2018).

В то же время большинство исследований носят локальный характер, что затрудняет

обобщение результатов. Это подчеркивает необходимость комплексного подхода, учитывающего возрастную структуру популяций, трофические связи и пространственную вариабельность среды, для выявления закономерностей накопления Hg в экосистемах Волги (Ivanova et al., 2023).

Особый интерес представляет понятие скорости накопления ртути, которое в последние годы рассматривается как более адекватный индикатор экологических условий по сравнению с абсолютными концентрациями. В работе (Гремячих и др., 2024) показано, что интенсивность накопления ртути, оцениваемая по наклону регрессионной зависимости концентрации Hg от длины тела, существенно варьирует в пределах одного водоема. Это свидетельствует о высокой чувствительности данного показателя к локальным условиям среды. Вместе с тем следует отметить, что методологические подходы к оценке скорости накопления пока не стандартизированы, а результаты различных исследований трудно сопоставимы из-за различий в объемах выборки, размерных группах и статистических методах. В большинстве случаев анализ содержания Hg проводится на ограниченных размерных группах рыб, что затрудняет интерпретацию результатов и их сравнение между водоемами (Гремячих и др., 2022; Sackett et al., 2013; Ivanova et al., 2023).

Кроме работы Гремячих с соавт. (2024), в которой проведен анализ связи накопления ртути в мышцах с размерами тела окуня плесов Рыбинского водохранилища, публикации результатов исследований по интенсивности накопления Hg в мышцах рыб разных видов, обитающих в различных по комплексу физико-химических факторов среды водоемах России, нам неизвестны. При этом зарубежные исследования показывают, что интенсивность накопления Hg в рыбах, количественно оцениваемая по наклону линейной регрессии зависимости концентрации от размера тела, существенно варьирует в зависимости от условий среды и трофических факторов (Backstrom et al., 2020; Mills et al., 2022).

Целью настоящей работы является сравнительная оценка скорости накопления ртути в мышечной ткани промысловых видов рыб различных видов в зависимости от длины тела в водохранилищах Средней Волги (Горьковском и Чебоксарском).

Материалы

Наши исследования проводились на водохранилищах, различающихся по ряду аби-

отических и биотических факторов, времени создания, антропогенной нагрузке. Горьковское и Чебоксарское водохранилища – четвертая и пятая ступени Волжского каскада, входят в систему водоемов Средней Волги и существенно различаются по ряду характеристик. Чебоксарское водохранилище

характеризуется более высоким водообменом, большей минерализацией воды, более высокой трофностью, содержанием биогенных веществ, биомассой фитопланктона, зообентоса и рыб по сравнению с Горьковским (табл. 1).

Таблица 1. Гидрологическая, гидрохимическая и гидробиологическая характеристика Горьковского и Чебоксарского водохранилищ

Показатель	Горьковское водохранилище	Чебоксарское водохранилище	Источник
Коэффициент условного водообмена (Кв)	6.1	19.8	Тимофеева и др. (2021); Копылов и др. (2020)
Площадь, км ²	1591	1080	Тимофеева и др. (2021); Копылов и др. (2020)
Минерализация воды, мг/л	< 150	> 220	Шурганова (2007); Лазарева и др. (2018)
Взвешенные вещества, мг/л	7.5	9.1	Минеева (2003)
Прозрачность воды, см	130–170	40–100 (ниже впадения Оки), 130–140 (приплотинный плес)	Бикбулатов и др. (2006)
Биомасса фитопланктона, мг/л	1.04–3.10	3.26–5.44	Корнева и др. (2025)
Биомасса зоопланктона в речной части, г/м ³	≈0.5	≈0.5	Лазарева и др. (2018); Минин и др. (2024)
Биомасса зоопланктона в озерной части, г/м ³	1–4 г/м ³	1–5	Лазарева и др. (2018)
Биомасса кормового бентоса, г/м ²	10.6–29 г/м ²	16–180.7	Минин и др. (2024)
Трофический статус по хлорофиллу	Мезотрофно-умеренно эвтрофный	Эвтрофный	Минеева и др. (2022)
Биомасса рыб, кг/га	60.6–107	57.7–143.3	Минин и др. (2024)

С целью определения скорости накопления ртути проведен анализ мышечной ткани четырех видов рыб (1239 экз.): речного окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758), обыкновенной плотвы (*Rutilus rutilus* L., 1758), леща (*Abramis brama* L., 1758) и густеры (*Blicca bjoerkna* L., 1758) (см. табл. 1).

Отлов рыб проводился на акваториях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, включающих речные, озерно-речные и озерные участки, расположенные в пределах Ярославской, Костромской, Ивановской и Нижегородской областей, а также Респу-

блики Марий Эл и Чувашской Республики (рис. 1).

Выборка формировалась с учетом достаточного объема наблюдений для обеспечения статистической достоверности оценок. Особи минимальных размеров (до 2+) в анализ не включались вследствие их недостаточной представленности у отдельных видов. Распределение особей по размерным классам было сбалансированным, что обеспечило репрезентативность размерно-возрастной структуры популяций исследуемых видов.

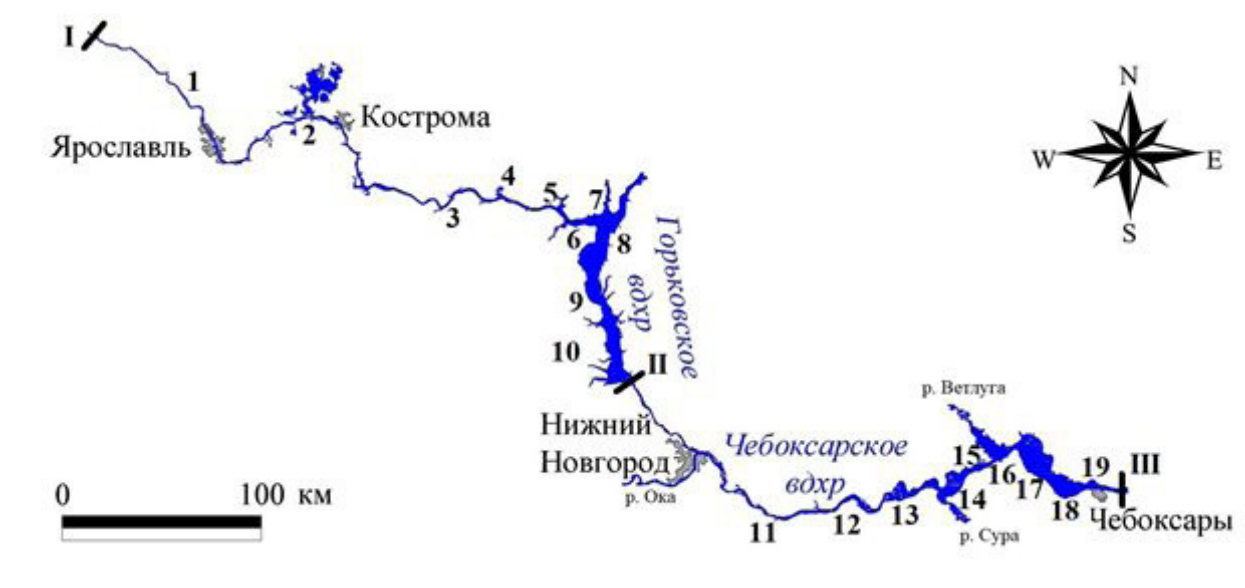


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб. I – плотина Рыбинской ГЭС; II – плотина Горьковской ГЭС; III – плотина Чебоксарской ГЭС; Горьковское водохранилище: 1 – пос. Фоминское; 2 – пос. Паточного Завода; 3 – д. Стрелка; 4 – с. Никола-Мера; 5 – д. Сергеевская; 6 – д. Мауриха; 7 – Фетининские острова; 8 – д. Селянцево; 9 – г. Пучеж; 10 – с. Катунки; Чебоксарское водохранилище: 11 – с. Работки; 12 – с. Бармино; 13 – с. Фокино; 14 – р. п. Васильсурск; 15 – д. Яктансола; 16 – д. Мумариха; 17 – д. Шартнейка; 18 – д. Шомиково; 19 – п.г.т. Сосновка

Fig. 1. Map-layout of sampling stations. I – dam of the Rybinsk Hydroelectric Power Station; II – dam of the Gorky Hydroelectric Power Station; III – dam of the Cheboksary Hydroelectric Power Station; Gorky Reservoir: 1 – Fominskoye settlement; 2 – Patochny Zavod settlement; 3 – Strelka village; 4 – Nikola-Mera settlement; 5 – Sergeyevskaya village; 6 – Maurikha village; 7 – Fetinin Islands; 8 – Selyantsevo village; 9 – Puchezh town; 10 – Katunki village; Cheboksary Reservoir: 11 – Rabotki settlement; 12 – Barmino settlement; 13 – Fokino settlement; 14 – Vasilsursk urban-type settlement; 15 – Yaktansola village; 16 – Mumarikha village; 17 – Shartneyka village; 18 – Shomikovo village; 19 – Sosnovka urban-type settlement

Методы

Отлов рыб проводился в весенне-летне-осенний период 2023, 2024 и 2025 гг. с применением ставных стационарных сетей, неводов и траловых съемок в рамках научно-исследовательской программы по изучению водных биоресурсов, реализуемой Нижегородским филиалом ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО».

После вылова рыб помещали в специализированные контейнеры с контролируемым температурным режимом и транспортировали в лабораторию. Видовую принадлежность устанавливали в соответствии с «Аннотированным каталогом пресноводных рыб России» (1998) и «Атласом пресноводных рыб России» (2002). В лабораторных условиях выполняли комплексный биологический анализ особей. Длину тела и возраст особей определяли согласно общепринятым икhtiологическим методикам (Правдин, 1966; Брюзгин, 1969; Котляр, 2004). Образцы мышечной ткани отбирали из области между боковой линией и спинным плавником.

Исследования на животных проводили в соответствии с этическими стандартами, изложенными в Хельсинкской декларации

1964 г. и более поздних ее редакциях.

Концентрацию Hg в мышечной ткани рыб (мг/кг сырой массы) определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии с использованием ртутного анализатора РА-915+ и приставки ПИРО (Люмэкс) в трех повторностях. Для контроля точности анализа применяли сертифицированные биологические стандарты DORM-2 и DOLM-2 (Институт химии окружающей среды, Оттава, Канада). Прибор позволял определять Hg в диапазоне от 0.0005 до 2.0 мг/кг, а среднее расхождение между повторными измерениями не превышало 7.5 %.

Статистическую обработку данных проводили в среде R версии 4.5.2 (R Core Team, 2025). Результаты представлены в виде диапазона значений (min–max), средних значений и их стандартных ошибок ($M \pm m$). Для анализа скорости накопления ртути в мышечной ткани рыб строили многофакторную линейную модель зависимости концентрации ртути от длины рыбы, ее вида и принадлежности к одному из двух водохранилищ. Значимость различий между группами определяли по F-критерию Фишера при уровне значимости $p < 0.05$. Основным критерием

сравнения выборок являлась статистическая значимость различий средних значений исследуемого показателя. Концентрации Hg в анализе были логарифмированы для лучшего соответствия нормальному распределению. Парные сравнения скоростей накопления ртути проводили с использованием метода ожидаемых маргинальных средних (estimated marginal means, EMMs), реализованного в пакете *emmeans* (Lenth, 2026).

Результаты

По результатам анализа установлен возрастной и размерный состав исследованных рыб (окуня, плотвы, леща и густеры) в Горь-

ковском и Чебоксарском водохранилищах, а также определены диапазоны содержания Hg в их мышечной ткани.

Среднее содержание ртути в мышцах рыб различалось как между видами, так и между водохранилищами. Наименьшие значения отмечались у леща, наибольшие – у окуня. Средние концентрации металла у окуня были сопоставимы между водохранилищами, тогда как у других видов наблюдались более выраженные различия, при этом рыбы из Чебоксарского водохранилища, как правило, имели более высокие уровни ртути (табл. 2).

Таблица 2. Размерно-возрастные характеристики и концентрация ртути (Hg) в мышцах рыб Горьковского и Чебоксарского водохранилища

Вид	Водохранилище	Кол-во, экз.	Возраст	Длина, см	Ртуть (Hg), мг/кг
Окунь	Горьковское	75	2+–6+	16.0 ± 0.39	0.094 ± 0.007
				11.1–22.5	0.024–0.382
	Чебоксарское	54	2+–6+	18.0 ± 0.48	0.136 ± 0.008
				10.9–22.4	0.046–0.246
Плотва	Горьковское	139	2+–8+	14.3 ± 0.40	0.058 ± 0.003
				8.0–25.3	0.015–0.167
	Чебоксарское	206	2+–10+	17.4 ± 0.39	0.090 ± 0.004
				7.7–28.2	0.016–0.343
Лещ	Горьковское	182	2+–10+	27.2 ± 0.47	0.048 ± 0.002
				14.6–43.8	0.011–0.173
	Чебоксарское	165	2+–10+	25.9 ± 0.59	0.066 ± 0.003
				14.5–45.0	0.015–0.207
Густера	Горьковское	215	2+–10+	17.8 ± 0.28	0.088 ± 0.002
				8.0–27.5	0.023–0.254
	Чебоксарское	203	4+–12+	18.6 ± 0.29	0.122 ± 0.004
				13.1–30.0	0.024–0.352

Примечание. В числителе представлено среднее значение ± стандартная ошибка ($M \pm$), в знаменателе – диапазон значений (min–max).

Таблица 3. Результаты статистического анализа модели зависимости концентрации ртути (Hg) в мышечных тканях рыб от длины тела, вида рыбы и принадлежности к водохранилищу

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	Значение критерия Фишера, F	p-значение
Длина тела	1	2.030	2.0301	64.1204	< 0.001***
Вид рыбы	3	33.315	11.1049	350.7469	< 0.001***
Водохранилище	1	4.497	4.4969	142.0333	< 0.001***
Длина:Вид	3	1.405	0.4682	14.7880	< 0.001***
Длина:Водохранилище	1	0.297	0.2973	9.3913	0.002**
Вид:Водохранилище	3	0.035	0.0115	0.3636	0.779
Длина:Вид:Водохранилище	3	0.713	0.2378	7.5100	< 0.001***
Остатки	1223	38.721	0.0317		

Примечание. Уровни статистической значимости: *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$. Двоеточие указывает на эффект взаимодействия между факторами

Статистический анализ линейной модели зависимости концентрации ртути в мышечных тканях рыб от длины тела, вида рыбы и ее принадлежности к одному из двух водохранилищ показал, что почти все компоненты модели значимы (см. табл. 3, рис. 2). Наблюдается значимая связь концентрации ртути с длиной рыбы, наклон этой зависимости мы рассматриваем как скорость накопления металла при росте рыбы. Также концентрации значимо различались в тка-

нях разных видов рыб (концентрация в тканях леща была в среднем ниже, чем в тканях других видов), что может указывать на отличия в трофическом статусе рыб, но также может отражать особенности размерного распределения. Значимость эффекта водохранилища отражает общую тенденцию к более высокой концентрации Hg в рыбе из Чебоксарского водохранилища по сравнению с Горьковским.

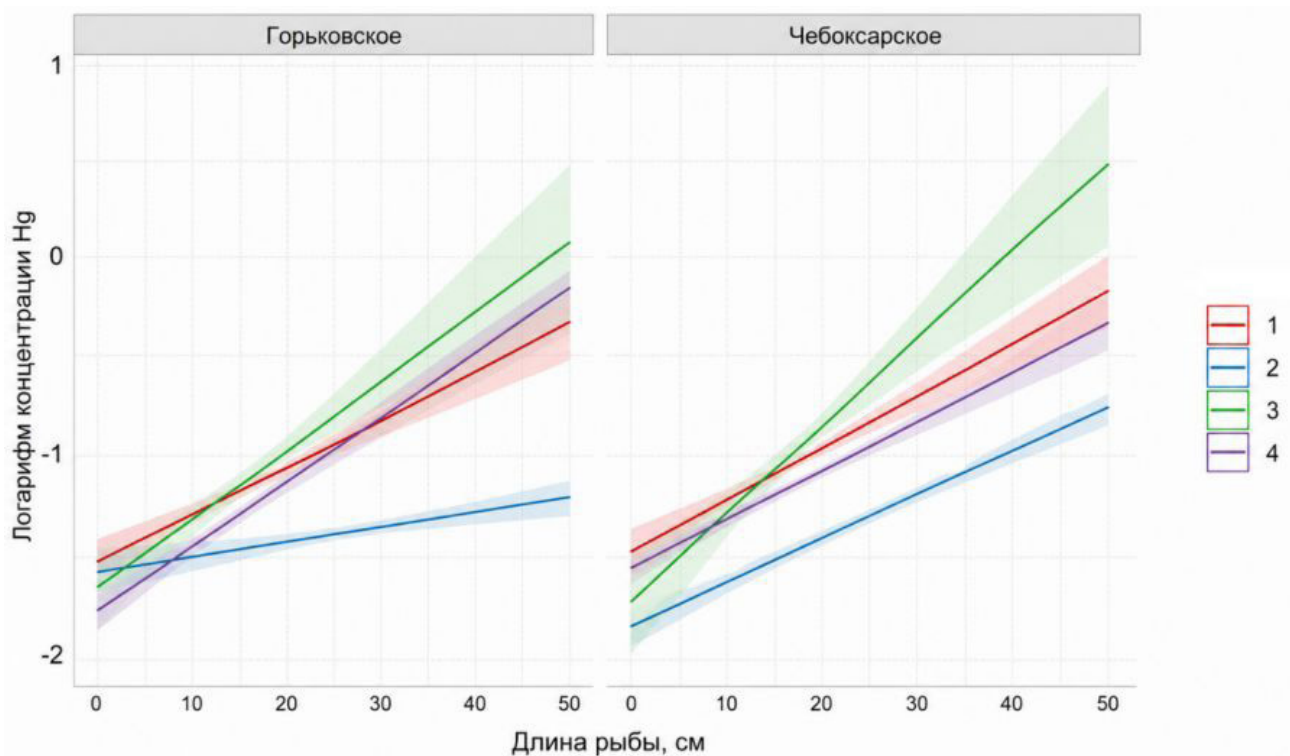


Рис. 2. Зависимость логарифма концентрации ртути (Hg) от длины рыбы, ее вида и принадлежности к двум водохранилищам. Представлены линейные зависимости и соответствующие доверительные интервалы на основе трехфакторной модели. 1 – густера, 2 – лещ, 3 – окунь, 4 – плотва

Fig 2. Dependence of the logarithm of mercury concentration (Hg) on the length of the fish, its type and belonging to two reservoirs. Linear relationships and corresponding confidence intervals based on a three-factor model are shown. 1 – *Blicca bjoerkna*, 2 – *Abramis brama*, 3 – *Perca fluviatilis*, 4 – *Rutilus rutilus*

Значимость эффекта взаимодействия трех факторов указывает на то, что скорость накопления Hg в мышцах рыб значимо отличается как между видами рыб в пределах водохранилища, так и между водохранилищами для одного вида рыбы. Коэффициенты наклона (скорости накопления Hg) для разных видов рыб в двух водохранилищах, а также результаты множественных сравнений внутри водохранилища представлены на рис. 3.

В Горьковском водохранилище скорость накопления ртути в мышечной ткани леща оказалась статистически значимо ниже по сравнению с другими видами рыб, которые не имели значимых отличий между собой. В то же время в Чебоксарском водохранилище скорости накопления ртути у леща, плотвы и густеры значимо не различались, тогда как у окуня отмечена более высокая скорость накопления по сравнению с лещом и плотвой.

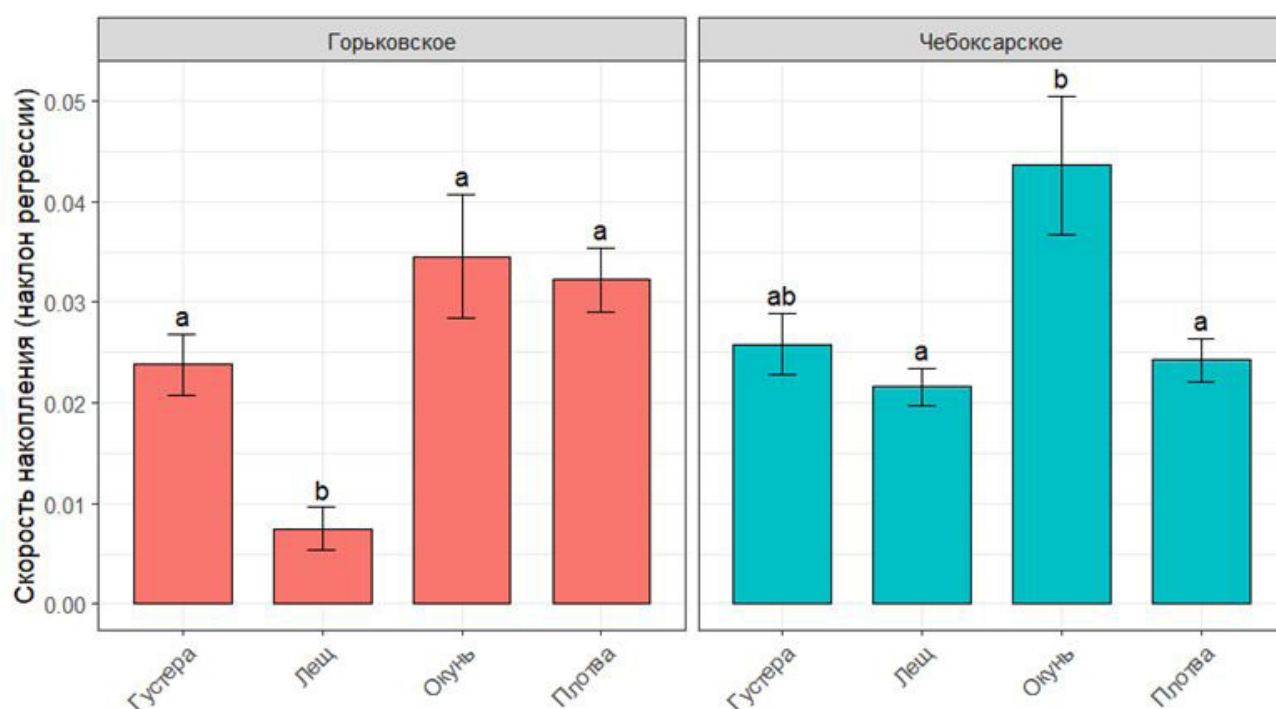


Рис. 3. Скорости накопления Hg (коэффициенты наклона линий регрессии, см. рис. 2) для четырех видов рыб в двух водохранилищах. Погрешности отражают доверительные интервалы оценок. Компактные буквенные обозначения отражают результаты множественных сравнений между видами рыб в пределах водохранилища (значимо отличаются виды, которые не имеют общих букв)
Fig. 3. Accumulation rates of Hg (coefficients of slope regression lines, see Fig. 2) for four fish species in two reservoirs. The errors reflect the confidence intervals of the estimates. Compact letter designations reflect the results of multiple comparisons between fish species within the reservoir; species that do not have common letters differ significantly)

Проведены также множественные сравнения для каждого вида рыб между двумя водохранилищами. Результаты показали, что отличия в скорости накопления ртути в мышцах рыб между водохранилищами значимы для леща ($p < 0.001$) и плотвы ($p = 0.039$), но не для густеры ($p = 0.63$) и окуня ($p = 0.323$). При этом скорость накопления Hg в мышечной ткани леща выше в Чебоксарском водохранилище, тогда как для плотвы скорость накопления выше в Горьковском водохранилище.

Обсуждение

Результатом проведенного исследования является выявленная зависимость концентрации ртути от длины тела рыб, отражающая процесс ее накопления в ходе индивидуального роста. Положительная связь между размерно-возрастными характеристиками и концентрацией Hg широко описана в литературе (Backstrom et al., 2020; Gedig et al., 2023; Mills et al., 2018; Mills et al., 2022; Sullivan et al., 2023; Sackett et al., 2013;

Backstrom et al., 2020; Dang, Wang, 2012) и интерпретируется как результат биоаккумуляции и трофических сдвигов в процессе онтогенеза. В настоящем исследовании показано, что данная зависимость не только статистически значима, но и характеризуется различиями в наклоне регрессионных зависимостей, интерпретируемом как скорость накопления Hg.

Различия в скорости накопления между видами, выявленные через значимое взаимодействие «Длина:Вид», могут быть обусловлены видовыми различиями в темпах роста и индивидуальными особенностями питания. Важным результатом является различие скоростей накопления металла между водохранилищами («Длина:Водохранилище»), что указывает на влияние локальных экологических условий не только на уровень загрязнения, но и на динамику его накопления. Это подтверждает выводы о том, что концентрации ртути сами по себе не всегда отражают особенности функционирования экосистемы и что использование показате-

лей скорости накопления может быть более чувствительным инструментом оценки (Гремячих и др., 2024).

Наиболее важным является эффект взаимодействия всех трех факторов («Длина:Вид:Водохранилище»), демонстрирующий, что межвидовые различия в накоплении ртути зависят от конкретного водоема. Показано, что влияние указанных факторов носит комплексный и взаимосвязанный характер и может варьировать между водоемами (Eagles-Smith et al., 2018). Это свидетельствует о сложной, контекст-зависимой природе процессов биоаккумуляции ртути и подчеркивает значимость взаимодействий между ключевыми экологическими факторами в формировании концентраций Hg в рыбах.

Одним из основных факторов, определяющих различия в содержании и накоплении рыбами биодоступной метилртути между Горьковским и Чебоксарским водохранилищами, является, по всей видимости, особенность их гидрологического режима. Чебоксарское водохранилище характеризуется существенно более интенсивным водообменом по сравнению с Горьковским, что определяет комплекс физико-химических параметров водоема, а также состав и структуру его биоценозов. Более интенсивный водообмен Чебоксарского водохранилища отражает его повышенную гидродинамическую активность и, как следствие, более длительное пребывание взвешенного органического вещества (являющегося одним из депо ртути в водной экосистеме) в толще воды. Известно, что как неорганическая, так и метилированная ртуть способны связываться с взвешенными частицами и органическим веществом, а последующая седиментация способствует выведению металла из водного столба и уменьшению его биодоступности для гидробионтов (Liu et al., 2011).

Более низкое содержание ртути в мышцах рыб Горьковского водохранилища по сравнению с Чебоксарским, вероятно, связано с различиями в интенсивности седиментационных процессов и фотовосстановления ртути. В частности, концентрация взвешенного вещества в Горьковском водохранилище ниже, чем в Чебоксарском (Минеева, 2003; Бикбулатов и др., 2006), что в сочетании с меньшей интенсивностью водообмена определяет более короткое время его нахождения в толще воды. В Чебоксарском водохранилище метилированная ртуть, связываясь со взвешенными частицами и органическим веществом,

более длительно пребывает в толще воды по сравнению с Горьковским водохранилищем. При этом наиболее активная седиментация взвеси наблюдается в Горьковском водохранилище, что сопровождается снижением ее биодоступности для планктонных и нектонных организмов, обитателей толщи воды.

Косвенным подтверждением этого механизма являются данные по донным отложениям: в Горьковском водохранилище накопление общей ртути в поверхностных осадках происходит интенсивнее, чем в более гидродинамичном Чебоксарском водохранилище (Udodenko et al., 2018).

Различия в прозрачности воды между водохранилищами также могут играть существенную роль в трансформации ртути. В Горьковском водохранилище, где прозрачность выше как в речной, так и в приплотинной зонах по сравнению с Чебоксарским (Бикбулатов и др., 2006), создаются условия для более интенсивного проникновения ультрафиолетового излучения в водную толщу. Это способствует усилению фотохимических реакций, включая восстановление двухвалентной ртути Hg(II) до элементарной формы Hg(0). Поскольку Hg(0) является летучей, она может переходить в атмосферу, что ведет к снижению содержания ртути в водной среде (Amyot et al., 1994; O'Driscoll et al., 2007).

Учитывая, что вода Чебоксарского водохранилища в целом имеет более высокую минерализацию, чем вода Горьковского (Шурганова, 2007), следует отметить, что районы с повышенной минерализацией ниже впадения правобережных притоков рек Ока и Сура занимают ограниченные акватории и не могут, по всей видимости, являться определяющими в процессах биоаккумуляции ртути водохранилища в целом.

Поскольку интенсивность накопления ртути в водных организмах определяется, в частности, структурой пищевых сетей, трофическим положением организмов и продуктивностью экосистемы (Clayden et al., 2023), а состояние планктонных сообществ (фито- и зоопланктона) является фактором, способным определять межводоемные различия и степень биомагнификации ртути (Chen, Folt, 2005; Pickhardt et al., 2002), целесообразно сравнить исследуемые водохранилища по биомассе фито- и зоопланктона. Биомасса фитопланктона Горьковского водохранилища (1.04–3.10 мг/л) ниже, чем Чебоксарского (3.26–5.44 мг/л) (Корнева и др., 2025). Биомасса зоопланктона речных частей двух водохранилищ составляет около 0.5 мг/л, тогда

как в озерной части Чебоксарского водохранилища ($1\text{--}5\text{ г/м}^3$) в летний период она может превышать биомассу зоопланктона Горьковского водохранилища ($1\text{--}4\text{ г/м}^3$) (Лазарева и др., 2018). Незначительные различия в уровнях биомасс зоопланктона двух водохранилищ, по всей видимости, не являются определяющими в различиях накопления ртути рыбой этих водоемов.

По концентрации хлорофилла статус Горьковского водохранилища определен как мезотрофно-умеренно эвтрофный, Чебоксарского – как эвтрофный (Минеева и др., 2022).

В целом полученные результаты согласуются с данными о выраженной пространственной неоднородности содержания ртути в рыбах бассейна Волги (Горбунов и др., 2018) и с современными представлениями о биоаккумуляции ртути в водных экосистемах (Ревухин и др., 2025, 2024; Баженова и др., 2024; Паюта и др., 2024). Более высокая скорость накопления ртути в тканях окуня в Чебоксарском водохранилище может отражать сочетание более интенсивного поступления металла в связи с типом питания (хищничество), что соответствует данным о биомагнификации ртути в пищевых сетях (Ревухин и др., 2025; Гремячих и др., 2024; Тропин и др., 2019; Lavoie et al., 2013; Kidd et al., 2012). Напротив, относительно низкие скорости накопления ртути в тканях леща могут быть связаны с его бентосным типом питания и менее интенсивным распределением ртути в мышечной ткани из-за эффекта «разбавления ростом», ранее описанного для быстрорастущих рыб (Karimi et al., 2007; Ward et al., 2010).

Заключение

В работе впервые для водохранилищ Средней Волги проведена сравнительная оценка скорости накопления ртути в мышечной ткани рыб различных видов с учетом принадлежности к разным водоемам. Подобные исследования в отечественной и зарубежной литературе представлены ограниченно, что подчеркивает актуальность полученных результатов.

Результаты анализа содержания ртути в мышцах рыб показали устойчивые межвидовые различия и систематически более высокие концентрации Hg у рыб Чебоксарского водохранилища по сравнению с Горьковским, что указывает на значимые межводоемные различия в уровне биодоступной ртути.

Статистический анализ выявил высокую значимость влияния длины тела, видовой принадлежности и условий водоема на концентрацию ртути ($p < 0.001$), а также их сложные взаимодействия, включая трехфакторный эффект (Длина:Вид:Водохранилище). Это свидетельствует о нелинейном и контекст-зависимом характере процессов биоаккумуляции ртути, формирующихся под совместным влиянием биологических и абиотических факторов.

Сравнение водохранилищ показало, что их различия проявляются не только в уровнях накопления ртути, но и в характере ее накопления в онтогенезе рыб. В Чебоксарском водохранилище в целом отмечены более высокие концентрации ртути в мышцах рыб и иная структура межвидовых различий скорости накопления по сравнению с Горьковским водохранилищем, что отражает влияние различий в гидрологическом режиме, трофических условиях и параметрах среды.

Показано, что параметры зависимости «Hg – длина тела» позволяют выявлять различия в динамике накопления ртути между видами рыб и водоемами, дополняя информацию, получаемую при анализе средних концентраций.

Проведенный анализ факторов, определяющих различия в содержании и накоплении рыбами биодоступной метилртути между Горьковским и Чебоксарским водохранилищами, свидетельствует о том, что большинство из них определяют, что в Чебоксарском водохранилище комплекс этих факторов способствует в целом более высокому содержанию ртути в мышцах промысловых видов рыб.

Полученные результаты показали, что отличия в скорости накопления между водохранилищами значимы для леща ($p < 0.001$) и плотвы ($p = 0.039$), но не для густеры ($p = 0.63$) и окуня ($p = 0.323$). При этом скорость накопления Hg в мышечной ткани леща выше в Чебоксарском водохранилище, тогда как для плотвы скорость накопления выше в Горьковском водохранилище.

В целом выявленные закономерности отражают комплексное влияние гидрологических, трофических и видоспецифических факторов на процессы накопления ртути и подтверждают необходимость учета как межводоемных различий, так и структуры популяций при экологической оценке загрязнения водных экосистем.

Библиография

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 1998. 218 с.
- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002а. Т. I. 379 с.
- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002б. Т. II. 253 с.
- Баженова Д. Э., Капустина В. Ю., Иванова Е. С. Содержание ртути в органах рыб разных водоемов Устюженского района Вологодской области // Самарский научный вестник. 2024. Т. 13, № 4. С. 8–13. DOI: 10.55355/snv2024134101.
- Бикбулатов Э. С., Литвинов А. С., Степанова И. Э. и др. Гидролого-гидрохимические условия в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в летнюю межень 2001 г. // Экологическая химия. 2006. № 15 (2). С. 82–94.
- Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова думка, 1969. 187 с.
- Горбунов А. В., Ляпунов С. М., Окина О. И., Шешуков В. С. Биоаккумуляция ртути в тканях пресноводных рыб // Экология человека. 2018. Т. 25, № 11. С. 23–31.
- Гремячих В. А., Комов В. Т., Базаров М. И. и др. Пространственная вариабельность интенсивности накопления ртути в мышцах разноразмерного окуня Рыбинского водохранилища // Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. 2024. № 108 (111). С. 7–19. DOI: 10.47021/0320-3557-2025-7-19.
- Гремячих В. А., Ложкина Р. А., Котиков Д. Э., Комов В. Т. Концентрации ртути в мышцах разных видов рыб из водоемов Ярославской области и прилегающих территорий // Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. 2022. Вып. 100 (103). С. 35–56.
- Комов В. Т., Гремячих В. А., Ершов П. Н. Сравнительное содержание ртути в мышцах рыб водоемов севера европейской России // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Материалы XXVIII международной конференции. Петрозаводск, 2009. С. 289–292.
- Копылов А. И., Лазарева В. И., Минеева Н. М., Заботкина Е. А. Планктонное сообщество крупного эвтрофного водохранилища в период аномально высокой температуры воды // Биология внутренних вод. 2020. № 4. С. 315–324. DOI: 10.31857/S0320965220040099.
- Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Макарова О. С. Современное состояние фитопланктона водохранилищ рек Волги, Камы, Дона и Волго-Донского канала (лето 2015–2018 гг.) в условиях меняющегося климата и продолжающегося эвтрофирования // Биология внутренних вод. 2025. Т. 18, № 1. С. 27–45. DOI: 10.31857/S0320965225010031.
- Котляр О. А. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология). Рыбное: Дмитровский филиал АГТУ, 2004. 180 с.
- Лазарева В. И., Сабитова Р. З., Быкова С. В. и др. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. 2018. № 83 (86). С. 62–84. DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10030.
- Минеева Н. М., Поддубный С. А., Степанова И. Э. и др. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона Средней Волги // Биология внутренних вод. 2022. № 6. С. 640. DOI: 10.31857/S0320965222060158.
- Минеева Н. М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: Автореф. дисс. д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2003. 42 с.
- Минин А. Е., Минина Л. М., Катаев Р. К. и др. Пространственное распределение трофности в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах // Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы: Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 110-летию создания «ГосНИОРХ» им. Л. С. Берга (Санкт-Петербург, 23–24 октября 2024 г.). М.: ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО», 2024. С. 398–401.
- Паюта А. А., Флерова Е. А., Гульдина Д. А. и др. Связь размерно-массовых характеристик и концентрации ртути в мышечной ткани пресноводных рыб тропического Вьетнама // Биология внутренних вод. 2024. Т. 17, № 2. С. 276–285. DOI: 10.31857/S0320965224020065.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / Под ред. проф. П. А. Дрягина и канд. биол. наук В. В. Покровского. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Ревухин А. А., Воронин Р. Е., Постнов Д. И. и др. Содержание ртути (Hg) в мышцах рыб Горьковского водохранилища в зависимости от массы тела // Проблемы экологии Волжского бассейна: Материалы конференции. Н. Новгород, 2024. С. 20.
- Ревухин А. А., Постнов Д. И., Гремячих В. А. и др. Зависимость содержания ртути в мышечной ткани рыб Горьковского водохранилища от возраста и длины тела // Поволжский экологический журнал. 2025. № 2. С. 232–239. DOI: 10.35885/1684-7318-2025-2-232-239.
- Тимофеева Н. А., Сигарева Л. Е., Законнов В. В. Вариабельность трофии донных биотопов Горьков-

- ского водохранилища по осадочным пигментам // Водные ресурсы. 2021. Т. 48, № 1. С. 70–79. DOI: 10.31857/S0321059621010272.
- Тропин Н. Ю., Борисов М. Я., Угрюмова Е. В. и др. Содержание ртути в мышечной ткани речного окуня крупных водоемов Вологодской области // Токсикологический вестник. 2019. № 2. С. 53–58. DOI: 10.36946/0869-7922-2019-2-53-58.
- Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в водохранилищах Средней Волги: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2007. 48 с.
- Allard B., Arsenie I. Abiotic reduction of mercury by humic substances in aquatic systems: an important process for the mercury cycle // Water, Air, and Soil Pollution. 1991. Vol. 56. P. 457–464.
- Amyot M., Mierle G., Lean D. R. S., McQueen D. J. Sunlight-induced formation of dissolved gaseous mercury in lake waters // Environmental Science & Technology. 1994. Vol. 28. P. 2366–2371.
- Backstrom C. H., Buckman K., Molden E., Chen C. Y. Mercury levels in freshwater fish: estimating concentration with fish length to determine exposures through fish consumption // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 2020. Vol. 78. P. 604–621. DOI: 10.1007/s00244-020-00717-y.
- Benoit J. M., Gilmour C. C., Heyes A., Mason R. P., Miller C. L. Geochemical and biological controls over methylmercury production and degradation in aquatic ecosystems // Biogeochemistry of Environmentally Important Trace Elements. Washington: American Chemical Society, 2003. P. 262–297.
- Chen C. Y., Folt C. L. High plankton densities reduce mercury biomagnification // Environmental Science & Technology. 2005. Vol. 39, No 1. P. 115–121.
- Clayden M. G., Kidd K. A., Wyn B. et al. Ecological drivers of mercury bioaccumulation in fish // Environmental Toxicology and Chemistry. 2023. Vol. 42. P. 873–885.
- Dang F., Wang W. X. Why mercury concentration increases with fish size? Biokinetic explanation // Environmental Pollution. 2012. Vol. 163. P. 192–198. DOI: 10.1016/j.envpol.2011.12.026.
- Depew D. C., Burgess N. M., Anderson M. R. et al. An overview of mercury concentrations in freshwater fish species: a national fish mercury dataset for Canada // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013. Vol. 70. P. 436–451.
- Eagles-Smith C. A., Willacker J. J., Flanagan Pritz C. M. Mercury in fishes from 21 national parks in the Western United States: inter- and intra-park variation in concentrations and ecological risk // U.S. Geological Survey Open-File Report. 2014. No 2014–1051. P. 54.
- Eagles-Smith C. A., Silbergeld E. K., Basu N. et al. Modulators of mercury risk to wildlife and humans in the context of rapid global change // AMBIO. 2018. Vol. 47. P. 170–197. DOI: 10.1007/s13280-017-1011-x.
- Fioravanti R., Muzzioli L., Maurel E. et al. Bioaccumulation and biomagnification of mercury along the seafood chain in Europe: a systematic review // Foods. 2025. Vol. 14, No 21. P. 3752. DOI: 10.3390/foods14213752.
- Gedig D. P., Hauger M., Armstrong D. A., Jeffries K. M. Mercury contamination of an introduced generalist fish of intermediate trophic level // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 2023. Vol. 85. P. 13–24. DOI: 10.1007/s00244-023-01004-2.
- Hammerschmidt C. R., Fitzgerald W. F. Iron-mediated photochemical decomposition of methylmercury in an Arctic Alaskan lake // Environmental Science & Technology. 2010. Vol. 44. P. 6138–6143.
- Ivanova E. S., Eltsova L. S., Komov V. T. et al. Assessment of the consumptive safety of mercury in fish from the surface waters of the Vologda region in northwestern Russia // Environmental Geochemistry and Health. 2023. Vol. 45. No 3. P. 863–879. DOI: 10.1007/s10653-022-01254-4.
- Julian P., Gu B. Mercury accumulation in largemouth bass (*Micropterus salmoides*) within marsh ecosystems of the Florida Everglades, USA // Ecotoxicology. 2014. Vol. 24. P. 202–214. DOI: 10.1007/s10646-014-1373-9.
- Kamman N. C., Burgess N. M., Driscoll C. T. et al. Mercury in freshwater fish of Northeast North America: a geographic perspective based on fish tissue monitoring databases // Ecotoxicology. 2005. Vol. 14. P. 163–180.
- Karagas M. R., Choi A. L., Oken E. et al. Evidence on the human health effects of low-level methylmercury exposure // Environmental Health Perspectives. 2012. Vol. 120. P. 799–806.
- Karimi R., Chen C. Y., Pickhardt P. C. et al. Stoichiometric controls of mercury dilution by growth // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2007. Vol. 104. P. 7477–7482. DOI: 10.1073/pnas.0611261104.
- Kidd K. A., Muir D. C. G., Evans M. S. et al. Biomagnification of mercury through lake trout (*Salvelinus namaycush*) food webs of lakes with different physical, chemical and biological characteristics // Science of the Total Environment. 2012. Vol. 438. P. 135–143. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2012.08.057.
- Kirk J. T. O. Optics of UV-B radiation in natural waters // Archiv für Hydrobiologie. Beihefte Ergebnisse der Limnologie. 1994. Vol. 43. P. 1–16.
- Lavoie R. A., Jardine T. D., Chumchal M. M. et al. Biomagnification of mercury in aquatic food webs: a

- worldwide meta-analysis // *Environmental Science & Technology*. 2013. Vol. 47. P. 13385–13394. DOI: 10.1021/es403103t.
- Lean D. R. S. Attenuation of solar radiation in humic waters // In: Hessen D. O., Tranvik L. J. (eds.). *Aquatic Humic Substances*. New York: Springer-Verlag, 1998. P. 109–124.
- Lenth R., Piaskowski J. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 2.0.3. 2026. URL: <https://rvlenth.github.io/emmeans/>
- Liu G., Cai Y., O'Driscoll N. J. *Environmental chemistry and toxicology of mercury*. Hoboken: Wiley, 2011.
- Mergler D., Anderson H. A., Chan L. H. et al. Methylmercury exposure and health effects in humans: a worldwide concern // *AMBIO*. 2007. Vol. 36. P. 3–11.
- Miller E. K., Chen C., Kamman N. C. et al. Mercury in the pelagic food web of Lake Champlain // *Ecotoxicology*. 2012. Vol. 21. P. 705–718. DOI: 10.1007/s10646-011-0829-4.
- Mills N., Cashatt D., Weber M. J., Pierce C. L. A case study and a meta-analysis of seasonal variation in fish mercury concentrations // *Ecotoxicology*. 2018. Vol. 27. P. 641–649. DOI: 10.1007/s10646-018-1942-4.
- Mills N., Weber M. J., Cashatt D. et al. Factors related to fish mercury concentrations in Iowa lakes // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2022. Vol. 194. P. 721. DOI: 10.1007/s10661-022-10427-8.
- O'Driscoll N. J., Beauchamp S., Rencz A. N., Lean D. R. S. Continuous analysis of dissolved gaseous mercury (DGM) and mercury flux in two freshwater lakes in Kejimikujik National Park, Nova Scotia, evaluating mercury flux models with quantitative data // *Environmental Science & Technology*. 2003a. Vol. 37. P. 2226–2235.
- O'Driscoll N. J., Poissant L., Canário J. et al. Continuous analysis of dissolved gaseous mercury and mercury volatilization in the upper St. Lawrence River: exploring temporal relationships and UV attenuation // *Environmental Science & Technology*. 2007. Vol. 41. P. 5342–5348.
- O'Driscoll N. J., Rencz A. N., Lean D. R. S. (eds.). *Mercury cycling in a wetland dominated ecosystem: a multidisciplinary study*. Pensacola (FL): SETAC Press, 2005b.
- O'Driscoll N. J., Siciliano S. D., Lean D. R. S. Continuous analysis of dissolved gaseous mercury in freshwater lakes // *Science of the Total Environment*. 2003b. Vol. 304. P. 285–294.
- O'Driscoll N. J., Rencz A. N., Lean D. R. S. The biogeochemistry and fate of mercury in natural environments // Sigel A., Sigel H., Sigel R. K. O. (eds.). *Metal Ions in Biological Systems*. Vol. 43. New York: Marcel Dekker, 2005a.
- Obrist D., Kirk J. L., Zhang L. et al. A review of global environmental mercury processes in response to human and natural perturbations: changes of emissions, climate, and land use // *AMBIO*. 2018. Vol. 47. P. 116–140. DOI: 10.1007/s13280-017-1004-9.
- Pickhardt P. C., Folt C. L., Chen C. Y., Klaue B., Blum J. D. Algal blooms reduce the uptake of toxic methylmercury in freshwater food webs // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2002. Vol. 99. P. 4419–4423.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025.
- Sackett D. K., Cope G. W., Rice J. A., Aday D. D. The influence of fish length on tissue mercury dynamics: implications for natural resource management and human health risk // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2013. Vol. 10. P. 638–659. DOI: 10.3390/ijerph10020638.
- Sellers P., Kelly C. A., Rudd J. W. M., MacHutchon A. R. Photodegradation of methylmercury in lakes // *Nature*. 1996. Vol. 380. P. 694–697.
- Siciliano S. D., O'Driscoll N. J., Tordon R. et al. Abiotic production of methylmercury by solar radiation // *Environmental Science & Technology*. 2005. Vol. 39. P. 1071–1077.
- Sullivan C. J., Vokoun J. C., Perkins C. R. Spatiotemporal changes in largemouth bass mercury concentrations from Connecticut waterbodies, 1995–2021 // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2023. Vol. 195. P. 780. DOI: 10.1007/s10661-023-11405-4.
- Udodenko Y. G., Komov V. T., Zakonnov V. V. Total mercury in surficial bottom sediments of Volga River reservoirs in Central Russia // *Environmental Earth Sciences*. 2018. Vol. 77, No 19. P. 692. DOI: 10.1007/s12665-018-7876-6.
- Visnjevec A., Kocman D., Horvat M. Human mercury exposure and effects in Europe // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2014. Vol. 33, No 6. P. 1259–1270.
- Ward D. M., Nislow K. H., Chen C. Y., Folt C. L. Reduced trace element concentrations in fast-growing juvenile Atlantic salmon in natural streams // *Environmental Science & Technology*. 2010. Vol. 44. P. 3245–3251. DOI: 10.1021/es902639a.
- Xiao Z. F., Stromberg D., Lindqvist O. Influence of humic substances on photolysis of divalent mercury in aqueous solution // *Water, Air, and Soil Pollution*. 1995. Vol. 80. P. 789–798.

MERCURY ACCUMULATION RATE IN THE MUSCLES OF COMMERCIAL FISH SPECIES OF THE GORKY AND CHEBOKSARY RESERVOIRS

REVUKHIN Alexander Andreevich	<i>Nizhny Novgorod branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography”, 31, Moskovskoe highway, Nizhny Novgorod, 603116, Russia, cahek19981110@gmail.com</i>
YAKIMOV Vasily Nikolaevich	<i>DSc, Nizhny Novgorod State University, 23, Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603950, Russia, damselfly@yandex.ru</i>
KUDRIN Ivan Aleksandrovich	<i>PhD, Nizhny Novgorod State University, 236 Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603950, Russia, kudriniv@mail.ru</i>
SHURGANOVA Galina Vasilevna	<i>DSc, Nizhny Novgorod State University, 23 Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603950, Russia, galina.nngu@mail.ru</i>
KOMOV Victor Trofimovich	<i>DSc, I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Russia, 152742, Yaroslavl region, Nekouzsky district, village Borok, vkomov@ibiw.ru</i>

Key words:
mercury
Hg
mercury content
fish
accumulation rate
body length
Gorky reservoir
Cheboksary reservoir
environmental
monitoring

Summary: The paper provides a comparative assessment of the intensity of mercury (Hg) accumulation in the muscle tissue of commercial fish species (perch, roach, bream, silver bream) of the Gorky and Cheboksary reservoirs of the Middle Volga. The research was carried out based on the analysis of 1239 fish specimens selected in 2023, 2024 and 2025. Mercury concentration was determined by atomic absorption spectrometry. To estimate the rate of Hg accumulation, a multivariate linear model of the “Hg – body length” relationship was used, taking into account the species and reservoir. It was found that the mercury content significantly depended on the body length of fish, their species and the conditions of the reservoir ($p < 0.001$). Differences in the rate of mercury accumulation between species, as well as between reservoirs, were revealed. In Cheboksary reservoir, Hg concentrations in the sample of the studied fish species were generally higher than in Gorky reservoir. It was shown that the differences in accumulation were related not only to the level of pollution, but also to the peculiarities of the hydrological regime and trophic conditions determining the bioavailability of mercury and the effectiveness of its transfer. The analysis of the factors defining the differences in the content and accumulation of bioavailable methyl mercury by fish was carried out between the Gorky and Cheboksary reservoirs. The highest accumulation rate was observed in perch, the lowest - in bream. It was shown that interspecies differences in mercury accumulation were water-dependent, which was confirmed by the significance of a three-factor analysis. The obtained results demonstrate that the studied dependencies are an informative indicator of the dynamics of mercury bioaccumulation and can be used for ecological monitoring of aquatic ecosystems.

Received on: 11 May 2026

Published on: 26 June 2026

References

Allard B., Arsenie I. Abiotic reduction of mercury by humic substances in aquatic systems: an important process for the mercury cycle, *Water, Air, and Soil Pollution*. 1991. Vol. 56. P. 457–464.
Amyot M., Mierle G., Lean D. R. S., McQueen D. J. Sunlight-induced formation of dissolved gaseous mercury in lake waters, *Environmental Science & Technology*. 1994. Vol. 28. P. 2366–2371.
An annotated catalog of cyclostomes and fishes of the continental waters of Russia., Pod red. Yu. P.

- Reshetnikova. M.: Nauka, 1998. 218 p.
- Atlas of freshwater fishes of Russia.M.: Nauka, 2002a. T. I . 379 p.
- Atlas of freshwater fishes of Russia.M.: Nauka, 2002b. T. II. 253 p.
- Backstrom C. H., Buckman K., Molden E., Chen C. Y. Mercury levels in freshwater fish: estimating concentration with fish length to determine exposures through fish consumption, *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2020. Vol. 78. P. 604–621. DOI: 10.1007/s00244-020-00717-y.
- Bazhenova D. E. Kapustina V. Yu. Ivanova E. S. Mercury content in fish organs of different reservoirs of the Ustyuzhensky district of the Vologda region, *Samarskiy nauchnyy vestnik*. 2024. T. 13, No. 4. P. 8–13. DOI: 10.55355/snv2024134101.
- Benoit J. M., Gilmour C. C., Heyes A., Mason R. P., Miller C. L. Geochemical and biological controls over methylmercury production and degradation in aquatic ecosystems, *Biogeochemistry of Environmentally Important Trace Elements*. Washington: American Chemical Society, 2003. P. 262–297.
- Bikbulatov E. S. Litvinov A. S. Stepanova I. E. Hydrological and hydrochemical conditions in Gorky and Cheboksary reservoirs in the summer of 2001, *Ekologicheskaya himiya*. 2006. No. 15 (2). P. 82–94.
- Bryuzgin V. L. Methods for studying fish growth by scales, bones, and otoliths. Kiev: Naukova dumka, 1969. 187 p.
- Chen C. Y., Folt C. L. High plankton densities reduce mercury biomagnification, *Environmental Science & Technology*. 2005. Vol. 39, No 1. P. 115–121.
- Clayden M. G., Kidd K. A., Wyn B. et al. Ecological drivers of mercury bioaccumulation in fish, *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2023. Vol. 42. P. 873–885.
- Dang F., Wang W. X. Why mercury concentration increases with fish size? Biokinetic explanation, *Environmental Pollution*. 2012. Vol. 163. P. 192–198. DOI: 10.1016/j.envpol.2011.12.026.
- Depew D. C., Burgess N. M., Anderson M. R. et al. An overview of mercury concentrations in freshwater fish species: a national fish mercury dataset for Canada, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2013. Vol. 70. P. 436–451.
- Eagles-Smith C. A., Silbergeld E. K., Basu N. et al. Modulators of mercury risk to wildlife and humans in the context of rapid global change, *AMBIO*. 2018. Vol. 47. P. 170–197. DOI: 10.1007/s13280-017-1011-x.
- Eagles-Smith C. A., Willacker J. J., Flanagan Pritz C. M. Mercury in fishes from 21 national parks in the Western United States: inter- and intra-park variation in concentrations and ecological risk, U.S. Geological Survey Open-File Report. 2014. No 2014–1051. P. 54.
- Fioravanti R., Muzzioli L., Maurel E. et al. Bioaccumulation and biomagnification of mercury along the seafood chain in Europe: a systematic review, *Foods*. 2025. Vol. 14, No 21. P. 3752. DOI: 10.3390/foods14213752.
- Gedig D. P., Hauger M., Armstrong D. A., Jeffries K. M. Mercury contamination of an introduced generalist fish of intermediate trophic level, *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2023. Vol. 85. P. 13–24. DOI: 10.1007/s00244-023-01004-2.
- Gorbunov A. V. Lyapunov S. M. Okina O. I. Sheshukov V. S. Bioaccumulation of mercury in freshwater fish tissues, *Ekologiya cheloveka*. 2018. T. 25, No. 11. P. 23–31.
- Gremyachih V. A. Komov V. T. Bazarov M. I. Spatial variability in the intensity of mercury accumulation in the muscles of a multi-sized perch of the Rybinsk reservoir, *Trudy Instituta biologii vnutrennih vod im. I. D. Papanina RAN*. 2024. No. 108 (111). P. 7–19. DOI: 10.47021/0320-3557-2025-7-19.
- Gremyachih V. A. Lozhkina R. A. Kotikov D. E. Komov V. T. Mercury concentrations in the muscles of various fish species from reservoirs of the Yaroslavl region and adjacent territories, *Trudy Instituta biologii vnutrennih vod im. I. D. Papanina RAN*. 2022. Vyp. 100 (103). P. 35–56.
- Hammerschmidt C. R., Fitzgerald W. F. Iron-mediated photochemical decomposition of methylmercury in an Arctic Alaskan lake, *Environmental Science & Technology*. 2010. Vol. 44. P. 6138–6143.
- Ivanova E. S., Eltsova L. S., Komov V. T. et al. Assessment of the consumptive safety of mercury in fish from the surface waters of the Vologda region in northwestern Russia, *Environmental Geochemistry and Health*. 2023. Vol. 45. No 3. P. 863–879. DOI: 10.1007/s10653-022-01254-4.
- Julian P., Gu B. Mercury accumulation in largemouth bass (*Micropterus salmoides*) within marsh ecosystems of the Florida Everglades, USA, *Ecotoxicology*. 2014. Vol. 24. P. 202–214. DOI: 10.1007/s10646-014-1373-9.
- Kamman N. C., Burgess N. M., Driscoll C. T. et al. Mercury in freshwater fish of Northeast North America: a geographic perspective based on fish tissue monitoring databases, *Ecotoxicology*. 2005. Vol. 14. P. 163–180.
- Karagas M. R., Choi A. L., Oken E. et al. Evidence on the human health effects of low-level methylmercury exposure, *Environmental Health Perspectives*. 2012. Vol. 120. P. 799–806.
- Karimi R., Chen C. Y., Pickhardt P. C. et al. Stoichiometric controls of mercury dilution by growth, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007. Vol. 104. P. 7477–7482. DOI: 10.1073/

- pnas.0611261104.
- Kidd K. A., Muir D. C. G., Evans M. S. et al. Biomagnification of mercury through lake trout (*Salvelinus namaycush*) food webs of lakes with different physical, chemical and biological characteristics, *Science of the Total Environment*. 2012. Vol. 438. P. 135–143. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2012.08.057.
- Kirk J. T. O. Optics of UV-B radiation in natural waters, *Archiv für Hydrobiologie. Beihefte Ergebnisse der Limnologie*. 1994. Vol. 43. P. 1–16.
- Komov V. T. Gremyachih V. A. Ershov P. N. Comparative mercury content in fish muscles of reservoirs in the north of European Russia, *Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoemov Evropeyskogo Severa: Materialy XXVIII mezhdunarodnoy konferencii*. Petrozavodsk, 2009. P. 289–292.
- Kopylov A. I. Lazareva V. I. Mineeva N. M. Zobotkina E. A. Planktonic community of a large eutrophic reservoir during the period of abnormally high water temperature, *Biologiya vnutrennih vod*. 2020. No. 4. P. 315–324. DOI: 10.31857/S0320965220040099.
- Korneva L. G. Solov'eva V. V. Makarova O. S. The current state of phytoplankton in reservoirs of the Volga, Kama, Don rivers, and Volga-Don Canal (summer 2015-2018) under conditions of changing climate and ongoing eutrophication, *Biologiya vnutrennih vod*. 2025. T. 18, No. 1. P. 27–45. DOI: 10.31857/S0320965225010031.
- Kotlyar O. A. *Methods of fisheries research (ichthyology)*. Rybnoe: Dmitrovskiy filial AGTU, 2004. 180 p.
- Lavoie R. A., Jardine T. D., Chumchal M. M. et al. Biomagnification of mercury in aquatic food webs: a worldwide meta-analysis, *Environmental Science & Technology*. 2013. Vol. 47. P. 13385–13394. DOI: 10.1021/es403103t.
- Lazareva V. I. Sabitova R. Z. Bykova S. V. Distribution of summer zooplankton in the cascade of Volga and Kama reservoirs, *Trudy Instituta biologii vnutrennih vod im. I. D. Papanina RAN*. 2018. No. 83 (86). P. 62–84. DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10030.
- Lean D. R. S. Attenuation of solar radiation in humic waters, In: Hessen D. O., Tranvik L. J. (eds.). *Aquatic Humic Substances*. New York: Springer-Verlag, 1998. P. 109–124.
- Lenth R., Piaskowski J. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 2.0.3. 2026. URL: <https://rvlenth.github.io/emmeans/>
- Liu G., Cai Y., O'Driscoll N. J. *Environmental chemistry and toxicology of mercury*. Hoboken: Wiley, 2011.
- Mergler D., Anderson H. A., Chan L. H. et al. Methylmercury exposure and health effects in humans: a worldwide concern, *AMBIO*. 2007. Vol. 36. P. 3–11.
- Miller E. K., Chen C., Kamman N. C. et al. Mercury in the pelagic food web of Lake Champlain, *Ecotoxicology*. 2012. Vol. 21. P. 705–718. DOI: 10.1007/s10646-011-0829-4.
- Mills N., Cashatt D., Weber M. J., Pierce C. L. A case study and a meta-analysis of seasonal variation in fish mercury concentrations, *Ecotoxicology*. 2018. Vol. 27. P. 641–649. DOI: 10.1007/s10646-018-1942-4.
- Mills N., Weber M. J., Cashatt D. et al. Factors related to fish mercury concentrations in Iowa lakes, *Environmental Monitoring and Assessment*. 2022. Vol. 194. P. 721. DOI: 10.1007/s10661-022-10427-8.
- Mineeva N. M. Poddubnyy S. A. Stepanova I. E. Abiotic factors and their role in the development of phytoplankton of the Middle Volga, *Biologiya vnutrennih vod*. 2022. No. 6. P. 640. DOI: 10.31857/S0320965222060158.
- Mineeva N. M. Ecological and physiological aspects of the formation of primary plankton production in Volga reservoirs: Avtoref. disp. d-ra biol. nauk. N. Novgorod, 2003. 42 p.
- Minin A. E. Minina L. M. Kataev R. K. Spatial distribution of trophicity in Gorky and Cheboksary reservoirs, *Rybohozyaystvennaya nauka. Istoriya, sovremennost', perspektivy: Materialy Mezhdunar. nauch. prakt. konf., posvyasch. 110-letiyu sozdaniya «GosNIORH» im. L. P. Berga (Sankt-Peterburg, 23–24 oktyabrya 2024 g.)*. M.: GNC RF FGBNU «VNIRO», 2024. P. 398–401.
- O'Driscoll N. J., Beauchamp S., Rencz A. N., Lean D. R. S. Continuous analysis of dissolved gaseous mercury (DGM) and mercury flux in two freshwater lakes in Kejimikujik National Park, Nova Scotia, evaluating mercury flux models with quantitative data, *Environmental Science & Technology*. 2003a. Vol. 37. P. 2226–2235.
- O'Driscoll N. J., Poissant L., Canário J. et al. Continuous analysis of dissolved gaseous mercury and mercury volatilization in the upper St. Lawrence River: exploring temporal relationships and UV attenuation, *Environmental Science & Technology*. 2007. Vol. 41. P. 5342–5348.
- O'Driscoll N. J., Rencz A. N., Lean D. R. S. (eds.). *Mercury cycling in a wetland dominated ecosystem: a multidisciplinary study*. Pensacola (FL): SETAC Press, 2005b.
- O'Driscoll N. J., Rencz A. N., Lean D. R. S. The biogeochemistry and fate of mercury in natural environments, Sigel A., Sigel H., Sigel R. K. O. (eds.). *Metal Ions in Biological Systems*. Vol. 43. New York: Marcel Dekker, 2005a.
- O'Driscoll N. J., Siciliano S. D., Lean D. R. S. Continuous analysis of dissolved gaseous mercury in freshwater lakes, *Science of the Total Environment*. 2003b. Vol. 304. P. 285–294.

- Obrist D., Kirk J. L., Zhang L. et al. A review of global environmental mercury processes in response to human and natural perturbations: changes of emissions, climate, and land use, *AMBIO*. 2018. Vol. 47. P. 116–140. DOI: 10.1007/s13280-017-1004-9.
- Payuta A. A. Flerova E. A. Gul'dina D. A. Relationship of size-mass characteristics and mercury concentration in the muscle tissue of freshwater fish of tropical Vietnam, *Biologiya vnutrennih vod*. 2024. T. 17, No. 2. P. 276–285. DOI: 10.31857/S0320965224020065.
- Pickhardt P. C., Folt C. L., Chen C. Y., Klaue B., Blum J. D. Algal blooms reduce the uptake of toxic methylmercury in freshwater food webs, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2002. Vol. 99. P. 4419–4423.
- Pravdin I. F. Guidelines for the study of fish (mainly freshwater), *Pod red. prof. P. A. Dryagina i kand. biol. nauk V. V. Pokrovskogo*. 4-e izd., pererab. i dop. M.: Pisch. prom-st', 1966. 376 p.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025.
- Revuhin A. A. Postnov D. I. Gremyachih V. A. Dependence of mercury content in muscle tissue of fish of Gorky reservoir on age and body length, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2025. No. 2. P. 232–239. DOI: 10.35885/1684-7318-2025-2-232-239.
- Revuhin A. A. Voronin R. E. Postnov D. I. Mercury (Hg) content in the muscles of fish of the Gorky reservoir, depending on body weight, *Problemy ekologii Volzhskogo basseyna: Materialy konferencii*. N. Novgorod, 2024. P. 20.
- Sackett D. K., Cope G. W., Rice J. A., Aday D. D. The influence of fish length on tissue mercury dynamics: implications for natural resource management and human health risk, *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2013. Vol. 10. P. 638–659. DOI: 10.3390/ijerph10020638.
- Sellers P., Kelly C. A., Rudd J. W. M., MacHutchon A. R. Photodegradation of methylmercury in lakes, *Nature*. 1996. Vol. 380. P. 694–697.
- Shurganova G. V. Dynamics of the species structure of zooplanktonocenoses in reservoirs of the Middle Volga: *Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk*. N. Novgorod, 2007. 48 p.
- Siciliano S. D., O'Driscoll N. J., Tordon R. et al. Abiotic production of methylmercury by solar radiation, *Environmental Science & Technology*. 2005. Vol. 39. P. 1071–1077.
- Sullivan C. J., Vokoun J. C., Perkins C. R. Spatiotemporal changes in largemouth bass mercury concentrations from Connecticut waterbodies, 1995–2021, *Environmental Monitoring and Assessment*. 2023. Vol. 195. P. 780. DOI: 10.1007/s10661-023-11405-4.
- Timofeeva N. A. Sigareva L. E. Zakonnov V. V. Variability of the trophy of bottom biotopes of the Gorky reservoir by sedimentary pigments, *Vodnye resursy*. 2021. T. 48, No. 1. P. 70–79. DOI: 10.31857/S0321059621010272.
- Tropin N. Yu. Borisov M. Ya. Ugryumova E. V. Mercury content in the muscle tissue of river perch in large reservoirs of the Vologda region, *Toksikologicheskiy vestnik*. 2019. No. 2. P. 53–58. DOI: 10.36946/0869-7922-2019-2-53-58.
- Udodenko Y. G., Komov V. T., Zakonnov V. V. Total mercury in surficial bottom sediments of Volga River reservoirs in Central Russia, *Environmental Earth Sciences*. 2018. Vol. 77, No 19. P. 692. DOI: 10.1007/s12665-018-7876-6.
- Visnjevec A., Kocman D., Horvat M. Human mercury exposure and effects in Europe, *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2014. Vol. 33, No 6. P. 1259–1270.
- Ward D. M., Nislow K. H., Chen C. Y., Folt C. L. Reduced trace element concentrations in fast-growing juvenile Atlantic salmon in natural streams, *Environmental Science & Technology*. 2010. Vol. 44. P. 3245–3251. DOI: 10.1021/es902639a.
- Xiao Z. F., Stromberg D., Lindqvist O. Influence of humic substances on photolysis of divalent mercury in aqueous solution, *Water, Air, and Soil Pollution*. 1995. Vol. 80. P. 789–798.



УДК 595.763.79

РАЗМЕРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОРГАНИЗАЦИЯ МНОГОВИДОВОГО СООБЩЕСТВА КОКЦИНЕЛЛИД (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) СРЕДНЕГО УРАЛА

ТИМЧЕНКО
Алексей Игоревич

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбу-
бург, ул. 8 Марта, 202, pentagram6696@gmail.com*

ГИЛЁВ
Алексей Валерьевич

*доктор биологических наук, Институт экологии растений и живот-
ных УрО РАН, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202,
gilev-ural@yandex.ru*

Ключевые слова:
божьи коровки
правило Хатчинсона
структура сообщества
гильдия афидофагов
таксоцен
межвидовая
конкуренция
морфометрия

Аннотация: Божьи коровки хорошо изучены на уровне отдельных видов, однако их многовидовые сообщества исследованы фрагментарно. Пред-
ставляется интересным выяснить, как организована размерная структура
локального сообщества кокцинеллид (божьих коровок), присутствует ли
в нем размерная дифференциация видов. В работе представлены резуль-
таты исследования размерной структуры локального сообщества жуков-
кокцинеллид. Сообщество рассматривается как таксоцен – экологическая
гильдия, представленная близкородственными видами, выполняющими
сходную функцию в утилизации ресурса (афидофагия). Целью работы был
анализ распределения морфометрических признаков у массовых видов, со-
вместно обитающих на одной территории. Материал был собран в 2021 г.
на территории биостанции УрФУ в окрестностях поселка Двуреченск. Для
шести доминирующих видов (*Adonia variegata*, *Coccinella quinquepunctata*,
Coccinella septempunctata, *Coccinula quatuordecimpustulata*, *Hippodamia
tredecimpunctata*, *Propylea quatuordecimpunctata*) были измерены общая
длина тела и ширина переднеспинки (n = 515 особей). Для статистической
обработки использовался дисперсионный анализ (ANOVA) с помощью про-
граммы STATISTICA 8.0. Анализ материала выявил два четко очерченных об-
лака с хорошо выраженным хиатусом: один вид (*Coccinella septempunctata*)
формирует крупное облако, пять остальных – мелкое. Размах изменчиво-
сти крупного вида сопоставим с суммарным размахом пяти мелких. Расчет
средних значений подтвердил, что божьи коровки хорошо отличаются друг
от друга, причем виды, близкие по одному из размерных признаков, раз-
личаются по другому. Полученные данные свидетельствуют о внутренней
структурированности сообщества кокцинеллид, что может отражать меха-
низмы экологической дифференциации, снижающей межвидовую конку-
ренцию внутри данной гильдии афидофагов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 03 апреля 2026 года

Подписана к печати: 17 июня 2026 года

Введение

Принципы организации многовидовых сообществ – одна из центральных проблем современной экологии (Бигон и др., 1989; Джиллер, 1988). Даже простое рассмотрение всего многообразия видов, входящих в природное сообщество, представляет значительные трудности, поэтому многие исследователи сосредотачивают свое внимание на изучении отдельных функциональных блоков сообществ, одним из которых является гильдия – группа видов, использующая ресурс функционально сходным образом (Джиллер, 1988).

Гильдия служит ареной наиболее интенсивных межвидовых отношений в сообществе. Сильные конкурентные взаимоотношения, возникающие в гильдии, приводят к разнообразным следствиям, направленным на разделение ниш и снижение конкуренции. Одним из наиболее простых и эффективных способов разделения ниш является смещение признаков, т. е. изменение морфологии взаимодействующих видов, в частности размерная дифференциация (Джиллер, 1988; Роговин, 1986).

Кокцинеллиды (Coleoptera: Coccinellidae) – группа насекомых-афидофагов, играющая важную роль в регуляции численности тлей в наземных экосистемах. Это хорошо всем известные жуки, обладающие характерным внешним обликом, с яркой предостерегающей окраской. Эта группа хорошо изучена, для многих регионов известны исчерпывающие списки видов. Однако, несмотря на обширную литературу по таксономии, биологии отдельных видов и применению кокцинеллид в биологической защите, исследования их многовидовых сообществ как целостных структур остаются фрагментарными (Пекин, 2007; Хабибуллин, Муравицкий, 2011; Тюмасева, 2013; Христина, Украинский, 2016; Тимченко и др., 2023). С точки зрения экологии сообщество божьих коровок, безусловно, является гильдией, или, по крайней мере, обособленной частью гильдии афидофагов, где могут наблюдаться разнообразные эффекты конкуренции, в т. ч. и размерная дифференциация. Однако этот вопрос остается недостаточно изученным. Размерные характеристики божьих коровок изучаются в полирегиональных масштабах для всего семейства (Dixon, Hemptinne, 2001) или приводятся для отдельных видов (Пекин, 2024). Такие данные не позволяют достоверно судить о структуре и основных

принципах организации сообществ кокцинеллид.

Наша работа посвящена изучению размерной структуры сообщества кокцинеллид в одном из локалитетов Среднего Урала.

Материалы

Исследования проводились на территории биостанции УрФУ (окрестности поселка Двуреченск). Район работ расположен в подзоне южнотаежных лесов Среднего Урала, в междуречье рек Исеть и Сысерть. Леса представлены преимущественно сосняками и сосново-березовыми смешанными лесами. Территория антропогенно освоена, имеются многочисленные поселки, участки сельскохозяйственных земель, леса неоднократно пройдены вырубками, что создает достаточно мозаичную среду обитания. Материал был собран методами ручного сбора и энтомологического кошения в течение июня – июля 2021 г.

В ходе учетов было зарегистрировано 25 видов кокцинеллид (Тимченко и др., 2023, 2024). Для морфометрического анализа были отобраны только массовые и доминирующие виды, которые в основном определяют облик сообщества. В анализ вошли: *Adonia variegata* (n = 97), *Coccinella quinquepunctata* (n = 37), *Coccinella septempunctata* (n = 169), *Coccinula quatuordecimpunctata* (n = 141), *Hippodamia tredecimpunctata* (n = 25), *Propylea quatuordecimpunctata* (n = 27). Редкие виды в расчетах не учитывались ввиду их незначительного вклада в общую структуру сообщества на момент исследования. Всего было измерено 515 особей.

Методы

Для каждой особи с помощью микрометрической шкалы стереомикроскопа измерялись: 1) общая длина тела от вершины наличника до вершины надкрылий, 2) максимальная ширина переднеспинки. Все измерения проводились с помощью бинокля МБС-10 с окуляр-микрометром.

Статистическая обработка данных включала дисперсионный анализ (ANOVA) для оценки значимости различий между видами и расчет средних значений. Обработка проводилась в программе STATISTICA 8.0.

Результаты

Анализ размерной вариабельности выявил четкую структуру в сообществе массовых видов кокцинеллид. В размерном распределении выделяется два четко очерченных облака с хорошо выраженным хиатусом между ними (рис. 1).

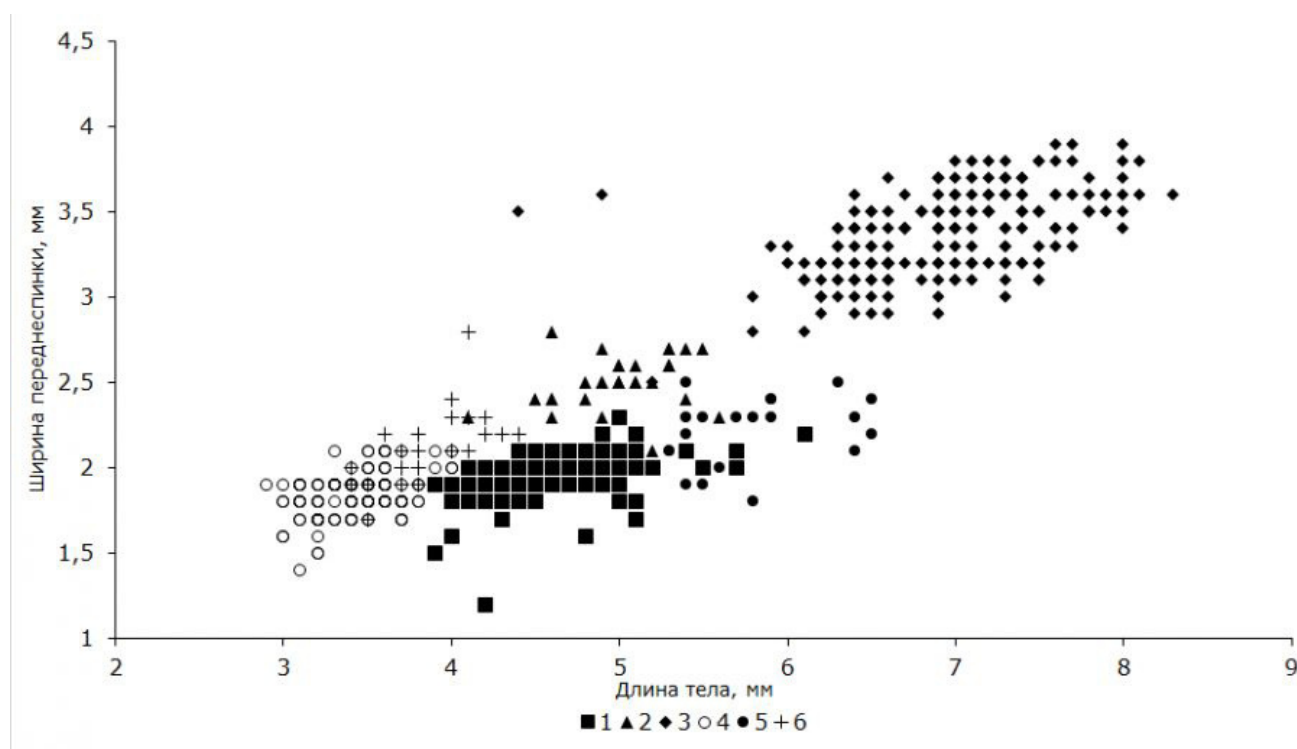


Рис. 1. Размерная структура сообщества божьих коровок: 1 – *A. variegata*; 2 – *C. quinquepunctata*; 3 – *C. septempunctata*; 4 – *C. quatuordecimpustulata*; 5 – *H. tredecimpunctata*; 6 – *P. quatuordecimpunctata*
Fig. 1. The dimensional structure of the ladybird community : 1 – *A. variegata*; 2 – *C. quinquepunctata*; 3 – *C. septempunctata*; 4 – *C. quatuordecimpustulata*; 5 – *H. tredecimpunctata*; 6 – *P. quatuordecimpunctata*

Первое облако (крупных кокцинеллид) целиком формируется одним видом *C. septempunctata*. Ширина переднеспинки у особей этого вида варьировала от 2.8 до 3.9 мм, а длина тела – от 5.8 до 8.3 мм. Второе облако (мелких кокцинеллид) образовано остальными пятью видами: *A. variegata*, *C. quinquepunctata*, *C. quatuordecimpustulata*, *H. tredecimpunctata* и *P. quatuordecimpunctata*. Их размерные характеристики находятся в диапазонах: ширина переднеспинки 1.2–2.8 мм, длина тела 2.9–6.5 мм.

Обращает на себя внимание, что размеры этих двух облаков примерно равны, т. е. размах изменчивости семиточечной божьей коровки оказывается сопоставим с размахом изменчивости остальных видов, вместе взятых. Похожая картина отмечалась в изучен-

ных ранее сообществах муравьев (Гилев и др., 2007) и синиц (Гилев и др., 2020): самый крупный вид имеет наибольший диапазон изменчивости.

Дисперсионный анализ подтвердил высокую достоверность различий между всеми шестью видами как по длине тела ($F = 1004.92$, $df = 5$, $p < 0.001$), так и по ширине переднеспинки ($F = 1176.04$, $df = 5$, $p < 0.001$). В группе мелких видов коровок также отмечена существенная дифференциация: после исключения из анализа *C. septempunctata* дисперсионный анализ также показывает высокую достоверность различий (для длины тела: $F = 359.3$, $df = 4$, $p < 0.001$; для ширины переднеспинки: $F = 119.2$, $df = 4$, $p < 0.001$). Средние значения размеров изученных видов приведены в табл. 1.

Таблица 1. Морфологические характеристики божьих коровок, $M \pm m (n)$

Вид	Ширина переднеспинки, мм	Длина тела, мм
<i>C. septempunctata</i>	$3.37 \pm 0.02 (187)$	$6.92 \pm 0.04 (187)$
<i>A. variegata</i>	$1.94 \pm 0.02 (96)$	$4.64 \pm 0.04 (96)$
<i>C. quinquepunctata</i>	$2.47 \pm 0.03 (35)$	$4.97 \pm 0.06 (35)$
<i>C. quatuordecimpustulata</i>	$1.84 \pm 0.01 (137)$	$3.44 \pm 0.02 (137)$
<i>H. tredecimpunctata</i>	$2.18 \pm 0.04 (25)$	$5.66 \pm 0.10 (25)$
<i>P. quatuordecimpunctata</i>	$2.10 \pm 0.04 (27)$	$3.88 \pm 0.04 (27)$

Если рассматривать взаимосвязь средних значений длины тела и ширины переднеспинки, то размерная дифференциация в сообществе кокцинеллид проявляется более четко (рис. 2). Божьи коровки хорошо отличаются друг от друга, причем виды, близкие по одному из размерных признаков, различаются по другому. В целом в сообществе кокцинеллид проявляется достаточно четкая упорядоченность видов по размерам (см. табл. 1, рис. 2).

В табл. 2 приведены соотношения признаков у ближайших по размеру видов божьих коровок, так называемый индекс Хатчинсона (Джиллер, 1988; Нестеренко, 2023). Видно, что это соотношение колеблется от 1.05 до 1.36, что в целом достаточно хорошо соответствует правилу Хатчинсона. Интересно отметить, что близкое соответствие правилу Хатчинсона наблюдается по обоим признакам, т. е. размерная дифференциация может происходить как минимум по двум направлениям.

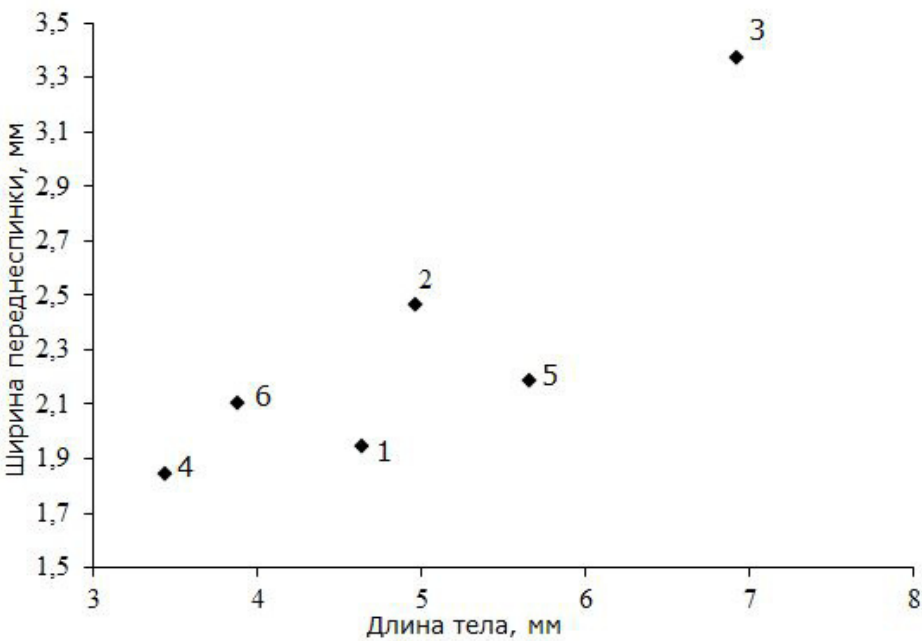


Рис. 2. Размерная структура сообщества божьих коровок (средние значения): 1 – *A. variegata*; 2 – *C. quinquepunctata*; 3 – *C. septempunctata*; 4 – *C. quatuordecimpustulata*; 5 – *H. tredecimpunctata*; 6 – *P. quatuordecimpunctata*

Fig. 2. The dimensional structure of the ladybird community (average values): 1 – *A. variegata*; 2 – *C. quinquepunctata*; 3 – *C. septempunctata*; 4 – *C. quatuordecimpustulata*; 5 – *H. tredecimpunctata*; 6 – *P. quatuordecimpunctata*

Таблица 2. Отношение общей длины тела и ширины переднеспинки у ближайших по размеру видов божьих коровок

Пары видов	Соотношение размеров
Длина тела	
<i>P. 14-punctata</i> / <i>C. 14-pustulata</i>	1.13
<i>A. variegata</i> / <i>P. 14-punctata</i>	1.20
<i>C. 5-punctata</i> / <i>A. variegata</i>	1.07
<i>H. 13-punctata</i> / <i>C. 5-punctata</i>	1.14
<i>C. 7-punctata</i> / <i>H. 13-punctata</i>	1.22
Ширина переднеспинки	
<i>A. variegata</i> / <i>C. 14-pustulata</i>	1.05
<i>P. 14-punctata</i> / <i>A. variegata</i>	1.08
<i>H. 13-punctata</i> / <i>P. 14-punctata</i>	1.04
<i>C. 5-punctata</i> / <i>H. 13-punctata</i>	1.13
<i>C. 7-punctata</i> / <i>C. 5-punctata</i>	1.36

Обсуждение

Комплекс насекомых-афидофагов включает в себя, по крайней мере, две гильдии: хищники, которые приходят в колонию тлей и поедают их, и паразитоиды, которые откладывают в тлей яйца. Гильдия хищников включает в себя три хорошо очерченные таксономически группы насекомых – сирфиды, златоглазки и кокцинеллиды. Каждую из этих групп можно рассматривать как таксоцен – сообщество таксономически близких видов, выполняющих сходные экологические, прежде всего трофические, функции (Васильев, 2019). В данном случае таксоцен выделяется на уровне семейства, что, на наш взгляд, вполне оправданно, поскольку божьи коровки в пределах семейства сохраняют в высокой степени сходный морфологический тип и образ жизни. Возможно также рассматривать каждую из этих групп как отдельную гильдию или, по крайней мере, субгильдию, поскольку они все же несколько различаются по способу использования пищевого ресурса. Так, кокцинеллиды питаются тлями не только на личиночной стадии, но и на стадии имаго.

Полученные нами результаты свидетельствуют о существенной размерной дифференциации в сообществе кокцинеллид, которая достаточно хорошо соответствует правилу Хатчинсона (Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989). Это означает расхождение их экологических ниш вдоль градиента пищевого ресурса (тлей) для снижения межвидовой конкуренции. Индекс Хатчинсона 1.3 примерно соответствует перекрыванию трофических ниш на 25 %, что позволяет видам сосуществовать, не вытесняя друг друга (Джиллер, 1988). Реальные значения индекса Хатчинсона и степень перекрывания ниш могут несколько варьировать, как и у самого Хатчинсона (Джиллер, 1988), но в любом случае это соответствие означает, что совместно обитающие кокцинеллиды представляют собой не случайный набор видов, а целостное хорошо структурированное сообщество, где действуют механизмы снижения межвидовой конкуренции.

Представляется интересным разделение сообщества кокцинеллид на две четкие размерные группы, одну из которых составляет только один вид (*C. septempunctata*), а другую – все остальные виды. Размах изменчивости размерных признаков наиболее крупного вида, семиточечной божьей коровки, максимальный и сопоставим с изменчиво-

стью всех остальных видов, вместе взятых. Как уже упоминалось выше, такая картина характерна и для сообществ (таксоценов) других систематических групп животных (Гилев и др., 2007, 2020). Очевидно, изменчивость наиболее крупного вида в сообществе не ограничивается сверху другим, еще более крупным видом, а связана с какими-то физическими ограничениями, достижением предельных размеров для данного типа морфологической организации. Наличие же разрыва в размерном распределении и формирование двух размерных классов в сообществе кокцинеллид могут быть связаны как с особенностями распределения пищевых ресурсов в биоценозах, так и быть простым следствием увеличения расхождения признаков с возрастом размеров видов. Сходное расхождение отмечалась ранее и для других групп животных (Гилев и др., 2020; Нестеренко, 2023). Специальное изучение сообществ муравьев умеренной зоны, проведенное Т. В. Попковой (2023), показало, что они дифференцированы сходным образом, однако крупный размерный класс в этом случае представлен несколькими видами, а не одним, как у божьих коровок. Автор связывает разделение муравьев на размерные классы с тем, что мелкие виды занимают интерстициали в лесной подстилке, поэтому мелкий размер тела имеет преимущество для доступа к различным микроместообитаниям и другим ресурсам окружающей среды. Тогда как крупные виды, вероятно, осуществляют фуражировку на поверхности подстилки, и для них нет необходимости занимать микроместообитания. В целом выявление двух больших групп в размерном распределении обсуждаемых выше сообществ представляет собой интересное явление, требующее дальнейшего изучения.

Заключение

Изучение размерных характеристик сообществ различных живых организмов достаточно часто приводит к выявлению определенного ранжирования размеров входящих в них видов в близком соответствии с правилом Хатчинсона. Можно упомянуть работы по планктону (Любин, 2013), амёбам (Tsyganov, Mazei, 2006) и сосне (Рогозин, 2019), организмам, систематически очень далеким, но, тем не менее, демонстрирующим сходные тенденции. Правило Хатчинсона тесно связано с концепцией лимитирующего сходства, при котором возможно сосуществование видов (Джиллер, 1988). В

гильдиях, которые одновременно являются и таксоценами, наблюдаются наибольшее сходство морфологических и экологических характеристик видов и наиболее тесные взаимодействия конкурентного характера. Сообщество кокцинеллид являет собой именно такой случай и поэтому ожидаемо оказывается структурированным по размерным характеристикам.

Несмотря на достаточно серьезную критику правила Хатчинсона (Джиллер, 1988;

Роговин, 1986; Eadie et al., 1987), соответствие ему выявляется достаточно часто в случаях, когда виды в сообществах расходятся по какому-либо одному ресурсу. В этой связи представляется весьма интересным дальнейшее выявление случаев соответствия или несоответствия размерной структуры сообществ этому правилу и тщательное их изучение для более глубокого понимания основных закономерностей функционирования экосистем.

Библиография

- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества : В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
- Васильев А. Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // Экология. 2019. № 2. С. 88–100.
- Гилев А. В., Зиновьев Е. В., Нестерков А. В. Размерная дифференциация видов и организация многовидовых сообществ у муравьев // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 2. С. 209–213.
- Гилев А. В., Тарасов В. В., Ляхов А. Г. Морфологическая дифференциация синиц (*Parus* L.) в лесостепном Зауралье и правило Хатчинсона // Экология. 2020. № 3. С. 236–240.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша . М.: Мир, 1988. 184 с.
- Любин П. А. К вопросу о размерной структуре биологических сообществ // Российский журнал прикладной экологии. 2018. № 1 (13). С. 16–22.
- Нестеренко В. А. Таксоцены . Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023. 212 с.
- Пекин В. П. Атлас: кокцинеллиды (Coleoptera, Coccinellidae) Урала и юга Западной Сибири . Челябинск: Изд-во Челяб. гос. ун-та, 2024. 137 с.
- Пекин В. П. Эколого-фаунистический обзор кокцинеллид (Coleoptera; Coccinellidae) Урала и юга Западной Сибири // Вестник Челябинского государственного университета. 2007. № 6. С. 95–107.
- Попкова Т. В. Размерная дифференциация в сообществах муравьев (Hymenoptera: Formicidae) леса умеренной зоны // V Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым. Новосибирск, 2023. С. 114–115.
- Роговин К. А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // ВИНТИ: итоги науки и техники. Зоология позвоночных. 1986. Т. 14. С. 71–126.
- Рогозин М. В. Постоянная Хатчинсона и конкуренция в сосновом древостое // Научное обозрение. Биологические науки. 2019. № 1. С. 51–55.
- Тимченко А. И., Сапронов В. В., Гилев А. В. К фауне и экологии божьих коровок биостанции Уральского федерального университета // Фауна Урала и Сибири. 2023. № 1. С. 42–50.
- Тимченко А. И., Сапронов В. В., Гилев А. В. Первые результаты изучения населения божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae) биостанции Уральского федерального университета: видовой состав, влияние сроков и методов сбора // Экосистемы. 2024. № 40. С. 98–103.
- Тюмaseва З. И. Кокцинеллиды Урала и сопредельных территорий . Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2013. 248 с.
- Хабибуллин В. Ф., Муравицкий О. С. Атлас-определитель божьих коровок и листоедов (Coleoptera: Coccinellidae, Chrysomelidae) Республики Башкортостан . Уфа: РИЦ БашГУ, 2011. 126 с.
- Христина К. А., Украинский А. С. Обзор фауны божьих коровок (Coleoptera: Coccinellidae) Оренбургской области // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15, № 3. С. 277–287.
- Dixon A. F. G., Hemptinne J. L. Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey // Ecology. 2001. Vol. 82, No 7. P. 1847–1856.
- Eadie J., Broekhoven L., Colgan P. Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited // The American Naturalist. 1987. Vol. 129, No 1. С. 1–17.
- Tsyganov A., Mazei Y. Morphology and biometry of *Arcella intermedia* (Deflandre, 1928) comb. Nov. From Russia and a review of hemispheric species of the genus *Arcella* (Testacealobosea, Arcellinida) // Protistology. 2006. Vol. 4, No 4. С. 361–369.

SIZE DIFFERENTIATION AND ORGANIZATION OF THE MULTISPECIES COMMUNITY OF COCCINELLIDS (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) OF THE MIDDLE URALS

TIMCHENKO
Aleksei Igorevich

*Institute of plant and animal ecology UB RAS, Russia, Sverdlovsk Region,
Yekaterinburg, 8 Marta St., 202, pentagram6696@gmail.com*

GILEV
Aleksei Valerevich

*DSc, Institute of plant and animal ecology UB RAS, Russia, Sverdlovsk
Region, Yekaterinburg, 8 Marta St., 202, gilev-ural@yandex.ru*

Key words:
coccinellids
ladybirds
Hutchinson

Summary: Ladybirds have been well studied at the species level, but their multi-species communities have been studied only in fragments. It is interesting to determine how the dimensional structure of a local community of coccinellids (ladybird) is organized, and whether there is a dimensional differentiation of species in it. This paper presents the results of a study of the dimensional structure of a local community of coccinellidae beetles. The community is considered as a taxocene - ecological guild, represented by closely related species that perform a similar function in resource utilization (aphidophagy). The aim of the study was to analyze the distribution of morphometric traits in mass species living together in the same territory. The material was collected in 2021 on the territory of the biological station of the Ural Federal University in the vicinity of the village of Dvurechensk. For the six dominant species (*Adonia variegata*, *Coccinella quinquepunctata*, *Coccinella septempunctata*, *Coccinula quatuordecimpustulata*, *Hippodamia tredecimpunctata*, and *Propylea quatuordecimpunctata*), the total body length and pronotal width were measured (n = 515 individuals). Statistical analysis was performed using analysis of variance (ANOVA) with STATISTICA 8.0. Analysis of the material revealed two clearly defined clouds with well-defined hiatus: one species (*Coccinella septempunctata*) forms a large cloud, while the other five form a small one. The range of variability for the large species is comparable to the total range of five small species. The calculation of the mean values confirmed that ladybirds differ clearly from each other, and species that are similar in one dimensional characteristic differ in another one. The obtained data indicate the internal structure of the coccinella community, which may reflect the mechanisms of ecological differentiation that reduce inter-species competition within this guild of aphidophages.

Received on: 03 April 2026

Published on: 17 June 2026

References

- Bigon M. Harper D. Taunsend K. Ecology: individuals, populations and communities: V 2 t. M.: Mir, 1989. T. 1. 667 p. T. 2. 477 p.
- Dixon A. F. G., Hemptinne J. L. Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey, Ecology. 2001. Vol. 82, No 7. P. 1847–1856.
- Dzhiller P. Community structure and ecological niche. M.: Mir, 1988. 184 p.
- Eadie J., Broekhoven L., Colgan P. Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited, The American Naturalist. 1987. Vol. 129, No 1. P. 1–17.
- Gilev A. V. Tarasov V. V. Lyahov A. G. Parus L. Morphological differentiation of tits (Parus L.) in the forest-steppe Trans-Urals and Hutchinson's rule, Ekologiya. 2020. No. 3. P. 236–240.
- Gilev A. V. Zinov'ev E. V. Nesterkov A. V. Dimensional differentiation of species and organization of multispecies communities in ants, Uspehi sovremennoy biologii. 2007. T. 127, No. 2. P. 209–213.
- Habibullin V. F. Muravitskiy O. S. Atlas-determinant of ladybirds and leaf beetles (Coleoptera: Coccinellidae, Chrysomelidae) of the Republic of Bashkortostan. Ufa: RIC BashGU, 2011. 126 p.
- Hristina K. A. Ukrainskiy A. S. Overview of the ladybird fauna (Coleoptera: Coccinellidae) of the Orenburg Oblast, Russia, Evraziatskiy entomologicheskiy zhurnal. 2016. T. 15, No. 3. P. 277–287.

- Lyubin P. A. On the issue of the dimensional structure of biological communities, *Rossiyskiy zhurnal prikladnoy ekologii*. 2018. No. 1 (13). P. 16–22.
- Nesterenko V. A. *Taxocenes*. Vladivostok: FNC Bioraznoobraziya DVO RAN, 2023. 212 p.
- Pekin V. P. An ecological and faunistic review of coccinellids (Coleoptera; Coccinellidae) of the Urals and the South of Western Siberia, *Vestnik Chelyabinskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2007. No. 6. P. 95–107.
- Pekin V. P. *Atlas: Coccinellids (Coleoptera, Coccinellidae) of the Urals and the South of Western Siberia*. Chelyabinsk: Izd-vo Chelyab. gop. un-ta, 2024. 137 p.
- Popkova T. V. Dimensional differentiation in communities of ants (Hymenoptera: Formicidae) in temperate forests, *V Evroaziatskiy simpozium po pereponchatokrylym nasekomym*. Novosibirsk, 2023. P. 114–115.
- Rogovin K. A. Morphological divergence and community structure of terrestrial vertebrates, *VINITI: itogi nauki i tekhniki. Zoologiya pozvonochnyh*. 1986. T. 14. P. 71–126.
- Rogozin M. V. Constant of Hutchinson and the competition in the pine forest stand, *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki*. 2019. No. 1. P. 51–55.
- Timchenko A. I. Saprnov V. V. Gilev A. V. On the fauna and ecology of ladybugsof the biostation of the Ural Federal University, *Fauna Urala i Sibiri*. 2023. No. 1. P. 42–50.
- Timchenko A. I. Saprnov V. V. Gilev A. V. The first results of the study of the ladybug population (Coleoptera, Coccinellidae) of the biostation of the Ural Federal University: species composition, the influence of timing and collection methods, *Ekosistemy*. 2024. No. 40. P. 98–103.
- Tsyganov A., Mazei Y. Morphology and biometry of *Arcella intermedia* (Deflandre, 1928) comb. Nov. From Russia and a review of hemispheric species of the genus *Arcella* (Testcealobosea, Arcellinida), *Protistology*. 2006. Vol. 4, No 4. P. 361–369.
- Tyumaseva Z. I. *Coccinellids of the Urals and adjacent territories*. Chelyabinsk: Izd-vo Chelyab. gop. ped. un-ta, 2013. 248 p.
- Vasil'ev A. G. *Evolutionary Ecology in the 21st Century: New Concepts and Development Prospects*, *Ekologiya*. 2019. No. 2. P. 88–100.



УДК 57.043

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭРИТРОЦИТОВ *RANA TEMPORARIA* L. (AMPHIBIA, ANURA) ПРИ ГИПОТЕРМИИ

ФОМИЧЕВА
Елена Михайловна

кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова, 150000, г. Ярославль, ул. Советская, д. 14, fomalyona@bk.ru

ЕВДОКИМОВ
Евгений Георгиевич

кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова, 150000, г. Ярославль, ул. Советская, д. 14, skrad200052@yandex.ru

УШАКОВ
Владислав Владимирович

ФГБОУ ВО Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова, 150000, г. Ярославль, ул. Советская, д. 14, vlad76_03@mail.ru

Ключевые слова:
лягушки
эритроциты
морфометрические
показатели
гибернация
биологический покой

Аннотация: Изучены изменения морфофункциональных показателей эритроцитов *Rana temporaria* L. (Linnaeus, 1758) в ходе гибернации (условия пониженной температуры среды при отсутствии освещения и питания), а также недельного понижения температуры в разные периоды гибернации. На основе полученных данных рассчитан ряд морфометрических характеристик, позволяющих оценить влияние снижения функциональной активности лягушек на газотранспортную функцию эритроцитов. По мере увеличения периода гибернации отмечена динамика изменения показателей эритроцитов относительно первоначальных данных: на 33-и сутки экспозиции отмечен рост практически всех показателей, кроме показателя формы клетки. На 99-е сутки гибернации зафиксированы максимальные значения показателя формы клетки и удельной поверхности эритроцитов при минимальных значениях площади поверхности клетки, объема клетки и ядра, показателей ядерно-цитоплазматического отношения за всю экспозицию. В эритроцитарной субпопуляции к концу экспозиции отмечено преобладание широкоэллиптических клеток за счет снижения количества округлых. При воздействии пониженных температур (+4 °C) в течение 7 суток отмечается изменение морфометрических показателей эритроцитов периферической крови. При этом степень изменения эритроцитарных показателей зависит от длительности нахождения особей в состоянии гибернации.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Илюха
Н. А. Четанов

Получена: 27 марта 2026 года

Подписана к печати: 26 июня 2026 года

Введение

Гибернация земноводных является одной из форм биологического покоя, позволяющих сохранять жизнеспособность в условиях понижения температуры окружающей сре-

ды. Среди лягушек есть виды с разной криорезистентностью (Берман и др., 2016). Лягушки рода *Rana*, такие как травяная, сибирская и дальневосточная (*Rana temporaria* L., 1758; *Rana amurensis* Boulenger, 1886; *Rana dybowskii* Gunther, 1876), зимуют как в воде,

так и на суше, однако при переохлаждении способны переносить только малые отрицательные температуры (Берман и др., 2017).

Несмотря на значительные успехи в изучении механизмов адаптации клеток к температурным изменениям, многие аспекты остаются недостаточно исследованными, особенно в контексте эритроцитов земноводных. Холоднокровные животные подвергаются значительным колебаниям температуры в зависимости от условий окружающей среды, что оказывает влияние на их функциональные характеристики и метаболизм. Известно, что у рыб эритроциты за счет кислородтранспортной и адаптивно-компенсаторной функций участвуют в поддержании гомеостаза организма при изменении условий среды (Чернявских и др., 2018). У рептилий отмечают разницу в форме и величине эритроцитов в зависимости от видовой принадлежности (Четанов, Четанова, 2021). Однако до сих пор остаются малоизученными молекулярные и биохимические механизмы, посредством которых у лягушек эритроциты адаптируются к этим изменениям.

В связи с этим вопрос о физиологических изменениях в организме лягушек при снижении функциональной активности является актуальным, поскольку его изучение позволит получить дополнительные сведения об особенностях гипобиоза пойкилотермных животных и о влиянии абиотического стресса на клеточные структуры и их функции.

Цель работы: изучить изменение морфо-

метрических параметров эритроцитов при гибернации и при дополнительном холодом воздействии.

Материалы

Все исследованные особи были самцами и отловлены в местах естественного обитания. Материал для исследования, включающий кровь от 24 особей травяной лягушки (*R. temporaria*), был собран в период с октября 2023 по февраль 2024 г. – период естественной гибернации вида в природе. Животные на протяжении нескольких месяцев содержались при температуре 10–12 °С без освещения и пищи в аквариальной комнате вивария.

Методы

После отлова проводили предварительную недельную акклимацию животных к условиям аквариальной комнаты. Для оценки изменения показателей эритроцитов в условиях гибернации и после холодого воздействия животных на 1, 33, 48 и 99-е сутки экспозиции отбирали по три особи для контрольного и опытного вариантов. Контрольные особи оставались в исходных условиях в течение семи суток, тогда как опытные подвергались холодному воздействию при температуре 4 °С. Пониженные температуры моделировались с помощью климатической камеры TH-ME-25 (Jeio Tech Lab Companion), обеспечивающей постоянство температуры и влажности на протяжении семи суток эксперимента.

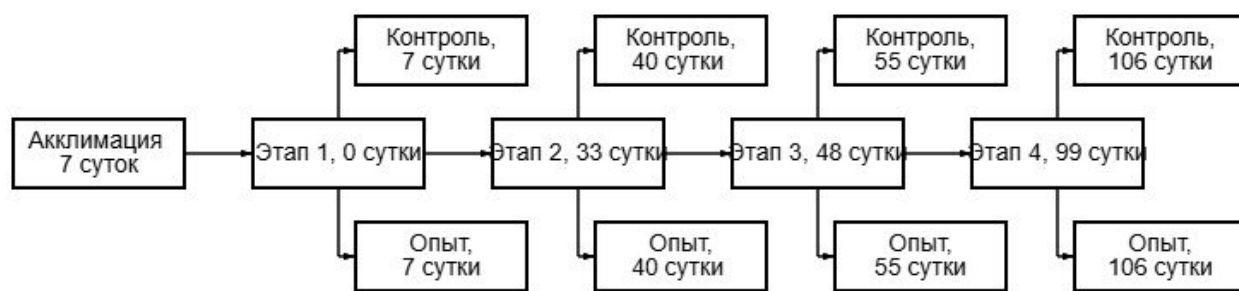


Рис. 1. Схема эксперимента

Fig. 1. The scheme of the experiment

Кровь отбирали после пункции сердца в пробирку, обработанную антикоагулянтом ЭДТА (ООО «МиниМед»). Мазки крови, окрашенные по Романовскому – Гимзе, просматривали и фотографировали на микроскопе «МИКМЕД-6» с камерой MC-5 (USB-2.0) при увеличении (окуляр 10, объектив

40) (АО «ЛОМО», Россия). На каждом препарате измеряли длину и ширину для 100 клеток. Анализ микрофотографий и измерение линейных размеров эритроцитов и их ядер проводили в программе JMicroVision 1.3.4 (Roduit, 2019). Всего было обработано 75 микрофотографий мазков крови и измере-

ны показатели у 2400 клеток по 100 для каждой особи, включенной в эксперимент.

Расчет морфометрических параметров эритроцитов проводили на основе измерения продольной и поперечной осей эритроцита (C_1 и C_2 соответственно) и ядра (N_1 и N_2 соответственно). Используя полученные линейные размеры проводили расчет ряда характеристик эритроцитов: показатель формы клеток (MS), объем клетки (V_c), объем ядра (V_n), площадь поверхности клетки (S_c), ядерно-цитоплазматическое отношение (NCR), удельную поверхность эритроцитов (SS_c) (Кухарева, Солдатов, 2016). Согласно коэффициенту эксцентricности (ϵ) выделяли три класса эритроцитарных субпопуляций: *eliptocytus* (нормальные эллипсоидные клетки) – коэффициент эксцентricности (ϵ) – 0.7-0.75; *magnulocytus* (широкоэллиптические клетки) – $\epsilon \geq 0.76$; *teretocytus* (округлые клетки) – $\epsilon \leq 0.69$ (Скоркина, Зеленцова, 2004).

Полученные данные обрабатывали методами вариационной статистики с использованием программ MS Office Excel, STATISTICA 10 (StatSoft Inc., США). Нормальность распределения оценивали с помощью метода Шапиро – Уилка. Для подтверждения достоверности различий между двумя выборками использовали либо U-критерий Манна – Уитни, когда наблюдалась ненормальность распределения, либо t-критерий Стьюдента при нормальном распределении. Для оценки качественных признаков использовали критерий соответствия χ^2 Пирсона. Уровень значимости для всех видов сравнения принимался 0.05 ($p \leq 0.05$).

Использование и уход за экспериментальными животными соответствовал законам Российской Федерации по защите животных, а также руководящим принципам ARRIVAL и Директиве ЕС 2010/63/ЕС для экспериментов на животных.

Результаты

Первые отборы проб крови проводились у особей, отобранных из естественной среды в октябре и прошедших недельную акклимацию к искусственно созданным условиям содержания (отсутствие освещения и питания, температура воздуха 14...15 °С). Далее на протяжении 106 суток лягушки содержались в условиях аквариальной комнаты (температура 10...12 °С, без света и пищи). Данные, полученные в октябре (начальный

контроль) при первом снятии результатов, принимали в качестве исходных, как наиболее приближенные к естественным условиям среды, так как в этот период лягушки еще находились в относительно активном состоянии. Полученные исходные размерные параметры эритроцитов, такие как длина эритроцита по продольной (C_1 : 21.72 ± 0.10 мкм) и поперечной оси клетки (C_2 , 16.32 ± 0.07 мкм) и ядра (N_1 , 11.01 ± 0.08 мкм, N_2 , 6.64 ± 0.07 мкм), позволили рассчитать основные характеристики эритроцитов: показатель формы клетки 1.33 ± 0.01 ; объем ядра 263.06 ± 7.27 мкм³, объем клетки 1058.77 ± 11.79 мкм³, площадь поверхности клетки 1233.05 ± 12.22 мкм², ядерно-цитоплазматическое отношение 0.24 ± 0.01 , удельная поверхность эритроцитов 1.17 ± 0.01 мкм²/мкм³. В эритроцитарной субпопуляции, согласно коэффициенту эксцентricности, преобладали округлые клетки (75.3 %) и нормальные эллипсоидные клетки (18.7 %), при этом количество широкоэллиптических клеток (6 %) было минимально.

По мере увеличения длительности содержания лягушек в аквариальной комнате для каждой серии экспериментов отбирали дополнительный контроль, поскольку в таких условиях животные постепенно переходили в состояние пониженной функциональной активности. Так, на 2-м этапе, после месячного периода гибернации, выявлены изменения в морфометрических показателях эритроцитов: C_1 , 25.45 ± 0.2 мкм, C_2 , 19.67 ± 0.20 мкм, длина ядра по продольной оси N_1 , 11.40 ± 0.13 мкм, по поперечной оси N_2 , 7.22 ± 0.11 мкм. Изменились и основные параметры эритроцитов: показатель формы клетки 1.30 ± 0.10 , объем ядра 337.80 ± 5.27 мкм³, объем клетки 1619.61 ± 42.43 мкм³, площадь поверхности клетки 1696.67 ± 50.93 мкм², ядерно-цитоплазматическое отношение 0.200 ± 0.004 , удельная поверхность эритроцитов 1.22 ± 0.01 мкм²/мкм³ (табл. 1). При этом в эритроцитарной субпопуляции отмечено увеличение доли округлых клеток до 81.2 % за счет уменьшения количества нормальных эллипсоидных (12.0 %) и широкоэллиптических клеток (6.8 %).

Холодовая 7-суточная экспозиция лягушек при температуре воздуха 4 °С в климатической камере в этот же период повлияла на морфометрические показатели эритроцитов (см. табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические показатели эритроцитов периферической крови лягушки *R. temporaria* при воздействии пониженных температур (2-й этап)

Показатели эритроцитов	Контроль	Опыт
<i>MS</i>	$1.30 \pm 0.10^*$	$1.26 \pm 0.01^{**}$
$V_{\text{ср}}, \text{мкм}^3$	$337.84 \pm 5.27^*$	$165.53 \pm 5.27^{**}$
$V_{\text{ср}}, \text{мкм}^3$	$1619.61 \pm 42.43^*$	$1002.50 \pm 13.01^{**}$
$S_{\text{ср}}, \text{мкм}^2$	$1696.67 \pm 50.93^*$	$1233.05 \pm 12.22^{**}$
<i>NCR</i>	$0.200 \pm 0.004^*$	$0.160 \pm 0.004^{**}$
$SS_{\text{ср}}, \text{мкм}^2/\text{мкм}^3$	$1.22 \pm 0.01^*$	$1.29 \pm 0.01^{**}$
$C_1, \text{мкм}$	$25.45 \pm 0.25^*$	$21.77 \pm 0.12^{**}$
$C_2, \text{мкм}$	$19.67 \pm 0.20^*$	$14.64 \pm 0.1^{**}$
$N_1, \text{мкм}$	$11.40 \pm 0.13^*$	$9.55 \pm 0.09^{**}$
$N_2, \text{мкм}$	$7.22 \pm 0.11^*$	$5.60 \pm 0.07^{**}$

Примечание. * – достоверные различия между контролем на 1-м и 2-м этапах отбора особей, ** – достоверные различия между контролем 2-го этапа и опытной группой (U-критерий Манна – Уитни, $p \leq 0.05$).

У особей, экспонировавшихся к пониженной температуре, отмечено уменьшение линейных размеров клетки на конец экспозиции: длина эритроцитов по продольной оси уменьшается на 19 %, поперечной – на 28.9 %, длина ядра по продольной оси уменьшается на 15.7 %, по поперечной оси – на 34.3 %. Вследствие этого изменяются и морфофункциональные параметры эритроцитов: уменьшаются на 3 % показатель формы клетки, объем клетки на 38 %, объем ядра на 51 %, площадь поверхности клетки на 27.3 %, ядерно-цитоплазматическое от-

ношение на 20 %. При этом отмечается увеличение удельной поверхности эритроцитов на 5.7 %. В эритроцитарной субпопуляции незначительно возрастает доля округлых клеток (89.2 %) за счет уменьшения количества нормальных эллипсоидных (7.7 %) и широкоэллиптических клеток (3.1 %).

Через полтора месяца содержания лягушек в контрольных условиях (3-й этап) отмечаются некоторые изменения в морфометрических показателях эритроцитов по отношению к первой съемке данных в исходной контрольной группе (табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические показатели эритроцитов периферической крови лягушки *R. temporaria* при воздействии пониженных температур (3-й этап)

Показатели эритроцитов	Контроль	Опыт
<i>MS</i>	$1.48 \pm 0.01^*$	$1.54 \pm 0.01^{**}$
$V_{\text{ср}}, \text{мкм}^3$	$265.45 \pm 12.28^*$	$185.71 \pm 4.52^{**}$
$V_{\text{ср}}, \text{мкм}^3$	$1025.90 \pm 13.58^*$	$947.48 \pm 12.59^{**}$
$S_{\text{ср}}, \text{мкм}^2$	1179.05 ± 12.59	1180.94 ± 15.18
<i>NCR</i>	$0.230 \pm 0.008^*$	$0.190 \pm 0.003^{**}$
$SS_{\text{ср}}, \text{мкм}^2/\text{мкм}^3$	$1.180 \pm 0.013^*$	$1.250 \pm 0.004^{**}$
$C_1, \text{мкм}$	22.03 ± 0.11	22.23 ± 0.11
$C_2, \text{мкм}$	$14.94 \pm 0.06^*$	$14.64 \pm 0.10^{**}$
$N_1, \text{мкм}$	$10.65 \pm 0.14^*$	$10.04 \pm 0.07^{**}$
$N_2, \text{мкм}$	$6.25 \pm 0.10^*$	$5.81 \pm 0.05^{**}$

Примечание. * – достоверные различия между контролем на 1-м и 3-м этапах отбора особей, ** – достоверные различия между контролем 3-го этапа и опытной группой (U-критерий Манна – Уитни, $p \leq 0.05$).

Длина эритроцита по продольной составила 22.03 ± 0.11 мкм, по поперечной оси клетки 14.94 ± 0.20 мкм; длина ядра по продольной оси 10.65 ± 0.14 мкм, по поперечной оси 6.25 ± 0.10 мкм. Изменились и основные параметры эритроцитов: показатель формы клетки 1.48 ± 0.01 ; объем ядра 265.45 ± 12.28 мкм³, объем клетки 1025.9 ± 13.58 мкм³, площадь поверхности клетки 1179.05 ± 12.59 мкм², ядерно-цитоплазматическое отношение 0.230 ± 0.008 , удельная поверхность эритроцитов 1.18 ± 0.013 мкм²/мкм³. При этом в эритроцитарной субпопуляции доля округлых клеток уменьшается до 28.1 % за счет увеличения количества нормальных эллипсоидных (37.3 %) и широкоэллиптических клеток (34.6 %).

После 7-суточной экспозиции при температуре 4 °C в этот период (3-й этап) выявлено статистически значимое снижение длины эритроцита как по продольной (на 6 %), так и поперечной оси (на 7 %), уменьшение длины ядра по поперечной оси (на 3 %) (см. табл. 2). Отмечено статистически значимое увеличение показателя формы клетки на 4 %, уменьшение объема клетки и объема ядра на 30 % и 7.7 % соответственно, ядерно-цитоплазматического отношения на 17.4 %. При этом наблюдается увеличение удельной поверхности эритроцита на 6 %. В

эритроцитарной субпопуляции практически не меняется доля округлых клеток (27.8 %), увеличивается доля широкоэллиптических клеток (44.8 %) и снижается доля нормальных эллипсоидных эритроцитов (27.8 %).

После 3-месячной гибернации производили третий отбор крови для анализа морфометрических показателей эритроцитов (4-й этап). Обнаружено, что по отношению к данным исходной контрольной группы также произошли изменения в показателях эритроцитов (табл. 3). Длина эритроцита по продольной оси клетки составила 9.62 ± 0.05 мкм, по поперечной 5.01 ± 0.02 мкм; длина ядра по продольной оси 22.74 ± 0.08 мкм, по поперечной оси 13.66 ± 0.07 мкм. Изменились и основные параметры эритроцитов: показатель формы клетки 1.67 ± 0.01 ; объем ядра 129.02 ± 2.18 мкм³, объем клетки 1076.07 ± 9.23 мкм³, площадь поверхности клетки 1424.20 ± 12.19 мкм², ядерно-цитоплазматическое отношение 0.170 ± 0.003 , удельная поверхность эритроцитов 1.270 ± 0.004 мкм²/мкм³. При этом в эритроцитарной субпопуляции максимально увеличивается доля широкоэллиптических клеток (82.4 %), снижена доля нормальных эллипсоидных эритроцитов (14.1 %) и минимальна доля округлых клеток (3.5 %).

Таблица 3. Морфометрические показатели эритроцитов периферической крови лягушки *R. temporaria* при воздействии пониженных температур (4-й этап)

Показатели эритроцитов	Контроль	Опыт
<i>MS</i>	$1.67 \pm 0.01^*$	$1.45 \pm 0.01^{**}$
<i>V_я</i> , мкм ³	$129.02 \pm 2.18^*$	$154.28 \pm 2.87^{**}$
<i>V_к</i> , мкм ³	$876.28 \pm 6.75^*$	$1076.07 \pm 9.23^{**}$
<i>S_к</i> , мкм ²	$1158.71 \pm 9.43^*$	$1424.20 \pm 12.19^{**}$
<i>NCR</i>	0.140 ± 0.002	0.140 ± 0.002
<i>SS_к</i> , мкм ² /мкм ³	1.320 ± 0.003	1.320 ± 0.003
<i>C_л</i> , мкм	$22.74 \pm 0.08^*$	$23.58 \pm 0.09^{**}$
<i>C_я</i> , мкм	$13.66 \pm 0.07^*$	$16.36 \pm 0.08^{**}$
<i>N_л</i> , мкм	$9.62 \pm 0.05^*$	$10.18 \pm 0.06^{**}$
<i>N_я</i> , мкм	$5.01 \pm 0.02^*$	$5.31 \pm 0.04^{**}$

Примечание: * – достоверные различия между контролем на 1-м и 4-м этапах отбора особей, ** – достоверные различия между контролем 4-го этапа и опытной группой (U-критерий Манна – Уитни, $p \leq 0.05$).

Экспозиция особей в течение 7 суток при температуре 4 °C в это время приводит к увеличению длины эритроцита по продольной оси на 5.8 %, по поперечной на 6 %, длина ядра по продольной оси на 3.6 %, по поперечной на 16.5 % ($p \leq 0.05$). По функциональным показателям отмечено уменьшение по-

казателя формы клетки на 13.2 %, увеличение объема ядра на 19.6 %, объема клетки на 22.7 %, площади поверхности клетки на 22.9 %. Что касается изменения соотношения эритроцитарных популяций, то после холодной экспозиции отмечается уменьшение доли широкоэллиптических клеток

(26.7 %) за счет возрастания долей нормальных эллипсоидных (31.6 %) и округлых клеток (41.7 %).

Полученные данные показали, что на протяжении эксперимента с 1-х по 106-е сутки экспозиции в контрольной группе лягушек происходили изменения показателей эритроцитов. Поэтому дополнительно был проведен анализ изменения функциональ-

ных показателей эритроцитов у особей контрольных групп, содержащихся в аквариальной комнате в условиях отсутствия освещения, питания и при температуре 10...12 °С. Результаты показали, что по мере увеличения периода нахождения лягушек в данных условиях изучаемые показатели эритроцитов изменяются (табл. 4).

Таблица 4. Морфометрические показатели эритроцитов периферической крови лягушек *R. temporaria* контрольных групп за период экспозиции

Показатели эритроцитов	Период экспозиции, сутки			
	1-й этап	2-й этап	3-й этап	4-й этап
<i>MS</i>	1.33 ± 0.01^a	1.3 ± 0.10^a	1.48 ± 0.01^b	1.67 ± 0.01^c
V_n , мкм ³	263.06 ± 7.27^a	337.8 ± 5.27^b	265.4 ± 12.28^a	129.02 ± 2.18^c
V_c , мкм ³	1058.77 ± 11.79^a	1619.61 ± 42.43^b	1025.90 ± 13.58^a	876.28 ± 6.75^c
S_c , мкм ²	1233.05 ± 12.22^a	1696.67 ± 50.93^b	1179.05 ± 12.59^{af}	1158.71 ± 9.43^{df}
<i>NCR</i>	0.24 ± 0.01^a	0.20 ± 0.004^b	0.23 ± 0.008^a	0.14 ± 0.002^c
SS_c , мкм ² /мкм ³	1.17 ± 0.01^a	1.22 ± 0.01^b	1.18 ± 0.013^c	1.32 ± 0.003^d
C_1 , мкм	21.72 ± 0.10^{ab}	25.45 ± 0.25^a	22.03 ± 0.11^b	22.74 ± 0.08^c
C_2 , мкм	16.32 ± 0.07^a	19.67 ± 0.20^b	14.94 ± 0.06^a	13.66 ± 0.07^c
N_1 , мкм	11.01 ± 0.08^a	11.40 ± 0.13^b	10.65 ± 0.14^a	9.62 ± 0.05^c
N_2 , мкм	6.64 ± 0.07^a	7.22 ± 0.11^b	6.25 ± 0.10^c	5.01 ± 0.02^d

Примечание. Различные надстрочные символы в каждой строке указывают на статистически значимые различия между этапами эксперимента (U-критерий Манна – Уитни, $p \leq 0.05$).

Отмечается динамика изменения показателей эритроцитов от статистически значимого увеличения объема клетки, ядра, площади поверхности клетки, удельной поверхности эритроцитов до фактического возвращения к прежним значениям показателей через полтора месяца и повторного изменения к концу экспозиции.

Так, значение показателя формы клетки эритроцитов постепенно увеличивается на 3-м этапе на 11 % ($p \leq 0.05$), а к концу общей экспозиции имеет наиболее высокий показатель (увеличился на 21 %, $p \leq 0.05$), что свидетельствует о том, что в кровотоке увеличилось количество эритроцитарных форм более вытянутой эллипсоидной формы. Продольная ось (C_1) клетки увеличилась по сравнению с первыми сутками на 4.7 % ($p \leq 0.05$), а поперечная уменьшилась на 16.2 % ($p \leq 0.05$). Эта динамика подтверждается и по расчетам коэффициента эксцентricности – ростом к концу экспозиции доли субпопуляции широкоэллиптических клеток ($p \leq 0.05$).

Значения объема клетки и объема ядра, увеличиваясь (на 53 % и 28 % соответственно, $p \leq 0.05$) на 2-м этапе, к 3-му этапу возвращаются к контрольным данным, а к 4-му

становятся значительно меньше (на 17.3 % и 49 % соответственно, $p \leq 0.05$) начальных данных. По отношению к ядерно-цитоплазматическому соотношению прослеживается аналогичная динамика, только здесь через месяц отмечается уменьшение данного показателя (на 16.7 %), обусловленное ростом объема клетки, затем его возвращение к первоначальным данным на 3-м этапе и вновь снижение на конец экспозиции (на 35 %), связанное с большим уменьшением объема ядра в сравнении с клеткой.

При оценке респираторных характеристик эритроцитов (диффузная площадь поверхности и удельная поверхность клетки) прослеживается аналогичная динамика: на 2-м этапе отмечается рост респираторных характеристик клетки (S_c на 37.6 %, SS_c на 4.2 %, $p \leq 0.05$), затем снижение на 3-м (на 31 %, $p \leq 0.05$) и дальнейшее понижение значения площади поверхности клетки с одновременным ростом удельной поверхности к 4-му этапу. Показатель удельной поверхности эритроцитов при этом увеличивается на 8.8 %, что, вероятно, связано с относительной стабилизацией функциональности и адаптацией клеток при гипобии.

Все отмеченные показатели по мере уве-

личения длительности экспозиции статистически значимо отличаются от первоначальных контрольных данных в зависимости от длительности экспозиции, что свидетельствует о происходящих изменениях в морфологии и функциональности эритроцитов в ответ на переход в состояние гипобриоза (см. табл. 4).

Аналогичная динамика прослеживается и по соотношению субпопуляций эритроцитов, выделяемых согласно коэффициенту эксцентricности. При первом снятии данных в исходной контрольной группе преобладает субпопуляция округлых клеток эритроцитов, при этом популяция широкоэллиптических клеток минимальна (табл. 5).

Таблица 5. Соотношение субпопуляций эритроцитов по коэффициенту эксцентricности за период экспозиции у лягушек *R. temporaria*

Тип субпопуляции эритроцитов	1-й этап	2-й этап	3-й этап	4-й этап
Нормальные эллипсоидные клетки	18.7 ^a	12.0 ^a	37.3 ^b	14.1 ^{cf}
Широкоэллиптические клетки	6.0 ^a	6.8 ^a	34.6 ^b	82.4 ^{cf}
Округлые клетки	75.3 ^a	81.2 ^a	28.1 ^b	3.5 ^{cf}

Примечание. Различные надстрочные символы в каждой строке указывают на статистически значимые различия между этапами эксперимента (критерий соответствия χ^2 Пирсона, $p \leq 0.05$).

По мере увеличения периода экспозиции наблюдаются изменения в соотношении разных субпопуляций эритроцитов в крови лягушек. Через месяц экспозиции статистически значимых изменений не выявлено, по-прежнему преобладают округлые клетки. К 3-му этапу выявлено статистически значимое изменение в соотношении эритроцитарных субпопуляций – все три группы имеют практически равные доли. Однако к концу экспозиции контрольной группы лягушек доля широкоэллиптических эритроцитов статистически значимо увеличивается, а доля округлых клеток снижается ($p < 0.001$).

Обсуждение

Одним из функциональных показателей, отражающих состояние организма, является изменение морфологических характеристик клеток эритроцитов, определяющих их респираторные свойства. Информация об изменениях этих параметров при снижении уровня биологической и физиологической активности, а также при переходе представителей земноводных в состояние биологического покоя представляет значительный интерес. Размер эритроцита является видоспецифической, стабильной характеристикой, которая сформировалась в ходе эволюции. Эритроцитарные клетки обладают способностью к изменению формы и размеров, что обеспечивает им возможность свободно проходить через микроциркуляторное русло (Липунова, Скоркина, 2004). Известно, что у земноводных эритроциты весьма чув-

ствительны к воздействию неблагоприятных факторов среды (Минеева, Минеев, 2010). В связи с тем что более мелкие эритроциты характерны для животных с более высоким уровнем метаболизма, вероятно, их размеры могут выступать в качестве важного показателя адаптивной способности к концентрированию энергетических ресурсов (Липунова, Скоркина, 2004; Четанов, Четанова, 2021). Эритроциты млекопитающих разных видов различаются по размеру и форме. Увеличение их размера позволяет достичь более высокой концентрации Hb и повысить способность крови переносить кислород. При этом размер эритроцитов взаимосвязан и с экологическими факторами обитания, такими как условия среды обитания, двигательная активность и др. (Kizhina et al., 2020; Трошкина и др., 2007).

Для взрослых лягушек *R. temporaria*, по данным литературы, нормальными условиями и предпочитаемыми температурами на суше являются 17...20 °C. Для них сезон активности определяется по числу дней в году при среднесуточной температуре выше +5 °C (Ляпков, 2012). В естественных условиях в осенний период лягушки постепенно готовятся к переходу в состояние гибернации, характеризующееся пониженной реактивностью организма, снижением активности процессов ассимиляции и диссимиляции, ограничением и ослаблением функционирования жизнеспособных структур клеток (Голдовский, 1977). Травяная лягушка отно-

сительно устойчива к переохлаждению, а при температурах около 0 °С переходит в состояние гибернации, принимая характерную «зимовочную» позу (Берман и др., 2017).

В целях детального изучения влияния снижения функциональной активности на эритроциты был проведен анализ изменений их морфометрических показателей в ходе гибернации. Анализ показал наличие динамики изменения изучаемых показателей эритроцитов, отражающих изменение функционального состояния особей в условиях температуры 10...12 °С, при отсутствии пищи и освещения, связанное с перестройкой физиологических процессов. Длительная гибернация приводила к постепенному подавлению функциональной активности животных, что отражалось в показателях эритроцитов. Выявленное после 1 месяца значительное увеличение объема клетки и ядра (53 % и 28 %), площади поверхности клетки и удельной поверхности эритроцитов (37.6 % и 4.2 %) при одновременном уменьшении ядерно-цитоплазматического соотношения свидетельствует о том, что в клетках идет повышение обменных процессов в этот период. Через полтора месяца экспозиции отмечено постепенное возвращение практически всех показателей к исходным данным (кроме показателя формы клетки, он увеличивается, т.е. клетка становится более вытянутой по продольной оси формы). Данная тенденция уменьшения значений показателей наблюдается и к концу экспозиции на 4-м этапе, при этом отмечено увеличение удельной поверхности эритроцита. Причем в это время наиболее значительно уменьшается объем ядра, что свидетельствует о значительном снижении обменных процессов.

Возможно, полученные результаты связаны с разными функциональными особенностями. Исследования на самцах *R. ridibunda* показали, что в состоянии гибернации количество эритроцитов значительно ниже в сравнении с периодом весенне-летней активности, однако в некоторых случаях показана активация эритропоэза, приводящая к увеличению количества эритроцитов и уменьшению их объема (Липунова, Скоркина, 2004). С другой стороны, при переходе лягушек в более глубокую фазу биологического покоя уменьшение объема клетки и ядра может быть обусловлено снижением метаболизма, уменьшением количества свободной воды (Голдовский, 1977; Иванов, 2008; Жмакин, 2008), а соответственно, по-

степенной дегидратацией эритроцитов.

Также отмечено, что по мере увеличения продолжительности экспозиции в крови контрольной группы лягушек наблюдаются изменения в соотношении эритроцитарных популяций. Статистически значимые изменения отмечены через полтора месяца гибернации, выражающиеся в постепенном увеличении и максимальном преобладании к концу экспозиции доли широкоэллиптических клеток. Трансформация формы эритроцита может быть связана с изменением проницаемости и текучести плазматической мембраны, что приводит к частичной дегидратации клетки. Стабильность и деформируемость мембран эритроцитов зависит от жесткости белковой сети цитоскелета и вязкостно-эластических свойств мембранных липидов. При этом деформируемость клетки снижается с увеличением вязкости внутриклеточного содержимого (Липунова, Скоркина, 2004).

Важно отметить, что за общий период экспозиции контрольной группы отмечается динамика практически всех показателей, что, вероятнее всего, связано с их скоррелированным изменением. Можно прийти к заключению, что сходная динамика изменения морфофункциональных показателей – снижение объемов ядра и клетки, уменьшение ЯЦО и площади поверхности клетки – свидетельствует о снижении активности обменных процессов эритроцитов в целом, что и отражает переход организма в состояние биологического покоя.

Считается, что температура 4 °С – это верхняя граница холодового воздействия, однако она не является критичной для выживания лягушек. Известно, что они остаются относительно активными и при более низких значениях температуры 3...5 °С (Берман и др., 2017). С другой стороны, результаты экспериментов показывают, что семисуточная экспозиция лягушек при данной температуре приводит к значительным изменениям морфометрических показателей эритроцитов и зависит от общей функциональной активности животного.

Так, после холодового воздействия (+4 °С) у лягушек, находившихся в состоянии гибернации в течение одного месяца, выявлено уменьшение объема клетки и ядра, ядерно-цитоплазматического отношения, площади поверхности клетки при одновременном увеличении удельной поверхности эритроцитов, что свидетельствует о преобладании в кровяном русле эритроцитов более окру-

глой формы и меньших размеров. Выявленные изменения свидетельствуют о снижении уровня обменных процессов в эритроцитах, их респираторных характеристик и проявлении компенсаторных реакций. Стоит отметить, что холодовое воздействие после месячной гибернации приводит к наибольшим изменениям в морфометрических показателях эритроцитов по сравнению с результатами дальнейших опытов. Вероятно, выявленные изменения связаны именно с компенсационными изменениями на уровне клеточных элементов, а не изменениями процессов эритропоэза. Это подтверждается и данными контрольной группы, согласно которым обменные процессы эритроцитов в этот период возрастали по сравнению с первыми сутками экспозиции.

При холодовом воздействии через полтора месяца гибернации выявлено, что размеры клетки и ядра по сравнению с контрольной группой также уменьшаются, но уже не так активно (30 % и 7.6 % соответственно). Одновременно отмечается уменьшение значения ядерно-цитоплазматического отношения, а площадь поверхности клетки не изменяется при увеличении ее удельной поверхности. Подобное изменение показателей свидетельствует о снижении реактивности организма при отсутствии глубокой гибернации.

Однако через три месяца гибернации холодовое воздействие приводит к иному эффекту: увеличению размеров эритроцитов за счет увеличения объемов ядра, клетки и площади ее поверхности. При этом значения ядерно-цитоплазматического отношения и удельной поверхности клетки не изменяются. Подобные изменения, например увеличение объема эритроцита, отмечаются и у эритроцитов *Carassius gibelio* при инкубации крови при температуре +5 °C (Чернявских, 2018).

Полученные нами результаты, свидетельствующие об изменениях морфометрических параметров эритроцитов, подтверждают имеющиеся в литературе данные о том, что параметры красных клеток изменяются как при пониженной, так и при повышенной температуре (Чернявских, 2018). В связи с

этим можно предположить, что в условиях семисуточного холодового воздействия происходящее увеличение размеров эритроцитов является приспособительной реакцией для сохранения объема обменных процессов. Согласно литературным данным, при пониженной температуре инкубации у эритроцитов отмечается снижение упругости и адгезии клеток (Чернявских, 2018). Косвенно это может свидетельствовать о работе адаптивных механизмов, связанных с уменьшением функциональной активности клеток в условиях гипотермии. Так, диффузионная поверхность эритроцитов после месячной гибернации и холодовой нагрузки снижается, на 2-м этапе (полтора месяца гибернации) не отличается от контрольных значений, а через три месяца экспозиции аналогичное воздействие приводит к ее повышению. Это свидетельствует о зависимости ответной реакции организма на холодовое воздействие, в частности респираторных характеристик эритроцита, от состояния организма.

Анализ влияния холодового воздействия (4 °C) в течение 7 суток на соотношение эритроцитарных субпопуляций показал, что статистически значимые отличия от контрольной группы отмечены только на последнем этапе общей экспозиции. Выявлено значительное снижение доли широкоэллиптических клеток и рост доли округлых клеток. Возможно, это связано именно с воздействием данной температуры и является одним из адаптационных механизмов к гипотермическому стрессу.

Заключение

Полученные результаты исследования эритроцитов лягушки *R. temporaria* демонстрируют значительные изменения в морфофункциональных показателях клеток при понижении физиологической активности организма и в ответ на холодовое воздействие. При этом выраженность ответного эффекта зависит от длительности гибернации, а соответственно, и функционального состояния организма. Подтверждена высокая вариабельность форм эритроцитов у лягушек и наличие зависимости соотношений эритроцитарных субпопуляций от физиологического состояния особи.

Библиография

- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Булахова Н. А. Экстремальные отрицательные температуры и потери массы сибирским углозубом (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae) // Доклады академии наук. 2016. Т. 468, № 5. С. 589–593.
- Берман Д. И., Булахова Н. А., Мещерякова Е. Н. Адаптивные стратегии бурых лягушек (Amphibia,

- Anura, Rana) в отношении зимних температур на севере Палеарктики // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 11. С. 1392–1403.
- Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организмов. Л.: Наука, 1977. 116 с.
- Жмакин А. И. Физические основы криобиологии // Успехи физических наук. 2008. Т. 178, № 3. С. 243–266.
- Иванов К. П. Жизнь при минимальных расходах энергии // Успехи физиологических наук. 2008. Т. 39, № 1. С. 42–54.
- Кухарева Т. А., Солдатов А. А. Функциональная морфология эритроидных элементов крови *Neogobius melanostomus* P. в процессе клеточной дифференцировки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2016. Т. 52, № 3. С. 233–238.
- Липунова Е. А., Скоркина М. Ю. Система красной крови: Сравнительная физиология: Монография. Белгород: Изд-во БелГУ, 2004. 216 с.
- Ляпков С. М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 22–44.
- Минеева О. В., Минеев А. К. Нарушения морфологии эритроцитов периферической крови озёрной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2010. № 2 (2). С. 664–667.
- Скоркина М. Ю., Зеленцова А. С. К методике оценки геометрических параметров эритроцитарной популяции у лягушек // Фундаментальные исследования. 2004. № 4. С. 100–101. URL: <https://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=5487> (дата обращения: 12.04.2026).
- Трошкина Н. А., Циркин В. И., Дворянский С. А. Эритроцит: строение и функции его мембраны // Вятский медицинский вестник. 2007. № 2 (3). С. 32–40.
- Чернявских С. Д., До Х. К., Во В. Т. Влияние температуры на морфометрические и физические показатели эритроцитов и полиморфо-ядерных лейкоцитов (*Carassius gibelio* (Bloch)) // Биология внутренних вод. 2018. № 1. С. 95–99.
- Четанов Н. А., Четанова Т. Ю. Некоторые морфологические особенности эритроцитов двух видов змей Нижнего Поволжья // Вестник ПГГПУ. 2021. Серия № 2. Физико-математические и естественные науки. С. 68–73.
- Kizhina A. G., Kalinina S. N., Uzenbaeva L. B., Panchenko D. V., Łapiński S., Ilyukha V. A., Pechorina E. F. & Fokina V. O. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in Rodentia species // Russian Journal of Theriology. 2020. Vol. 19 (2). P. 161–171.
- Roduit N. JMicroVision: Image analysis toolbox for measuring and quantifying components of high-definition images. Version 1.3.1. URL: <https://jmicrovision.github.io> (дата обращения: 05.04.2019).

MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF ERITHROCYTES OF *RANA TEMPORARIA* (AMPHIBIA, ANURA, RANA) DURING HYPOTHERMIA

FOMICHEVA
Elena Mikhailovna

PhD, Federal State Budgetary Educational Institution OF Higher Education Yaroslavl State University named after P.G. Demidov, 150000 Yaroslavl, Sovetskaya St., 14, fomalyona@bk.ru

EVDOKIMOV
Evgeny Georgievich

PhD, Federal State Budgetary Educational Institution OF Higher Education Yaroslavl State University named after P.G. Demidov, 150000 Yaroslavl, Sovetskaya St., 14, skrad200052@yandex.ru

USHAKOV
Vladislav Vladimirovich

Federal State Budgetary Educational Institution OF Higher Education Yaroslavl State University named after P.G. Demidov, 150000 Yaroslavl, Sovetskaya St., 14, vlad76_03@mail.ru

Key words:
frogs
erythrocytes
morphometric
parameters
hibernation
biological dormancy

Summary: The changes in the morphofunctional parameters of erythrocytes of *Rana temporaria* L. (Linnaeus, 1758) were studied during hibernation (low environmental temperature conditions, in the absence of light and food), as well as weekly temperature drops during different periods of hibernation. Based on the obtained data, a number of morphometric characteristics were calculated to assess the effect of a decrease in the functional activity of frogs on the gas transport function of erythrocytes. As the hibernation period increased, the dynamics of changes in red blood cell count relative to the initial data was observed: on the 33rd day of exposure, an increase in almost all parameters was observed, except for the cell shape indicator. On the 99th day of hibernation, maximum values of cell shape index and the specific surface area of erythrocytes were noted, with minimum values of the cell surface area, volume of cell and nucleus, and the nuclear-cytoplasmic ratio for the entire exposure. By the end of the exposure, a predominance of broadly elliptical cells was noted in the erythrocyte subpopulation, due to a decrease in the number of rounded cells. When exposed to low temperatures (+4 °C) for 7 days, there is a change in the morphometric parameters of peripheral blood erythrocytes. At the same time, the degree of change in erythrocyte parameters depends on the duration of the hibernation of individuals.

Received on: 27 March 2026

Published on: 26 June 2026

Reviewer: V. A. Ilyuha
N. A. Chetanov

References

- Berman D. I. Bulahova N. A. Mescheryakova E. N. Adaptive strategies of brown frogs (Amphibia, Anura, Rana) in relation to winter temperatures in the northern Palearctic, Zoologicheskii zhurnal. 2017. T. 96, No. 11. P. 1392–1403.
- Berman D. I. Mescheryakova E. N. Bulahova N. A. Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae), Doklady akademii nauk. 2016. T. 468, No. 5. P. 589–593.
- Chernyavskii S. D. Do H. K. Vo V. T. Effect of temperature on the morphometric and physical parameters of erythrocytes and polymorphonuclear leucocytes in *Carassius gibelio* (Bloch), Biologiya vnutrennih vod. 2018. No. 1. P. 95–99.
- Chetanov N. A. Chetanova T. Yu. Some morphological features of erythrocytes of two kinds of snakes of the Lower Volga Region, Vestnik PGGPU. 2021. Seriya No. 2. Fiziko-matematicheskie i estestvennye nauki. P. 68–73.
- Goldovskiy A. M. Fundamentals of the doctrine of the states of organisms. L.: Nauka, 1977. 116 p.
- Ivanov K. P. Life with minimum energy consumption, Uspehi fiziologicheskikh nauk. 2008. T. 39, No. 1. P.

42–54.

- Kizhina A. G., Kalinina S. N., Uzenbaeva L. B., Panchenko D. V., Łapiński S., Ilyukha V. A., Pechorina E. F. & Fokina V. O. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in Rodentia species, Russian Journal of Theriology. 2020. Vol. 19 (2). P. 161–171.
- Kuhareva T. A. Soldatov A. A. Functional morphology of blood erythroid cells in *Neogobius melanostomus* P. during cell differentiation, Zhurnal evolyucionnoy biohimii i fiziologii. 2016. T. 52, No. 3. P. 233–238.
- Lipunova E. A. Skorkina M. Yu. Red blood system: Comparative physiology: Monograph. Belgorod: Izd-vo BelGU, 2004. 216 p.
- Lyapkov S. M. Geographical variation and sexual differences of body length and age composition in *Rana temporaria*: the ontogenetic development and phenotypic trends, Principy ekologii. 2012. No. 2. P. 22–44.
- Mineeva O. V. Mineev A. K. Morphology defects in peripheral blood erythrocytes of lake frogs *Rana ridibunda* Pallas, 1771, Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. 2010. No. 2 (2). P. 664–667.
- Roduit N. JMicroVision: Image analysis toolbox for measuring and quantifying components of high-definition images. Version 1.3.1. URL: <https://jmicrovision.github.io> (data obrascheniya: 05.04.2019).
- Skorkina M. Yu. Zelencova A. S. On the methodology for estimating geometrical parameters of the erythrocyte population in frogs, Fundamental'nye issledovaniya. 2004. No. 4. P. 100–101. URL: <https://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=5487> (data obrascheniya: 12.04.2026).
- Troshkina N. A. Cirkin V. I. Dvoryanskiy S. A. Erythrocyte: structure and functions of its membrane, Vyatskiy medicinskiy vestnik. 2007. No. 2 (3). P. 32–40.
- Zhmakin A. I. Physical aspects of cryobiology, Uspehi fizicheskikh nauk. 2008. T. 178, No. 3. P. 243–266.



УДК 591.543.3:598.112.13

ВЛИЯНИЕ ВЕТРА НА АКТИВНОСТЬ УШАСТЫХ КРУГЛОГолоВОК (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) НА БАРХАНЕ САРЫКУМ

ЧЕРЛИН
Владимир Александрович

доктор биологических наук, Дагестанский государственный университет, 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 43-а, cherlin51@mail.ru

ЛАБАЗАНОВ
Ибрагим Махмудович

Дагестанский государственный университет, 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 43-а, ibralabz.0@bk.ru

Ключевые слова:
ушастая круглоголовка
скорость ветра
экология

Аннотация: В статье приведены результаты исследования влияния скорости ветра на экологию ушастых круглоголовков (*Phrynocephalus mystaceus*). Общепринятым считается тезис о том, что ветер угнетает активность ушастых круглоголовков. Однако наши исследования показали, что сама по себе скорость движения воздуха (ветер) мало сказывается на поведении и экологии этих ящериц. Намного сильнее на них оказывает влияние температура воздуха: если ветер прохладный или холодный, то круглоголовки уходят с поверхности; если ветер теплый, то круглоголовки на него не реагируют. Кроме того, наши измерения показали, что в одно и то же время скорость ветра на высоте 1.5–2.0 м (на уровне лица человека) примерно в 2.5–15 раз выше, чем на высоте 3 см над песком, где ветер оказывается очень слабым. Большое значение в реакциях ушастых круглоголовков на ветер могут играть также и мотивации, связанные с сезонными фазами жизненного цикла. Но эта тема требует специальной разработки.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 24 ноября 2025 года

Подписана к печати: 22 июня 2026 года

Рецензент: А. Г. Бакиев
К. Ю. Лотиев

Введение

Мы много десятков лет изучали экологию и термобиологию разных видов аридных ящериц. Большое место в этих исследованиях занимал один из самых массовых и заметных на территории юга бывшего СССР видов – ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*). Об этих ящерицах много написано в популярной и научной литературе. И мы опубликовали ряд статей, касающихся различных аспектов ее биологии (Черлин, Музыченко, 1983, 1988).

Но есть один аспект поведения ушастых круглоголовков, в описании которого наши

данные не сходятся с материалами многих авторов. Это касается активности ящериц в ветреную погоду.

Вот цитаты ряда авторов о влиянии ветра на поведение ушастых круглоголовков:

«При сильном ветре круглоголовки также не выходят на поверхность песка. Даже при ветре средней силы, за немногим исключением, они отсиживаются в норах» (Хонякина, 1962, стр. 146).

«Заметно влияют на активность этой ящерицы облачность и ветер. При слабом ветре количество активных ящериц резко снижается, а при умеренном – они исчезают полностью» (Богданов, 1962, стр. 80).

Во многих публикациях, описывающих биологию ушастых круглоголовок, также указано, что ветер подавляет активность этих ящериц. Но при этом ссылки даются на упомянутые выше работы.

Возможно, этот аспект не привлек бы нашего пристального внимания, если бы не коснулся напрямую тех термобиологических тем, которыми мы занимаемся. Мы обратились к нему потому, что последние семь лет мы изучали экологию ушастых круглоголовок на бархане Сарыкум в Дагестане. А там в разные сезоны года наблюдаются сильные и даже очень сильные ветры. Весной и особенно летом мы несколько раз имели возможность столкнуться с настоящими песчаными бурями на бархане Сарыкум. К сожалению, в то время у нас не было с собой приборов, позволяющих измерять скорость ветра, но налетающие шквалы представляли собой очень яркие события на бархане. Ветер сдувал с поверхности бархана массы

сухого песка (рисунок). Он в буквальном смысле слова сбивал с ног, валил на землю. Передвигаться возможно было только под углом примерно в 45°. Несущийся вдоль поверхности песок больно хлестал по рукам и лицам тех, кто оказывался в это время на бархане, забивал глаза, нос, рот и уши. Видимость внутри этой песчаной бури была всего несколько метров, и то сквозь коричневую пелену несущегося песка. Мы многократно работали на бархане в июне и июле во время таких песчаных бурь и изнутри них наблюдали это удивительное явление природы. Важно отметить, что температура воздуха в таких бурях, которые мы наблюдали, была около 28–30°, т. е. ветер был не холодный. Внизу, под барханом, на равнине, в это время ветер тоже был сильный, но он даже приблизительно не был похож на те турбулентные потоки, которые в это время бушевали наверху, на открытых песчаных пространствах ячеистых песков бархана.



Бархан во время сильного ветра. Июль 2019 г.
A sand dune during a strong wind. July, 2019

Вот одно из наших наблюдений в июле 2019 г. Утром, в 8:19, из норы вылез самец ушастой круглоголовки. Его нора на склоне находилась как раз в это время в мощном воздушном потоке песчаной бури. Над ней проносился песок, который не давал человеку выпрямиться и больно хлестал по лицу. Самец круглоголовки стоял у норы на вытянутых лапках, повернувшись головой к воздушному потоку с несущимся на него песком. Песок хлестал его по голове, но он никуда не уходил. Мы наблюдали за ним в течение примерно 20 минут, но он так и не ушел с поверхности, оставаясь стоять на та-

ком ветру. Подобные ситуации мы наблюдали неоднократно.

Кроме того, например, в разгар подобной песчаной бури, также в июле 2019 г., мы оказались на вершине бархана, где в обычное, «спокойное» время встречали большое количество взрослых ушастых круглоголовок. Поразительно было то, что количество ящериц, встреченных нами в этом «бешеном» несущем песок воздушном потоке в середине дня, было не намного меньше по сравнению с безветренным днем! Мало того, отловленные нами в это время круглоголовки имели температуры тела, вполне вписываю-

щиеся в обычный для безветренной погоды диапазон – 34–37°. Они бегали по поверхности прямо в этом несущемся воздушно-песчаном месиве. В результате у нас возникли сомнения в утверждении, что активность круглоголовков подавляется наличием ветра.

Материалы

На бархане Сарыкум мы вели стандартные экологические наблюдения и занимались изучением термобиологии ушастых круглоголовков с 2018 г., приезжая туда два раза в год – весной и осенью. Наблюдения, связанные с отношением активности круглоголовков к ветру, накапливались постепенно, в течение восьми лет.

Методы

В течение большей части этого срока мы не измеряли силу ветра, поскольку у нас не было для этого специальных приборов. Мы просто отмечали силу ветра по ощущениям (ветер слабый, средний, умеренный, сильный или очень сильный), причем исключительно на уровне лица (т. е. на высоте около 1.5–1.7 м). Наши описания силы ветра были такими же, как почти у всех авторов, которые упоминали в своих публикациях о связи активности круглоголовков с силой ветра.

Лишь в 2025 г. мы приобрели цифровой анемометр Digital Anemometer AR816⁺ компании AMTAST. С помощью него мы произвели несколько серий измерений скорости ветра на разных высотах над поверхностью песка и измерили силу ветра непосред-

ственно в местах, где жили круглоголовки, и во время, когда они были активны.

Измерение скорости ветра на бархане Сарыкум производить было не просто. Воздух там практически постоянно находился в движении, причем скорость этого движения была очень переменчива: ветер то почти пропадал, то становился сильнее, то возникали ощутимые его порывы. Поэтому цифры, отражающие скорость ветра на дисплее нашего чувствительного анемометра, постоянно и нерегулярно менялись от нуля до каких-либо максимальных значений. Но для наших целей нам не важно было измерять скорость ветра с очень большой точностью. Скорее всего, ящерицы, как и люди, как и любые другие животные, воспринимают лишь «грубую» оценку скорости ветра: штиль, слабый ветер, умеренный ветер, сильный ветер, очень сильный ветер (шторм, буря)... Поэтому, включив анемометр и повернув крыльчатку перпендикулярно направлению движения воздуха, мы ждали полминуты. В таблицу мы записывали максимальную скорость ветра, которую регистрировал прибор за это время. Этого значения было достаточно, чтобы представить преимущественный фон скорости ветра в данное время, в данном месте, на данной высоте над песком.

Результаты

Осенью 2025 г. мы произвели измерения скорости ветра в тех частях бархана, которые населены ушастыми круглоголовками (таблица). Эти измерения выявили некоторые важные для нас закономерности.

Скорость ветра на различной высоте над песком на бархане Сарыкум

Дата	Высота (м)	Скорость ветра (м/сек)
04.05.2025	1.5	4.0
	1.0	4.5
	0.5	2.4–2.9
	0.05	0.5–1.7
11.05.2025	2.0	8.7
	1.5	5.0–6.0
	1.0	4.5–5.5
	0.05	0.5–3.0
25.08.2025	1.5	6.8–7.1
	0.5	3.0
	0.05	1.5–3.0
02.09.2025	1.5	8.2
	0.05	0.8–1.0

Из данных таблицы видно, что скорости ветра на различных высотах в одно и то же время существенно различались. С приближением к почве движение воздуха сильно замедлялось. И если примерно на высоте лица человека (1.5–2.0 м) ветер мог ощущаться как умеренный, то у самой поверхности песка его скорость могла уменьшаться в зависимости от разных причин в 2.5–15 раз. Другими словами, восприятие силы ветра человеком и круглоголовками существенно различается. Это само по себе очень важно, потому что если в старых публикациях об экологии ушастых круглоголовок ветер характеризуется авторами, например, как «умеренный», то что это значило на уровне круглоголовок – не совсем понятно; скорее всего, ветер там был слабый.

Такое положение дел, видимо, можно отнести к тем ветрам, которые характеризуются как «слабые» и «до умеренного». Но если же мы говорим о тех самых «песчаных бурях», которые регулярно случаются весной и летом на бархане Сарыкум, то, по крайней мере на открытых пространствах, где часто встречаются круглоголовки, очень сильный ветер оказывался сильным и у самой поверхности песка тоже. Мы видели, как он с большой скоростью нес песок по поверхности, образуя хорошо видимые шлейфы над вершиной бархана (когда говорят – «бархан курится», см. рисунок). К сожалению, с начала 2025 г., когда мы получили анемометр для измерения скорости ветра, нам еще ни разу не удалось оказаться на бархане Сарыкум во время тех сильных песчаных бурь, о которых мы упоминали выше. И скорость ветра в них мы пока также по объективным причинам измерить не смогли. Но весной и осенью 2025 г. мы оказались на бархане во время сильного порывистого ветра, который был, правда, намного слабее, чем во время бури. В этот момент его скорость составляла порывами до 11.5 м/сек. Это значит, что при песчаной буре скорость ветра составляла не меньше 15–20 м/сек.

Кроме того, по имеющимся уже сейчас данным можно сказать, что указанная З. П. Хонякиной скорость ветра 2.8 м/сек на высоте 1.5 м (это на самом деле вообще не сильный ветер) на уровне земли превращалась в движение воздуха максимум в 1 м/сек, а скорее всего – и того меньше. В этом случае вызывает большое сомнение, что такой ветер мог стать для круглоголовок критичным и полностью подавлять их активность на поверхности. Тем более, если, по нашим на-

блюдениям, они были активны на вершинах гряд во время песчаной бури при ветре на высоте 1.5 м в 15 м/сек или даже выше.

Обсуждение

Мы ни в коем случае не подвергаем сомнению наблюдения З. П. Хонякиной и О. П. Богданова. Но объяснить расхождение материалов наших наблюдений с данными других авторов все-таки необходимо. По нашим представлениям, скорее всего, это связано с различиями в температурных условиях. Так, З. П. Хонякина пишет: «...26 апреля 1956 г. утром светило солнце, но вскоре все небо заволочило тучами. Скорость ветра на высоте 1,5 м достигала 1,9–2,8 метра в секунду (с 8–14 ч.), а температура песка была равна 14,5–28,0°. В этот день (мы пробыли на бархане до 19 ч.) круглоголовки не покинули нор. В то время как 20 октября 1957 г., при ясной и сравнительно тихой погоде, первые ящерицы стали выходить из нор при температуре песка в 17,4° и воздуха – 13,7°» (Хонякина, 1962, стр. 147). Когда и в каких условиях были произведены наблюдения, О. П. Богдановым в его публикации не указано совсем.

Из этих текстов ясно следует, что при пасмурной погоде и при ветре до 2.8 м/сек ящерицы не выходили из нор, скорее всего, не из-за ветра, а потому, что температура поверхности песка, а значит, и воздуха, была слишком низкой (14.5–28.0°), а ветер, как фактор движения воздуха, в данном случае, видимо, был не основной причиной, а лишь существенно усугублял недостаток тепла, сильно охлаждая тело ящериц.

Но и здесь не все однозначно. 15 сентября 2025 г. мы провели двухчасовой маршрут по бархану. При этом было солнце, но температура воздуха составляла всего 22–23°, ветер на высоте примерно 1.5–2.0 м был около 2.5–4.0 м/сек, температура поверхности песка поднималась примерно до 36–37°. В целом было солнечно, но достаточно прохладно и ветрено. И в этих не самых благоприятных, с нашей точки зрения, условиях за два часа маршрута мы отметили на поверхности 16 ушастых круглоголовок, из которых 9 были сеголетками. Некоторые ящерицы лежали у нор, некоторые торчали из нор головой или половиной тела, у некоторых из песка выглядывала только голова, а некоторые отходили от нор на метр и более. Но даже при таких низких температурах и ощущимом ветре круглоголовки на поверхности были, и их было немало!

В случае, когда мы наблюдали активность круглоголовков в песчаной буре в июле 2019 г., температура воздуха была не ниже 28–30°. Следовательно, сам по себе фактор ветра (движения воздуха) не оказывал подавляющего действия на активность ушастых круглоголовков. Теплый ветер не мешал им нагреваться с помощью инсоляции по крайней мере до нижнего уровня температуры тела при полной активности (примерно 32–34°).

Кроме того, неактивность ящериц весной при прохладных температурах внешней среды и их активность осенью при еще более низких температурах, описанные З. П. Хонякиной, говорят о том, что существуют еще дополнительные факторы, которые мы пока не учитываем. Наиболее вероятно, что одним из таких факторов может являться комплекс того, что можно было бы назвать «мотивацией». Это пока неразработанная область, но, видимо, мотивация выйти осенью (может быть, это необходимость наесться перед зимовкой или что-то еще) была сильнее, чем весной...

Таким образом, имеющиеся сейчас данные говорят о том, что, скорее всего, активность ушастых круглоголовков подавляется не просто ветром как фактором движения воздуха, а прохладным ветром. К самому ветру, как к движению воздуха, они, видимо, далеко не так сильно восприимчивы, как об этом писали некоторые авторы.

Но и здесь, видимо, не все так просто. Так, 2 сентября 2025 г. мы обследовали большой участок открытых песков на северо-восточной оконечности бархана. Небо было ясное, температура воздуха у почвы составляла около 32–36°, температура поверхности песка на солнце ~47°. Ветер при этом был порывистый и временами достаточно сильный: на высоте 1.5 м в котловинке – 2.4–6.1 м/сек, а на гребне обширной открытой песчаной гряды порывы ветра доходили до 11.5 м/сек.

Хотя по температурным условиям круглоголовки вполне могли бы быть активны, за все время маршрута мы не обнаружили на поверхности ни одной ящерицы. В этом случае можно предположить, что активность ящериц действительно могла быть подавлена достаточно сильным ветром. Хотя в этом случае, похоже, есть еще один фактор, который нам пока сложно доказать. Дело в том, что этот маршрут оказался для нас самих довольно тяжелым. Несмотря на то, что температура воздуха не была очень высокой, было ощущение очень мощного солнечного

излучения. Еще предыдущим днем метеорологические службы предупреждали, что 2–3 сентября Земли должно было достичь облако солнечной плазмы, выброшенное несколько дней назад с Солнца в результате очень мощной вспышки. Ощущение критического избытка инсоляции даже для человека было настолько сильным, что, выйдя на маршрут, мы сразу предположили, что если ящерицы выйдут сейчас из нор на поверхность, то они просто «сгорят»... Другими словами, мы предположили, что ящериц на поверхности не будет, и с ветром это уже не будет связано. Мало того, мы сами, несмотря на некритично высокую температуру воздуха, получили перегрев организма с соответствующими неприятными физиологическими последствиями, чего не бывало и при существенно более высоких температурах воздуха. Таким образом, можно достаточно обоснованно предположить, что отсутствие ящериц на поверхности в этот ветреный день было совершенно объяснимо и не связано с фактором ветра.

Но есть еще некоторые важные обстоятельства, которые стоит учитывать. Дело в том, что с верхней («горячей») частью диапазона температур тела при полной активности ситуация более или менее изучена и поведение ящериц при высоких температурах тела достаточно понятны (Коросов, Ганюшина, 2021). А вот с нижней («холодной») частью диапазона температур полной активности ситуация иная – здесь поведение ящериц пока изучено очень недостаточно и малопредсказуемо. Описанные З. П. Хонякиной случаи, т. е. встречи ушастых круглоголовков весной и осенью (Хонякина, 1962), касаются именно низких температур почвы и воздуха (в частности, диапазона 13–17°). По результатам наших исследований, можно предполагать, что в мотивации их поведения вполне могут включаться такие важные факторы, как соотношение температур почвы на поверхности и в убежищах. Но ни этих данных, ни материалов о температурах тела круглоголовков в указанные периоды, ни материалов об их поведении в это время в цитированных нами статьях нет. Поэтому никакая целостная картина их поведения, тем более в связи с ветром, который на самом деле был не такой уж сильный (2.8 м/сек на высоте 1.5 м), по данным Хонякиной, к сожалению, пока не может сложиться. Но эту ситуацию нельзя рассматривать как «дефект» работы авторов 60-х годов прошлого века. Просто в те годы многие механизмы

связи активности рептилий с температурами внешней среды и тела животных еще совсем не были разработаны, и они не могли знать, какие факторы следовало бы учитывать и указывать в своих публикациях.

Кроме того, большое значение в реакциях ушастых круглоголовок на ветер могут играть также и мотивации, связанные с сезонными фазами жизненного цикла. Такими мотивациями весной могут быть, например, необходимость интенсивного питания для восстановления и накопления энергетических запасов после их уменьшения в период зимней спячки, для оперативной энергетической поддержки организма в период половой активности, а также необходимость получения времени для поиска половых партнеров, спаривания, охраны территории и гарема самцами; летом – необходимость активного питания для успешного протекания беременности у самок и восстановительного периода у самцов; осенью – питание для накопления энергетических запасов на зимовку и т. п. Сравнительная сила таких мотиваций пока совершенно не изучена. Можно предположить, что подобные или другие мотивации могут иногда выгонять ящериц из убежищ даже в не очень подходящие климатические условия или иногда приту-

пляют нежелание выходить на поверхность во время ветра.

Заключение

Таким образом, совершенно очевидно, что вопрос о связи активности ушастых круглоголовок с силой ветра на самом деле намного комплекснее, чем простое «неприятие» ими ветра. Более всего активность круглоголовок зависит от температурных условий. Если температура воздуха достаточно низкая, то даже небольшой ветер может усилить его охлаждающий эффект, что безусловно будет угнетать активность круглоголовок. Если температура воздуха высокая (27–28° или выше), то ветер не так сильно охлаждает тело ящериц, и их активность практически не снижается. Более всего активность круглоголовок зависит от температурных условий. И в этой связи говорить о том, что при ветре круглоголовки уходят с поверхности в убежища, – слишком сильное упрощение, не отражающее реального положения дел.

Большое значение в регуляции активности круглоголовок имеют также мотивации, связанные с сезонными фазами жизненного цикла. Но этот аспект биологии круглоголовок требует отдельного специального изучения.

Библиография

- Богданов О. П. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН Туркменской ССР, 1962. 235 с.
- Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Максимальная температура тела как параметр терморегуляции рептилий: опыт статистической оценки на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 3. С. 307–316.
- Хонякина З. П. Сезонная и суточная активность ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) в районе Кумторкалы Дагестанской АССР // Ученые записки Дагестанского государственного университета. Биологические науки (зоология, паразитология и физиология). 1962. Т. XI. С. 133–154.
- Черлин В. А., Музыченко И. В. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в Каракумах // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, № 6. С. 897–908.
- Черлин В. А., Музыченко И. В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоологический журнал. 1988. Т. 67, № 3. С. 406–416.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность заместителю директора по науке Государственного природного заповедника «Дагестанский» Гаджибеку Сефибековичу Джамирзоеву за помощь в организации работы на бархане Сарыкум, а также заведующей кафедрой зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета Людмиле Фейзулаевне Мазановой за информационную и научную поддержку нашей работы. Кроме того, наша благодарность Игорю Леонидовичу Окштейну, который все время нашей работы на бархане параллельно с нами вел подробные наблюдения за поведением этих ящериц.

THE EFFECT OF WIND ON THE ACTIVITY OF TOAD-HEADED AGAMAS (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) ON THE SARYKUM DUNE

CHERLIN
Vladimir Alexandrovich

*DSc, Dagestan State University, 43-a M. Gadzhiyev str., Makhachkala,
Republic of Dagestan, 367000 Russia, cherlin51@mail.ru*

LABAZANOV
Ibragim Makhmudovich

*Dagestan State University, 43-a M. Gadzhiyev str., Makhachkala,
Republic of Dagestan, 367000 Russia, ibralabz.0@bk.ru*

Key words:
toad-headed agama
wind speed
ecology

Summary: The article presents the results of a study of the effect of wind speed on the ecology of toad-headed agamas (*Phrynocephalus mystaceus*). It is generally accepted that the wind inhibits the activity of toad-headed agamas. But our research has shown that the speed of air movement (wind) alone has little effect on the behavior and ecology of these lizards. They are much more strongly influenced by the air temperature: if the wind is cool or even cold, the toad-headed agamas leave the surface; if the wind is warm, they do not react to it. In addition, our measurements showed that at the same time, the wind speed at an altitude of 1.5–2.0 m (approximately at the level of a person's face) is about 2.5–15 times higher than at an altitude of 3 cm above the sand, where the wind is very weak. Motivations related to the seasonal phases of the life cycle can also play a major role in the reactions of toad-headed agamas to the wind. But this topic requires special development.

Reviewer: A. G. Bakiev
K. Y. Lotiev

Received on: 24 November 2025

Published on: 22 June 2026

References

- Bogdanov O. P. Reptiles of Turkmenia. Ashhabad: Izd-vo AN Turkmenskoy SSR, 1962. 235 p.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Seasonal variability of thermobiological characters in some arid lizards, Zoologicheskiy zhurnal. 1988. T. 67, No. 3. P. 406–416.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Thermobiology and ecology of *Eremias grammica*, *Phrynocephalus mystaceus* and *Ph. interscapularis* in Karakum in summer, Zoologicheskiy zhurnal. 1983. T. 62, No. 6. P. 897–908.
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. Maximum body temperature as a parameter of thermoregulation in reptiles: experience from a statistical evaluation using the common adder (*Vipera berus*) as an example, Zoologicheskiy zhurnal. 2021. T. 100, No. 3. P. 307–316.
- Seasonal and daily activity of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) in the Kumtorkala region of the Dagestan ASSR, Uchenye zapiski Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskie nauki (zoologiya, parazitologiya i fiziologiya). 1962. T. XI. P. 133–154.



УДК 502.131.1(1-751.2)(470.22)

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЛАДОЖСКИЕ ШХЕРЫ» КАК ИНСТРУМЕНТ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

КУТУКОВА
Елена Сергеевна

кандидат экономических наук, ФГБУ «Национальный парк «Ладожские шхеры», 186790, г. Сортавала, ул. Вяйнемаянена, д. 6, пом. 1А, oopt@parkladoga.ru

МАНДРЫКА
Ольга Николаевна

кандидат биологических наук, Российский государственный гидрометеорологический университет, 192007, г. Санкт-Петербург, ул. Воронежская, д. 79, omandryka@yandex.ru

ГЛУШКОВСКАЯ
Наталья Борисовна

Российский государственный гидрометеорологический университет, 192007, г. Санкт-Петербург, ул. Воронежская, д. 79, glushka@mail.ru

МУХИН
Иван Андреевич

кандидат биологических наук, Российский государственный гидрометеорологический университет, 192007, г. Санкт-Петербург, ул. Воронежская, д. 79, periphyton35@gmail.com

Ключевые слова:
национальный парк
нормативно-правовое
регулирование

Аннотация: Письмо в редакцию обосновывает необходимость корректировки структуры национального парка для повышения его природоохранного потенциала.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 01 апреля 2026 года

Подписана к печати: 7 июня 2026 года

Введение

Вскоре после создания Национального парка «Ладожские шхеры» в декабре 2017 г. (Постановление..., 2017), в Федеральный закон «Об особо охраняемых природных территориях» (ООПТ) были внесены изменения, понижающие статус целого ряда государственных природных заповедников до национальных парков (Федеральный закон..., 2018). Из наиболее известных приведем Тебердинский государственный природный биосферный заповедник, государственный природный заповедник «Столбы», государственный природный биосферный заповедник «Командорский». Проведение новаций мотивировалось тем, что на заповедных территориях давно ведется активная рекреационная деятельность и, кроме того, уже имеются различные постройки.

Интерес бизнеса к строительству на землях ООПТ камуфлировался заботой о местном населении: возведением школ, больниц и других социальных структур. На деле большие площади стали использоваться в коммерческих целях и заполнились элитными базами отдыха, отелями, фитнес-центрами с аквапарками. Печальным тому примером является сильно разросшийся поселок Лесное в границах национального парка «Куршская коса», где тянувшимися до самой воды заборами практически перекрыт выход к Куршскому заливу. Касательно Командорских островов, то за радением о благополучии коренных народов, добывающих рыбу и морского зверя для собственных нужд, явно стоят совсем другие интересы. О полноценной работе биосферных полигонов теперь не идет и речи.

В декабре 2025 г. Правительством РФ был представлен в Государственную Думу проект федерального закона (Проект ФЗ..., 2025), касающегося внесения изменений в Федеральный закон «Об особо охраняемых природных территориях», и отдельные законодательные акты РФ. Совершенно очевидно, что принятие законопроекта в первоначальной редакции создает угрозу масштабного изъятия из состава любых категорий ООПТ земельных участков для хозяйственного использования, нанося невосполнимый вред целым природным комплексам. Несмотря на то что 18 марта 2026 г. Госдума приняла в первом чтении соответствующие поправки в закон об ООПТ, сообщество видных ученых и деятелей природоохранных структур продолжает работу по его корректировке. Есть надежда, что обращения и конструктивные предложения компетентных специалистов позволят предотвратить очевидные риски для всей системы ООПТ нашей страны.

В этих непростых условиях для многих национальных парков, в т. ч. и для «Ладожских шхер», обостряется необходимость выполнения их приоритетной задачи – сохранения природных экосистем. К счастью, нормативно-правовая база, регламентирующая деятельность Национального парка, позволяет не только смягчить ситуацию, но и повысить его природоохранный потенциал. Опираясь на то, что Севильской стратегией для биосферных резерватов 1995 г. (Севильская стратегия..., 2025) предусмотрено наличие «ядра» нетронутой природы, руководство «Ладожских шхер» приняло решение организовать на его территории микрорезерват строгого заповедования. Заметим, что в отличие от заповедника, создание такого «ядра» в национальном парке не является неотъемлемым условием его существования, но и не исключает подобного устройства.

Учеными РГГМУ разных специальностей начато обследование территории площадью около 4000 га в районе залива Марьялахти. Вместе с наземным участком работы ведутся в устьях ручьев и прибрежной полосе. Выбранную территорию уже сейчас можно определенно рекомендовать для организации микрорезервата в соответствии с Севильской стратегией. В пользу этого говорит, во-первых, сам ландшафт, обеспечивающий доступ к воде позвоночных животных и поэтому гарантирующий высокое биоразнообразие в этой группе. Вторая особенность

– это встречаемость в больших количествах краснокнижного вида двустворчатого моллюска – Европейской жемчужницы, *Margaritifera margaritifera* (Аннотированный перечень..., 2008), тесно связанного с популяцией атлантического лосося. В этом случае помимо сохранения биоразнообразия будет достигнута задача охраны лососевых водотоков. И, наконец, богатство лишенофлоры, характерной для биологически ценных лесов Северо-Запада (Приказ..., 2020), позволяет ожидать находки редких видов при проведении дальнейших исследований.

После того как территория микрорезервата будет изолирована от посещения посторонними, на ней начнется проведение учета крупных позвоночных с помощью фотоловушек, а также другие исследования, необходимые для сохранения биоразнообразия растительного и животного мира. В дальнейшем функции «ядра» расширятся, приводя к восполнению численности биоты близлежащих экосистем. Важную роль в этом процессе сыграют обширные заповедные зоны Нацпарка, определенные в нем по уставу. Таким образом, небольшие структурные изменения в рамках Национального парка «Ладожские шхеры» не только повлекут за собой повышение биоразнообразия внутри «ядра», но также приведут к устойчивому развитию всей его территории.

К сожалению, предлагаемый путь устойчивого развития сталкивается как с территориальными, так и административными ограничениями. Дело в том, что Ладожское озеро разделено между двумя субъектами РФ – Республикой Карелия и Ленинградской областью. Если руководством «Ладожских шхер» было принято экологически дружественное решение, то нельзя сказать, что власти Ленобласти столь же рьяно относятся к вопросам охраны окружающей среды и экологической безопасности. Утверждение проекта и начало строительства КПО «Рахья» мощностью 300 тысяч тонн на заболоченной территории вблизи берега Ладоги (Ткачев, 2025) являются не чем иным, как экологическим преступлением. Не вызывает сомнения, что фильтрат с мусорного полигона отравит не только огромные массы ладожской воды, но также и Неву, источник питьевого водоснабжения Санкт-Петербурга. Стоит еще раз задуматься о благополучии и экологической безопасности Балтийско-Ладожской водной системы в целом.

Библиография

- Аннотированный перечень редких и находящихся под угрозой исчезновения видов беспозвоночных животных, особо охраняемых в пределах России // Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Часть 2. Беспозвоночные животные (Бюллетень Красной книги, 2/2004 (2008)) / Отв. ред. В. Е. Присяжнюк. М.: Лаб. Красной книги ВНИИ охраны природы, 2004 (2008). С. 94.
- Постановление Правительства Российской Федерации от 28.12.2017 № 1684 «О создании национального парка Ладожские шхеры» . URL: https://parkladoga.ru/upload/iblock/0ae/d6bozaef8otcnumconzxb527hs2m5rtr/P_1684_28_12_2017-O-sozdanii-natsionalnogo-parka-ladozhskie-shkhery.pdf (дата обращения: 27.02.2026).
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Республики Карелия от 14 сентября 2020 года № 1590 «О перечнях редких и находящихся под угрозой исчезновения объектов растительного и животного мира на территории Республики Карелия» (с изменениями на 24 декабря 2020 года) . URL: <https://docs.cntd.ru/document/407085578/titles/3M12JH7> (дата обращения: 27.02.2026).
- Проект федерального закона от 12 декабря 2025 года № 1096223-8 «О внесении изменений в Федеральный закон "Об особо охраняемых природных территориях" и отдельные законодательные акты РФ» URL: <https://sozd.duma.gov.ru/bill/1096223-8> (дата обращения: 19.03.2026).
- Севильская стратегия для биосферных резерватов // Центр охраны дикой природы. URL: <https://biodiversity.ru/programs/management/doc/sevstrategy/ss-p1.html> (дата обращения: 01.11.2025).
- Ткачев А. Н. О строительстве мусороперерабатывающего завода (КПО «Рахья») на побережье Ладожского озера // Принципы экологии. 2025. № 3. С. 112–113. DOI: 10.15393/j1.art.2025.16542. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=16542&ysclid=mpnyil8wpk862309690> (дата обращения: 03.04.2026).
- Федеральный закон от 3 августа 2018 года № 321-ФЗ «О внесении изменений в Федеральный закон "Об особо охраняемых природных территориях" и отдельные законодательные акты Российской Федерации» . URL: <http://static.kremlin.ru/media/acts/files/0001201808030098.pdf> (дата обращения: 27.02.2026).

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CAPACITY OF THE LADOGA SKERRIES NATIONAL PARK AS A TOOL FOR SUSTAINABLE DEVELOPMENT

KUTUKOVA
Elena Sergeevna

PhD, FGBU «Ladoga Skerries National Park», Russia, Sortavala, Republic of Karelia, Vyainemyainena str., 6, room 1A, 186790, oopt@parkladoga.ru

MANDRYKA
Olga Nikolaevna

PhD, Russian State Hydrometeorological University, 79, Voronezhskaya St., Saint-Petersburg, 192007, Russia, omandryka@yandex.ru

GLUSHKOVSKAYA
Natalya Borisovna

Russian State Hydrometeorological University, 79, Voronezhskaya St., St. Petersburg, 192007, Russia, glushka@mail.ru

MUKHIN
Ivan Andreevich

PhD Biology, Russian State Hydrometeorological University, 79, Voronezhskaya St., St. Petersburg, 192007, Russia, periphyton35@gmail.com

Received on: 01 April 2026

Published on: 07 June 2026

References

- An annotated list of rare and endangered species of invertebrates, specially protected within Russia, Krasnyy spisok osobo ohranyaemyh redkih i nahodyaschihsya pod ugrozoy ischeznoveniya zhivotnyh i rasteniy. (2-y vypusk). Chast' 2. Bespozvonochnye zhivotnye (Byulleten' Krasnoy knigi, 2/2004 (2008)), Otv. red. V. E. Prisyazhnyuk. M.: Lab. Krasnoy knigi VNII ohrany prirody, 2004 (2008). P. 94.
- Decree of the Government of the Russian Federation dated December 28, 2017. No 1684 «On the Establishment of the Ladoga Skerries National Park». URL: https://parkladoga.ru/upload/iblock/0ae/d6bozaef8otcnumconzxb527hs2m5rtr/P_1684_28_12_2017-O-sozdani-natsionalnogo-parka-Ladozhskie-shkhery.pdf (data obrascheniya: 27.02.2026).
- Draft Federal Law No 1096223-8 On Amendments to the Federal Law on Specially Protected Natural Territories and Certain Legislative Acts of the Russian Federation URL: <https://sozd.duma.gov.ru/bill/1096223-8> (data obrascheniya: 19.03.2026).
- Federal Law No 321-FZ of August 3, 2018 «On Amendments to the Federal Law on Specially Protected Natural Territories and Certain Legislative Acts of the Russian Federation». URL: <http://static.kremlin.ru/media/acts/files/0001201808030098.pdf> (data obrascheniya: 27.02.2026).
- Order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Republic of Karelia dated September 14, 2020, No 1590 «On the Lists of Rare and Endangered flora and Fauna in the Territory of the Republic of Karelia» (as amended on December 24, 2020). URL: <https://docs.cntd.ru/document/407085578/titles/3M12JH7> (data obrascheniya: 27.02.2026).
- The Seville Strategy for Biosphere Reserves, Centr ohrany dikoy prirody. URL: <https://biodiversity.ru/programs/management/doc/sevstrategy/ss-p1.html> (data obrascheniya: 01.11.2025).
- Tkachev A. N. About the construction of a waste recycling plant (KPO «Rakhya») on the coast of Lake Ladoga, Principy ekologii. 2025. No. 3. P. 112–113. DOI: 10.15393/j1.art.2025.16542. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=16542&ysclid=mpnyil8wpk862309690> (data obrascheniya: 03.04.2026).