



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 3 (57). Сентябрь, 2025

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
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. Gugołek
В. К. Шитиков
А. В. Сонина

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
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>





Содержание № 3. 2025

От редакции

Потери

3

Аналитический обзор

Черлин В. А.

Приспособления разных эктотермных животных к глобальным изменениям климата

4 – 39

Оригинальные исследования

Калинкина Н. М.,
Теканова Е. В.

Оценка многолетних изменений количественных показателей фитопланктона в Петрозаводской губе Онежского озера

40 – 54

Платонова Е. Ю.,
Голубев Д. А.,
Земская Н. В.,
Тимушева Н. С.,
Пакшина Н. Р.,
Михайлова Д. В.,
Патов С. А.,
Шапошников М. В.,
Москалев А. А.

*Комплексное исследование адаптогенного и инсектицидного потенциала экстракта листьев аронии Мичуринса (*xSorbaronia mitschurinii*) на модели *Drosophila melanogaster**

55 – 80

Рожкова-Тимишина И. О.,
Павлов М. В.,
Шепелева Л. Ф.

Биолого-экологическая структура и динамика продуктивности луговых сообществ южной части Сахалина

81 – 93

Романова Е. Б.,
Нечупей Е. Ю.,
Горелов Р. А.,
Бакиев А. Г

*Цитометрические параметры и морфологические аномалии эритроцитов средиземноморской черепахи Никольского *Testudo graeca nikolskii Chkhikvadze et Tuniyev, 1986 (Testudinidae, Reptilia)* при заражении гемогрегаринами*

94 – 105

Синопсис

Баканев С. В.

Оценка водных биоресурсов при недостатке данных в среде R

106 – 108

Письма в редакцию

Пономарева А. В.

*Местообитание гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) на севере Карелии*

109 – 111

Ткачев А. Н.

О строительстве мусороперерабатывающего завода (КПО «Рахья») на побережье Ладожского озера

112 – 113

Выпуск № 3

От редакции

ПОТЕРИ

Уважаемые коллеги!

Стяжелым сердцем и глубокой печалью сообщаем, что 25.09.2025 г. на 90-м году ушел из жизни член Редакционного совета журнала, выдающийся эколог и зоолог Эрнест Викторович Ивантер.

Именно он был инициатором создания электронного журнала по экологии на базе кафедры зоологии и экологии Петрозаводского госуниверситета. И при создании, и во время работы журнала он высказывал много ценных предложений по идеологии и оформлению издания. Эрнест Викторович за 30 лет руководства кафедрой зоологии и экологии воспитал несколько поколений биологов, которые сейчас определяют состояние экологической науки в Карелии и за ее пределами. Редколлегия нашего журнала наполовину состоит из учеников Э. В. Ивантера. Яркий, энергичный, энциклопедически образованный человек, Эрнест Викторович в своих лекциях и многочисленных публикациях стремился поднять академическую дисциплину экологию до уровня созидательной силы, касалось ли дело охраны животного и растительного мира, рыбного хозяйства, водных или лесных ресурсов. До последних своих дней он сохранял живость ума и высокий творческий потенциал, регулярно присыпал рукописи в наш журнал.

Мы потеряли учителя. Наука потеряла большого ученого.

Светлая память!

Редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»



УДК 502/504:574.24:591.1:592:597/599:598

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАЗНЫХ ЭКТОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ К ГЛОБАЛЬНЫМ ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА

ЧЕРЛИН

Владимир Александрович

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

Ключевые слова:
беспозвоночные
 позвоночные
рептилии
термобиология
терморезистент-
ность
эктотермные живот-
ные
глобальное потепле-
ние

Аннотация: В статье анализируются данные о термобиологических характеристиках активности и тепловой выносливости у беспозвоночных и позвоночных животных, о связи между этими группами показателей и об их возможном значении в адаптациях к глобальным изменениям климата. У животных, которые слабо регулируют температуру тела (многие беспозвоночные, особенно малоподвижные и сидячие, и низшие хордовые), термобиологические характеристики активности (подвижности, если она есть) и показатели терморезистентности клеток, тканей или организма в целом очень тесно связаны с температурными условиями внешней среды. Такие животные безальтернативно оказываются в условиях с меняющимися температурами и, чтобы выжить, адаптируются к ним биохимическими или физиологическими способами. У свободно передвигающихся животных, которые с помощью поведенческих реакций активно регулируют температуру тела, более или менее успешно удерживая ее в физиологически необходимых границах (многие насекомые, позвоночные – некоторые амфибии, все рептилии и теплокровные), термобиологические характеристики активности связаны с тепловыми характеристиками внешней среды намного слабее, потому что поведенческие регуляторные механизмы нивелируют взаимодействие между ними. За счет разнообразных механизмов модификации пространственно-временной структуры активности эти животные могут эффективно сохранять достаточно узкие параметры термального гомеостаза в очень широком спектре внешних температурных условий. У таких животных даже глобальные изменения климата могут неоднозначно влиять на их адаптивные возможности. Таким образом, проблема влияния глобального потепления не имеет простого решения, поскольку многие физиологические свойства и реакции различных организмов, связанные с температурой, не всегда несут однозначную адаптивную нагрузку. Для разрешения этих проблем можно сформулировать ряд важных вопросов, которые требуют ответов. Каким образом при потеплении климата отбор может отсеять менее термофильные виды рептилий, если они разнообразными поведенческими приемами нивелируют влияние температурных условий на организм, эффективно сохраняя в относительном постоянстве характеристики термального гомеостаза в широком спектре внешних условий? Имеют ли какое-то значение в адаптации к потеплению климата такие вроде бы важные свойства, как термобиологические характеристики активности и тепловая резистентность для животных с хорошо развитой поведенческой терморегуляцией? А если это для них важно, то по каким причинам и как это может работать? Ответы на эти вопросы еще только предстоит найти.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: К. Ю. Лотиев

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 22 июня 2025 года

Подписана к печати: 29 сентября 2025 года

Введение

Работая над данным материалом и не претендуя на полноту и всеобщность формулировок, мы были вынуждены четко определиться с употреблением некоторых часто используемых и принципиально важных для данного обсуждения понятий.

Термины «животные» и «организм» мы определим не для всеобщего применения в любых случаях, а для использования в том объеме и с такой стороны, которые важны именно при рассмотрении темы данной статьи.

Живое существо – относительно обособленная сложная функциональная система, противодействующая росту энтропии, живая элементарная единица биологического вида, осуществляющая упорядоченный, внутренне скоординированный энергетический, вещественный и информационный обмен с внешней средой как некое единое целое, способная различными путями в большей или меньшей мере поддерживать параметры внутреннего гомеостаза за счет поведения, физиологических и других внутренних компенсаторных и регуляторных реакций, размножаться с передачей наследственной информации, обеспечивать и защищать индивидуальную жизнеспособность, видовую и другую групповую идентичность. Живыми существами являются и животные, и растения.

Животное – живое существо, способное питаться только готовыми органическими соединениями.

Организм – 1) аналог понятия «живое существо»; 2) «морфофизиологическое ядро» живого существа, т.е. его тело, реагирующее на изменения окружающей среды как единое целое поддерживанием в более или менее узких границах параметров гомеостаза биохимическими и физиологическими способами. Оба эти определения будут использоваться нами в том или ином смысле, применительно к контексту.

Адаптация (приспособление) организма к определенным условиям внешней среды – это процесс оптимизации необходимых и достаточных, энергетических и вещественных затрат, который благодаря комплексу поведенческих, биохимических, физиологических и морфологических регуляторных реакций обеспечивает поддержание необходимых параметров гомеостаза, благополучную и конкурентоспособную жизнедея-

тельность особей и популяций, процветание вида в различных условиях внешней среды (по: Черлин, 2015).

Регуляторные реакции – биохимические, физиологические, поведенческие или реакции организма, направленные на сохранение оптимальных параметров гомеостаза, режимов метаболизма и других его функций в меняющихся условиях внешней среды.

Компенсаторные реакции (приспособления) – реакции организмов на повреждения, при которых органы и системы, непосредственно не пострадавшие от действия повреждающего фактора, выполняют функции поврежденных структур путем заместительной гиперфункции или качественно измененной функции (по: Ветеринарный..., 1981).

В последнее время очень популярным направлением биологических исследований стало изучение возможностей и перспектив адаптации различных животных к условиям глобально меняющегося климата Земли. Особенно остро эта тема касается температурных условий внешней среды, которые непосредственно и опосредованно (Wild et al., 2025), жестко и безоговорочно влияют на все стороны жизнедеятельности любого организма. Принимая во внимание такие концепции, как глобальное потепление климата, которое в ряде случаев и мест на Земле по прогнозам некоторых ученых может в перспективе привести к глобальному и фатальному похолоданию (Wood, 2008; Kerr, 2008; Сапунов, 2010; Кароль, Киселев, 2013; Серхенов и др., 2024; и др.), такие исследования приобретают большую значимость и прогностическую важность.

Терминология, касающаяся общих направлений адаптации животных к тепловому фактору (животные холодно- и теплокровные, экто-, экзо- и эндотермные, пойкило- и гомойотермные, бради- и тахиметаболические, псилотермные и хамилотермные), достаточно подробно рассмотрена нами в недавней публикации (Черлин, 2025).

Аналитический обзор

Общие направления адаптации животных к изменениям климата

Обратимся к проблеме адаптации животных к изменениям климата. Познакомившись с публикациями на темы, связанные с глобальными изменениями климата, и учитывая то, что мы сами уже много десятилетий занимались изучением термобиологии, принципов регуляции температуры тела у пресмыкающихся, а также проделав анализ

имеющихся в научной литературе данных на эти темы у других групп животных, нам стало очевидно, что проблемы адаптации разных групп животных к глобальным изменениям климата в подавляющем большинстве случаются по крайней мере одной важной некорректностью: в этих исследованиях смешиваются два контрастно различающихся механизма реагирования на климатические изменения.

1. *Биохимические и физиологические реакции, которые позволяют организму приспосабливаться к изменениям внешних климатических параметров, компенсируя их эффекты и позволяя таким образом со-*

хранять необходимые параметры гомеостаза.

Этот тип реакций на изменения температурных условий в основном присущ и является ведущим у большого количества беспозвоночных или низших хордовых. Членистоногие – в подавляющем большинстве достаточно подвижные животные. Они могут и часто регулируют поведенческим путем температуру своего тела. Так, с помощью современных технических средств удалось получить графики динамики температуры тела у перелетной саранчи *Locusta migratoria* (рис. 1).

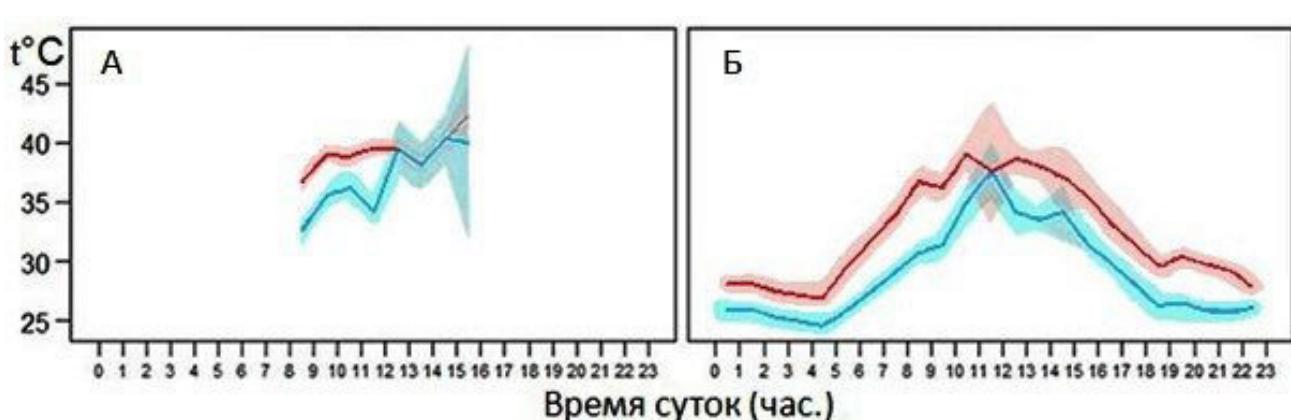


Рис. 1. Суточный ход температуры тела саранчи (красный график) и температуры поверхности почвы (голубой график) (Li et al., 2023). А – местность Даган (Dagang), Б – местность Дунъин (Dongying). Закрашенные голубым и розовым цветом области – доверительный интервал (стандартная ошибка). Сходство формы графиков температуры тела и поверхности почвы говорит не о зависимости температуры тела от температуры почвы (насекомые не так много времени проводят на почве и к тому же их туловище приподнято над почвой на лапках), а то, что и на насекомых, и на почву одинаково действуют солнечное излучение и температура воздуха

Fig. 1. Diurnal variation of locust body temperature (red graph) and soil surface temperature (blue graph) (Li et al., 2023). A – Dagang locality, B – Dongying locality. Blue and pink shaded areas are confidence intervals (standard error). The similarity in the shape of the graphs of body and soil surface temperatures does not indicate the dependence of body temperature on soil temperature (locusts do not spend much time on the soil and, moreover, their body is raised above the soil on their paws), but the fact that both – insects and soil – are equally affected by solar radiation and air temperature

Эти материалы подтверждают данные И. Д. Стрельникова, который еще в первой половине XX в. показал, что перелетная саранча *Locusta migratoria* осуществляет эффективную поведенческую регуляцию температуры тела, поднимаясь утром на верхушки травянистых растений и согреваясь на солнце примерно до 40°, обеспечивая таким образом реализацию важнейших физиологических функций – активного питания и переваривания большого количества корма, быстрого роста и развития, интенсивной двигательной активности, сбора в кулиги и перелетов на большие расстояния и т.п. (Стрельников, 1934, 1935). Также им была описана

эффективная поведенческая терморегуляция у жука-чернотелки *Stenodes caspius* (Стрельников, 1934) и у некоторых других насекомых. На шести видах жуков-навозников (*Helicocoris dilloni*, *Scarabaeus laevistriatus*, *Kheper aegyptiorum*, *K. platynotus*, *Scarabaeus catenatus*, *Gymnopleurus laevicollis*) было показано, что скорость скатывания и перевертывания навозных шариков повышается при повышении температуры их груди (Bartholomew, Bernd, 1978). И жуки этим свойством пользуются. Есть много и других подобных примеров.

Среди других беспозвоночных – кишечно-полостных, разных червей, иглокожих, мол-

люсков, а также низших хордовых, есть и подвижные, но в большинстве они медленно двигающиеся или вообще сидячие формы. Такие животные не способны активно и точно регулировать температуру тела. Они вынуждены вырабатывать и применять целый комплекс компенсаторных биохимических и физиологических реакций, позволяющий поддерживать параметры внутренней среды, зависящие от параметров внешней среды, в допустимых для нормальной жизнедеятельности рамках. Диапазоны температур, в которых они оказываются, достаточно широки (если это не паразитические животные, живущие внутри теплокровных). Здесь большое значение имеет избегание (если это возможно) опасных термальных границ – прежде всего верхних, но также и нижних.

В связи с такими условиями у этих животных температурные диапазоны их жизнедеятельности оказываются достаточно широкими, но различается температурная выносливость. Например, если данный вид, или популяция, или лабораторная линия адаптированы в течение некоторого времени к более высоким температурам, чем другие, то и тепловая выносливость у них оказывается выше.

Особенно ярко эта зависимость проявляется у сидячих форм, таких как, например, усоногие раки баланусы *Chthamalus stellatus*, двустворчатые моллюски черноморские мидии *Mytilus galloprovincialis*, и другие животные, которые никаким образом неспособны поменять место прикрепления или положение туловища, чтобы хоть как-то изменить тепловой баланс тела. При этом, поскольку они часто живут в литоральной зоне, оказываясь то в прохладной воде, то под действием жаркого солнца, температура их тела может в летний период колебаться примерно от 24 до 38° (Стрельников, 1945). Также показано, что съедобные мидии *Mytilus edulis* из холодного Баренцева моря имеют верхний температурный предел выносливости между 15 и 20°, в то время как представители того же вида из более теплого Балтийского моря обладают более высоким температурным пределом – выше 20° (Беляев, 1954).

Познакомимся с суточной динамикой температуры тела ребристой атлантической мидии *Geukensia demissa* (рис. 2; Jost, Brian, 2007).

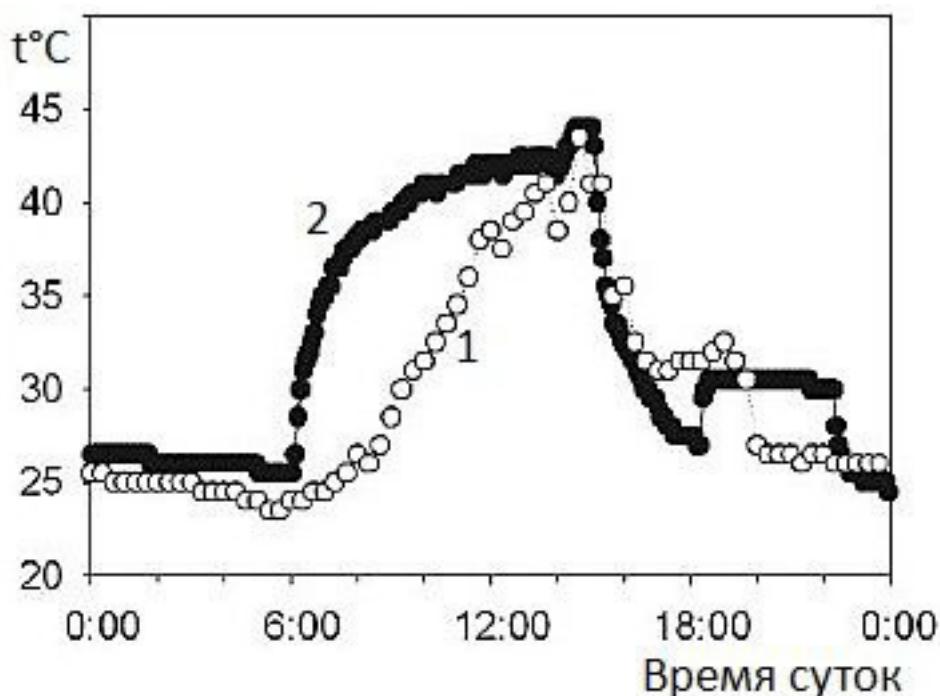


Рис. 2. Суточная динамика температура тела ребристой атлантической мидии в естественной среде в литоральной зоне (1) и в условиях лаборатории с искусственным обогревом (2) (Jost, Brian, 2007)

Fig. 2. Daily dynamics of body temperature of Atlantic ribbed mussel in natural environment in the littoral zone (1) and in laboratory conditions with artificial heating (2) (Jost, Brian, 2007)

Несмотря на то, что температура тела имеет максимум в середине дня (примерно 42–43°), эту ситуацию, видимо, неправомочно рассматривать как проявление терморегуляции. Находясь в литоральной зоне, моллюски оказываются то в прохладной воде, то нагреваются на солнце. Сменить местоположение они не в состоянии, поэтому они имеют ту температуру, которая получается у них сама собой в имеющихся безальтернативных условиях.

И. Д. Стрельников указывал для черноморской мидии в периоды отсутствия воды температуру тела до 40° (Стрельников, 1945), т.е. такую же, как и у ребристой атлантической мидии (Jost, Brian, 2007). Но при этом черноморские мидии живут не только в литоральной зоне. Большая их часть как раз населяет более глубокие места – примерно от 1 до 20 м, хотя могут встречаться и на глубине до 80 м. На глубине около 12 м температура воды в Черном море за сутки колеблется в январе примерно от 9.26 до 9.28°, а в августе примерно от 23.5 до 24.5° (Рубакина и др., 2019). Другими словами, черноморские мидии живут в очень различных температурных условиях и подъем их температуры тела на литорали до 40°, видимо, не является для них обязательным. Регуляции температуры тела у них не наблюдается.

Таким образом, основная нагрузка при приспособлении сидячих или малоподвижных беспозвоночных и низших хордовых животных к климатическим изменениям температуры среды ложится на реакции на уровне организма (в том смысле слова «организм», который определен в самом начале статьи).

2. Прежде всего поведенческие реакции, которые направленно меняют структуру теплового баланса тела и таким образом регулируют количество теплоты, поступающей к телу животного, а значит, и температуру тела.

Такой активной поведенческой терморегуляцией пользуются в первую очередь позвоночные животные, у которых достаточно развита центральная нервная система.

Организация и деятельность нервной системы у беспозвоночных и позвоночных животных существенно различаются. Нервная система появилась впервые в эволюции у кишечнополостных. Она обеспечивала возможность связи организма с окружающей средой (восприятие, передача раздражения и ответная реакция на раздражение), связь всех органов и систем органов в единое це-

лое. Несмотря на то, что у беспозвоночных центральной нервной системы как таковой практически нет, тем не менее многие из них, особенно такие группы, как насекомые, пауки и головоногие моллюски, способны достаточно оперативно и адекватно реагировать на изменения параметров окружающей среды, формировать целые комплексы безусловно рефлекторных регуляторных поведенческих реакций.

Относительная значимость этих двух механизмов – внутренних регуляторных и компенсаторных реакций организма с одной стороны и поведенческих регуляторных реакций животных с другой стороны – связана прежде всего с развитием и деятельностью центральной нервной системы. Она впервые появилась и начала активно развиваться у хордовых, а затем у позвоночных животных. Именно центральная нервная система обеспечивала проявления разнообразных поведенческих термо- и других регуляторных реакций (Мышкин, 2016). Таким образом, основная нагрузка при приспособлении позвоночных животных к климатическим изменениям температуры среды ложится на реакции на уровне животного.

Примерно об этом писал еще в середине XX в. известный советский физиолог Борис Петрович Ушаков: «*При исследовании адаптации животных к различным экологическим факторам следует различать два типа приспособлений: приспособление клеточного типа, которое обусловлено прямым приспособлением всех клеток животного к данному фактору, и приспособление системного типа, при котором адаптация достигается изменением организма как целостной системы (приспособительное изменение поведения, биологического цикла и т.д.).*» (Ушаков, 1956; с. 962). К сожалению, он не развил эту важную мысль и не акцентировал на ней внимания читателей. В результате она не стала предупреждением от ошибок для последующих исследователей.

Само по себе изучение терморезистентности клеток, тканей, органов и животных в целом – тема интересная и важная. Но главное здесь – правильно интерпретировать и применять полученные результаты. А вот в этой части дело не всегда обстоит гладко... Во всяком случае очевидно, что закономерности терморезистентности клеток и тканей организма у животных, слабо регулирующих или вообще не регулирующих поведенческим путем температуру своего тела, нельзя

прямо переносить на тех животных, которые с помощью поведенческих реакций активно и эффективно регулируют температуру тела, сохраняя ее либо на одном высоком уровне, либо в узком высоком диапазоне.

Температура тела холоднокровных позвоночных животных с недостаточно хорошо развитой регуляцией температуры тела

Рыбы – одни из тех позвоночных, у которых терморегуляция хоть и есть, но она развита не очень отчетливо. В экспериментальных условиях они показывают, что могут за какое-то более или менее продолжительное время выбрать относительно подходящую, т.е. по каким-то причинам желательную для себя, температуру (Голованов, 2012, 2013 и др.).

В природных условиях температура тела рыб может быть подвержена динамике определенной направленности. Так, рис. 3 иллюстрирует суточный ход температуры тела у голубого тунца (*Thunnus thynnus*) в Сре-

диземном море. Температура тела этих рыб примерно на 2–5° выше, чем температура воды, в которой они живут. Это, скорее всего, связано с подвижностью рыб, т.е. с тем, что при активном движении температура их красных аэробных мышц, располагающихся около позвоночника, выше, чем в остальном теле. При этом график показывает, что в ночные времена температура тела тунцов примерно на 2–3° выше, чем днем (Teo et al., 2007). Это, видимо, также имеет свое объяснение: активная охота тунцов за мезопелагической фауной происходит в поверхностных, более теплых слоях воды (Battaglia et al., 2013); днем же они опускаются на большую глубину, в более прохладную воду. Но даже при этом их высокая подвижность не позволяет температуре тела опускаться ниже 26–27°. Вряд ли эта ситуация может быть признана проявлением направленной и эффективной терморегуляции.

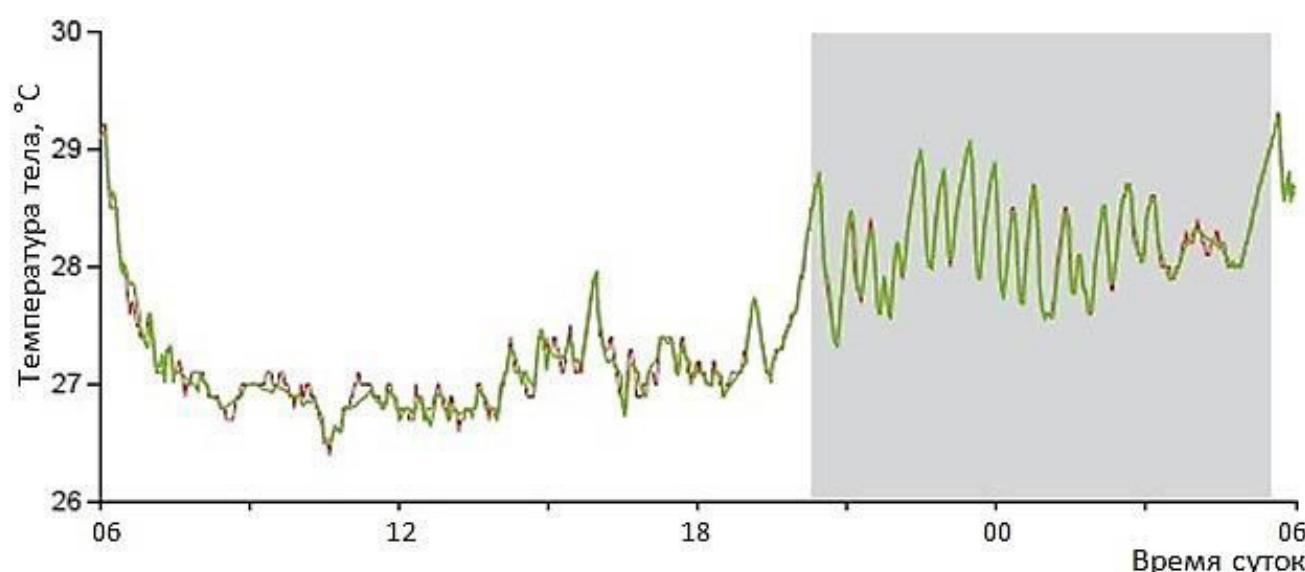


Рис. 3. Суточный ход температуры тела у голубых тунцов *Thunnus thynnus* (17–18 июня 1999 г.) в фазе размножения. Смоделированная (зеленая) и измеренная (красная) температуры тела. Серое пространство обозначает ночное время, белое – дневное (Teo et al., 2007)

Fig. 3 The daily course of body temperature in bluefin tuna *Thunnus thynnus* (June 17–18, 1999) in the breeding phase. Simulated (green) and measured (red) body temperatures. The gray space indicates night time, and the white space indicates daytime (Teo et al., 2007)

Рис. 4 иллюстрирует относительную стабильность температуры тела тунца *Thunnus thynnus* (Holland, Sibert, 1994), несмотря на меняющуюся температуру воды, в которой эти рыбы плавают; при этом температура тела рыб может быть на 10–14° выше, чем температура воды. Эту ситуацию можно было

бы частично признать физиологической терморегуляцией. «Частично» – потому что изученные в данном исследовании рыбы имели достаточно большую массу (7–12 кг) и, следовательно, значительную температурную инерцию.

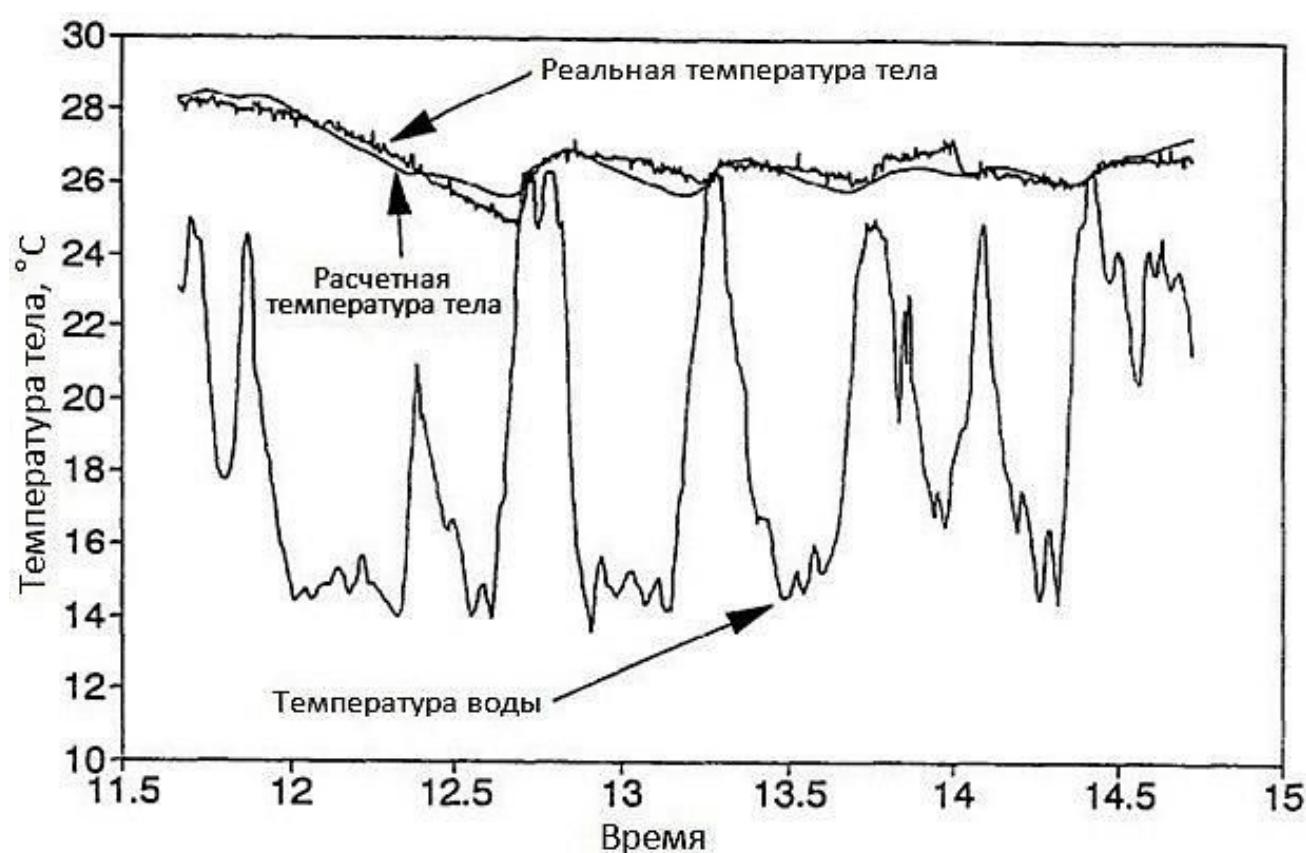


Рис. 4. Температура воды, расчетная и реальная температура тела у взрослого тунца *Thunnus dews* (по: Holland, Sibert, 1994) в связи с его охотой и погружением в воды с разной температурой

Fig. 4. Water temperature, estimated and actual body temperature in adult tuna *Thunnus dews* (Holland, Sibert, 1994) in connection with their hunting and immersion in waters with different temperatures

В этой связи специальное исследование скорости изменения температуры тела у рыб большой массы в связи с изменениями температуры воды показало, что коэффициент теплопередачи при охлаждении у различных видов рыб, как с большой, так и с меньшей мышечной теплопродукцией, весом примерно 10–100 кг и более, была пропорциональна массе тела в степени – 0.63. Таким образом, крупным рыбам легче сохранять стабильность высокой температуры тела, чем мелким, причем без затраты на это дополнительной энергии (Nakamura et al., 2020). Такая же ситуация отмечается и у акул: так, белые акулы, *Carcharodon carcharias*, длиной примерно 4–5 м и массой около 200 кг сохраняли почти постоянную температуру тела 24.8–26.5°, плавая в воде с температурой около 13–15°, т.е. температура тела могла превышать температуру окружающей воды на 14–15° (Carey et al., 1982; Tricas, McCosker, 1984; McCosker, 1987; Goldman et al., 1996; Goldman, 1997).

Частично этот эффект достигается определенными физиологическими реакциями эффективного перераспределения тепла

внутри тела. В значительно степени это происходит благодаря сложному переплетению прилегающих друг к другу подкожных вен и артерий («чудесная сеть») (Cech et al., 1984; Compagno, 2002). Она помогает тунцам и акулам удерживать внутри тела тепло, вырабатываемое при интенсивной работе красных аэробных мышц вокруг позвоночника, и подогревать за счет этого мозг, глаза и другое внутренние органы (Cech et al., 1984; Sepulveda et al., 2008; Compagno, 2002), экономить энергию, активно двигаться и выживать в водах с очень широким спектром температур.

У амфибий могут наблюдаться различные варианты терморегуляционного поведения. Так, у мраморной лягушки, *Nannophrys marmorata*, на Шри-Ланке во все сезоны года, с высокой и низкой температурой, температура их тела никогда не поднимается выше примерно 25°. Все теплое время суток они проводят в щелях между камней, не позволяя телу нагреваться даже тогда, когда это принципиально возможно (рис. 5). Это тоже своего рода проявление терморегуляции, но только лягушки в основном стремятся не

повышать температуру тела, а наоборот, не давать ей подниматься. Так же ведут себя и травяные лягушки в Карелии (Кутенков, 2009; Кутенков, Целлариус, 1998). У лягушек, у которых кожа всегда влажная, это, видимо, принципиально важно, поскольку подъем

температуры тела проведет к быстрой и критической потере организмом воды, к нарушению поступления кислорода, энергии и к другим чрезвычайно опасным для их жизни последствиям.

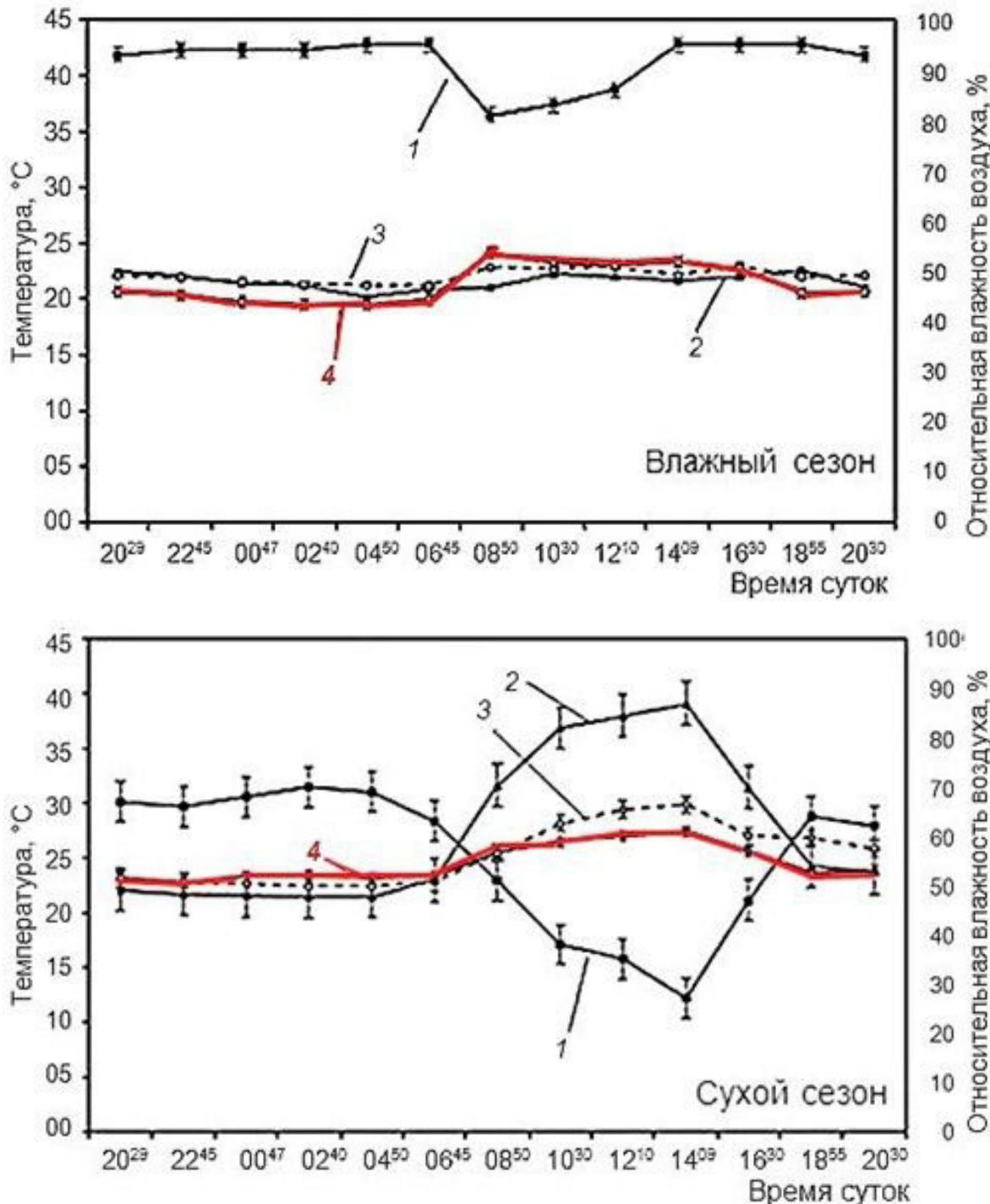


Рис. 5. Иллюстрация хамилотермического статуса. Активность мраморной лягушки в связи с условиями внешней среды в Шри-Ланка. А – влажный сезон, Б – сухой сезон (Senanayake et al., 2019). 1 – относительная влажность воздуха, 2 – температура воздуха, 3 – температура убежища, 4 – температура тела (красная линия)

Fig. 5. Illustration of the hamilotermic status. The activity of the marbled streamlined frog in connection with environmental conditions in Sri Lanka (Senanayake et al., 2019). A – wet season, Б – dry season. 1 – relative humidity, 2 – air temperature, 3 – shelter temperature, 4 – body temperature (red line)

А вот у некоторых видов жаб, у которых кожа сухая, показано наличие неплохо развитой терморегуляции. Так, шиповатые жабы, *Bufo spinulosus*, обитающие в неотропических регионах Мексики, Центральной и Южной Америки на высотах 3–4 тысячи метров над у.м. и даже несколько выше, вы-

бирают во внешней среде такие условия, которые позволяют им поддерживать температуру тела выше 15°, но по возможности не поднимать ее выше 22–24°, находясь на солнце или, наоборот, уходя в тень или убежища (рис. 6, 7; Sinsch, 1989; Lambrinos, Kleier, 2003).

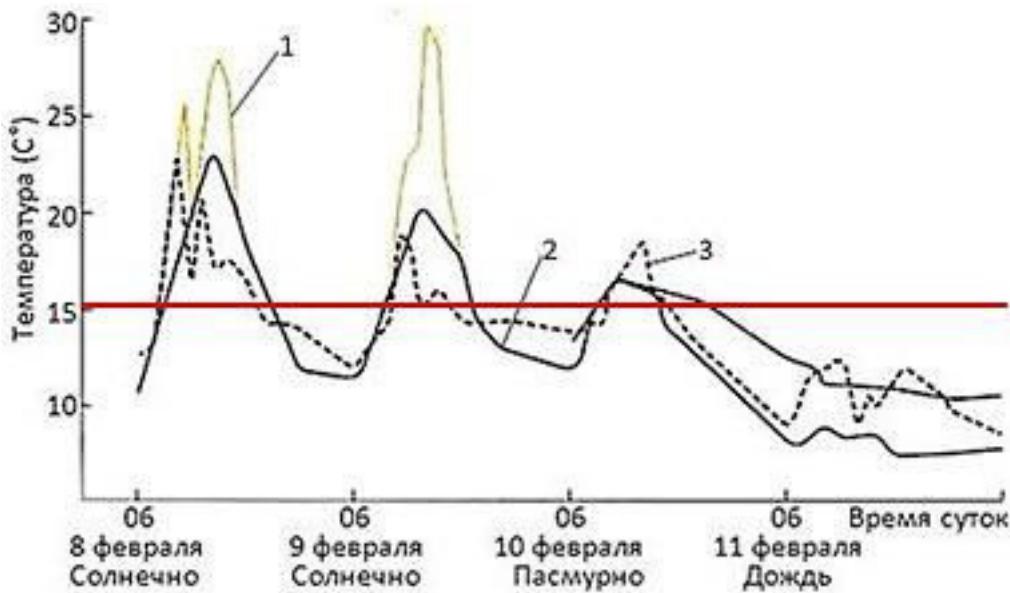


Рис. 6. Регулирование температуры взрослой шиповатой жабой (*Bufo spinulosus*) на высоте 3200 м. В этих условиях взрослые жабы сочетают гелиотермию и тигмотермию. 1 – температура почвы, 2 – температура воздуха, 3 – температура тела жаб. Красная линия – температура 15°, выше которой жабы позволяют температуре тела подниматься не всегда, но при возможности стараются поднимать ее примерно к этому уровню, если в среде холоднее. В солнечные дни жабы выбирались на солнце между 7:30 и 8:30 утра и грелись в течение нескольких часов. Максимальной температуры тела они достигали к полудню, а затем отступали в тень. При полном облачном покрове температура их тела была равна температуре воздуха или немного превышала ее (по материалам Sinsch, 1989)

Fig. 6. Temperature regulation of an adult Andean toad (*Bufo spinulosus*) at an altitude of 3200 m. Under these conditions adult toads combine heliothermy and thigmothermy. 1 – soil temperature, 2 – air temperature, 3 – body temperature of toads. The red line is a temperature of 15°, above which toads do not always allow body temperature to rise, but if possible, they try to raise it to about this level if the environment is colder. On sunny days, the toads went out into the sun between 7:30 a.m. and 8:30 a.m. and basked for several hours. They reached their maximum body temperature by noon, and then retreated into the shade. With full cloud cover, their body temperature was equal to or slightly higher than the air temperature (according to Sinsch, 1989)

На рис. 8 приведена еще одна иллюстрация того, что шиповатая жаба *Bufo spinulosus* регулирует в течение дня температуру своего тела, стараясь в утренний период активности даже в весьма прохладных климатических условиях высокогорья поднимать ее хотя бы ближе к 20°.

Таким образом, материалы исследований демонстрируют, что у низших позвоночных животных терморегуляция уже отмечается, но ее реализация и возможности достаточно ограничены, да и направленность на повышение температуры тела проявляется слабо. В значительно большей степени регулирование температуры тела этих животных связа-

но, наоборот, с недопущением повышения температуры тела выше 25–28° (далеко не всегда даже до 30°). Важно напомнить, что это в значительной степени связано с тем, что рыбы и подавляющая часть амфибий – хамилотермные животные, т.е. у них нет терморегуляционной реакции псилютермии, заставляющей температуру их тела подниматься.

Температура тела «холоднокровных» («потенциально теплокровных») животных с развитой поведенческой терморегуляцией

Подавляющая часть ученых, к сожалению, оценивает возможности адаптации к

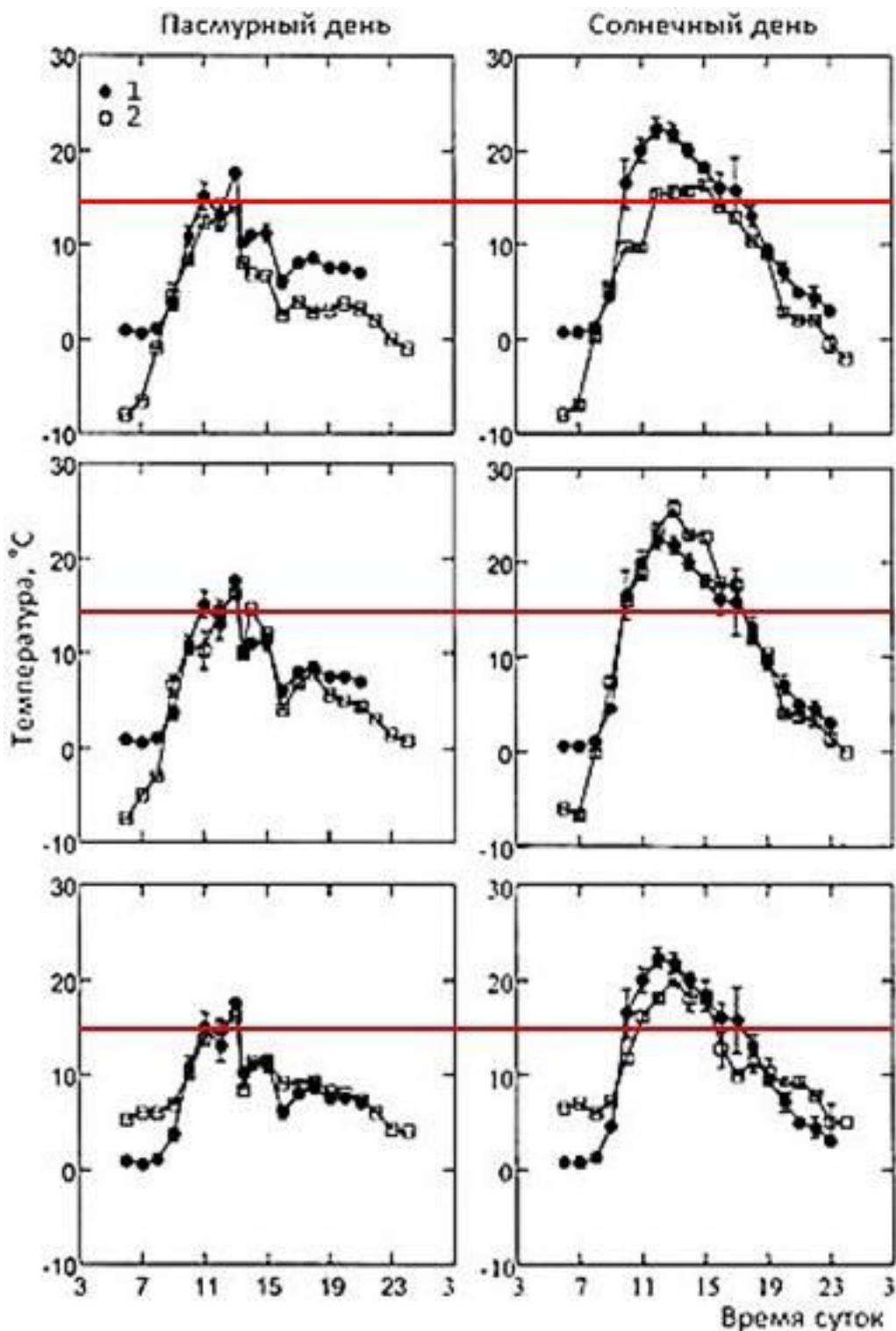


Рис. 7. Почасовое изменение средней температуры тела и средней температуры окружающей среды свободно перемещающихся шиповатых жаб *Bufo spinulosus* в течение пасмурного и солнечного дня. Значения приведены в среднем за 71 день (по: Lambbrinos, Kleier, 2003). 1 – температура тела жаб, 2 – температура воздуха. Три горизонтальных ряда по два графика – данные по трем жабам, за которыми велись наблюдения. Красная линия – температура 15°, выше которой жабы позволяют температуре тела подниматься не всегда, но при возможности стараются поднимать ее примерно к этому уровню, если в среде холоднее

Fig. 7. Hourly change in mean environmental temperatures and mean body temperature of free ranging toads, *Bufo spinulosus*, during one cloudy and one sunny day. Values are means 71 days (according to Lambbrinos, Kleier, 2003). 1 – body temperature of toads, 2 – air temperature. Three horizontal rows of two graphs represent data on three toads that were monitored. The red line is a temperature of 15°, above which toads do not always allow body temperature to rise, but if possible, they try to raise it to about this level if the environment is colder

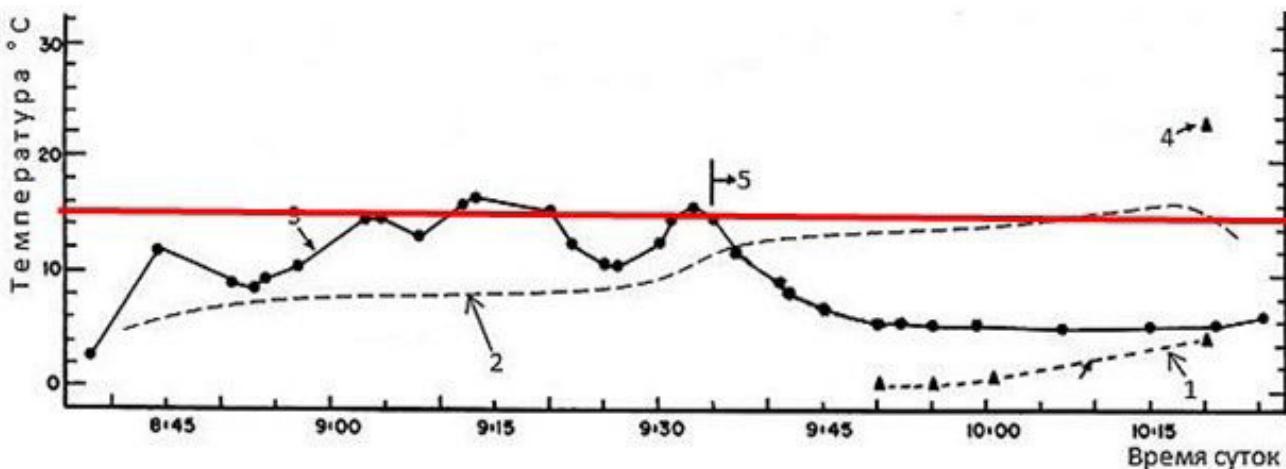


Рис. 8. Динамика температуры тела шиповатой жабы *Bufo spinulosus* на голой земле в вольере, где ей доступны как солнце, так и тень. 17 марта; 4300 м над у.м. (по: Pearson, Brandford, 1976). 1 – температура почвы в тени, 2 – температура воздуха, 3 – температура тела жабы 19.9 г, 4 – температура почвы на солнце, 5 – жаба находится в тени. Красная линия – температура 15°, выше которой жабы позволяют температуре тела подниматься не всегда, но при возможности стараются поднимать ее примерно к этому уровню, если в среде холоднее

Fig. 8. Dynamics of body temperature of *Bufo spinulosus* on bare ground in an enclosure with both sun and shade available to them. 17 March; 4,300 m (Pearson, Brandford, 1976). 1 – the soil temperature in the shade, 2 – the air temperature, 3 – the body temperature of the toad 19.9 g, 4 – the soil temperature in the sun, 5 – the toad is in the shade. The red line is a temperature of 15°, above which toads do not always allow body temperature to rise, but if possible, they try to raise it to about this level if the environment is colder

повышенным климатическим температурам исключительно так, как будто бы они имеют дело исключительно с животными, у которых нет терморегуляции, т.е. с беспозвоночными или в крайнем случае с малоподвижными или вообще с сидячими низшими хордовыми. В этом случае у всех животных, вне зависимости от уровня их развития, изучают тепловую выносливость, делая вывод о возможности их адаптации к изменению климата. Ошибочность такого подхода удобно показать на примере рептилий, поскольку у нас есть для иллюстрации этого подходящий материал.

Так, у среднеазиатской эфы, *Echis multisquamatus*, в разные сезоны года, когда температурные условия внешней среды существенно различаются (максимальная температура поверхности почвы ранней весной доходит до 40, а летом – до 70°, приземный слой воздуха ранней весной прогревается до 27, а летом – до 42°), температура тела во время их пребывания на поверхности, благодаря хорошо развитым поведенческим регуляторным реакциям, находится в узком диапазоне 30–32° (рис. 9; Черлин, Целларий, 1981).

Точно такая же ситуация характерна и для сугубо ночного среднеазиатского вида ящериц – сцинкового геккона, *Teratoscincus scincus* (рис. 10) и практически для всех со-

временных рептилий, поскольку это псило-термические животные, стремящиеся периодически поднимать температуру тела и удерживать ее некоторое время на достаточно высоком уровне (чаще всего в диапазоне примерно 30–40° в зависимости от вида).

Рис. 11 демонстрирует, что даже в жестких условиях высокогорья ящерицы способны поддерживать относительно постоянную и высокую температуру своего тела.

Наиболее показательны данные, полученные нами при подробном слежении за температурами тела ушастых круглоголовок, *Phrynoscephalus mystaceus*, с помощью температурных логгеров, регистрировавших температуру их тела раз в минуту, и логгеров температуры внешней среды (рис. 12–14).

Рис. 12–14 отчетливо показывают, что происходит в том случае, когда даже пойкилотермное (т.е. эктотермное, холоднокровное) животное использует активную поведенческую терморегуляцию. Так, хотя погода в мае – июне 2024 г. на бархане Сарыкум была изменчивая, с периодически наступающими более прохладными периодами, температура тела круглоголовок все время держалась примерно в границах 35–41° (см. рис. 12). Сходная ситуация отмечалась и для мая – июня 2022 г. (четыре верхних графика на рис. 14). Рис. 13 показывает, что в

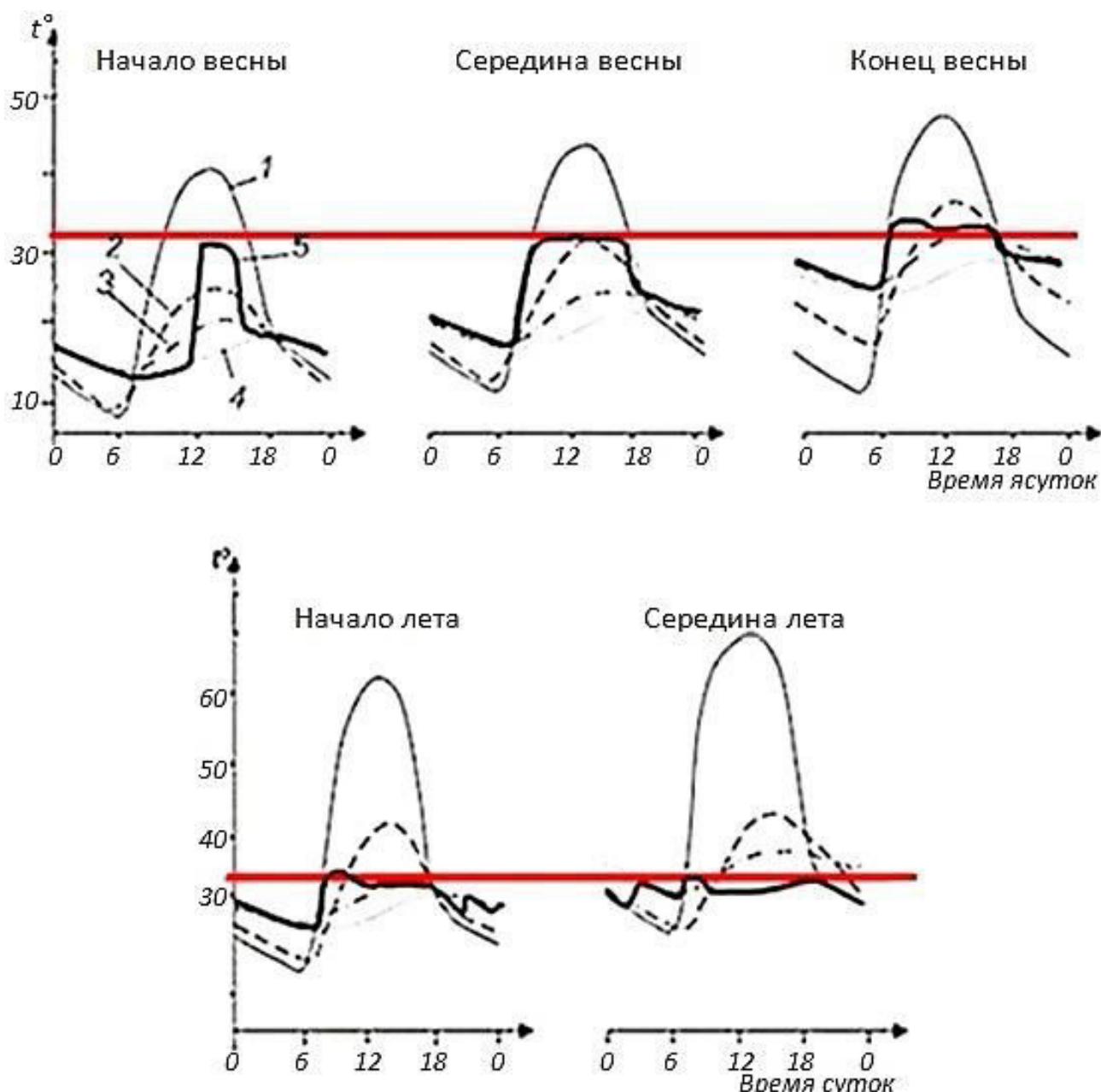


Рис. 9. Динамика температуры тела среднеазиатской эфы, *Echis multisquamatus*, и внешней среды в разные сезоны года (по: Черлин, Целлариус, 1981). 1 – температура поверхности почвы, 2 – температура воздуха на высоте 2 см, 3 – температура почвы на глубине 20 см, 4 – температура почвы на глубине 30 см, 5 – температура тела. Красная линия показывает уровень температуры примерно 32°

Fig. 9. Dynamics of body temperature of the saw-scaled viper, *Echis multisquamatus*, and the external environment in different seasons (according to Cherlin and Tsellarius, 1981). 1 – the soil surface temperature, 2 – the air temperature at a height of 2 cm, 3 – the soil temperature at a depth of 20 cm, 4 – the soil temperature at a depth of 30 cm, 5 – the body temperature. The red line shows a temperature level of approximately 32°

самую жаркую середину дня, когда температура поверхности песка приближается к 60°, ящерицы покидают поверхность, закапываются в песок или уходят в норы, где температуры ниже (см. рис. 13). Такая же ситуация, только еще более ярко, проявляется в самый жаркий период наблюдений – в конце августа – начале сентября 2022 г. (последний

график на рис. 14). Другими словами, даже широкие вариации микроклиматических условий не способны изменить параметры температуры тела рептилий, которые они направленно поддерживают приемами прежде всего поведенческой терморегуляции. То есть при изменениях внешних условий у рептилий меняются не преимущественные

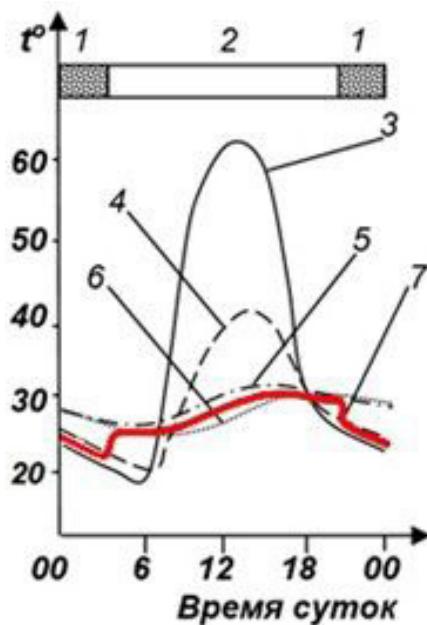


Рис. 10. Связь температуры тела сугубо ночных сцинкового геккона с температурными условиями среды в летний период (по данным: Черлин и др., 1983; Черлин, 2013). t° – температура; формы активности: 1 – активность на поверхности в темное время суток, 2 – сон / отдых (дневной); температуры: 3 – поверхности почвы; 4 – воздуха на высоте 3 см, 5 – почвы на глубине 20 см, 6 – почвы на глубине 30 см, 7 – (красная линия) тела гекконов

Fig. 10. Relationship of body temperature of a purely nocturnal Turkestan plate-tailed gecko with ambient temperature conditions in summer (according to Cherlin et al., 1983; Cherlin, 2013). t° is temperature; forms of activity: 1 – activity on the surface at night, 2 – sleep / rest (daytime); temperatures: 3 – surface soil; 4 – air at a height of 3 cm, 5 – soil at a depth of 20 cm, 6 – soil at a depth of 30 cm, 7 – (red line) bodies of geckos

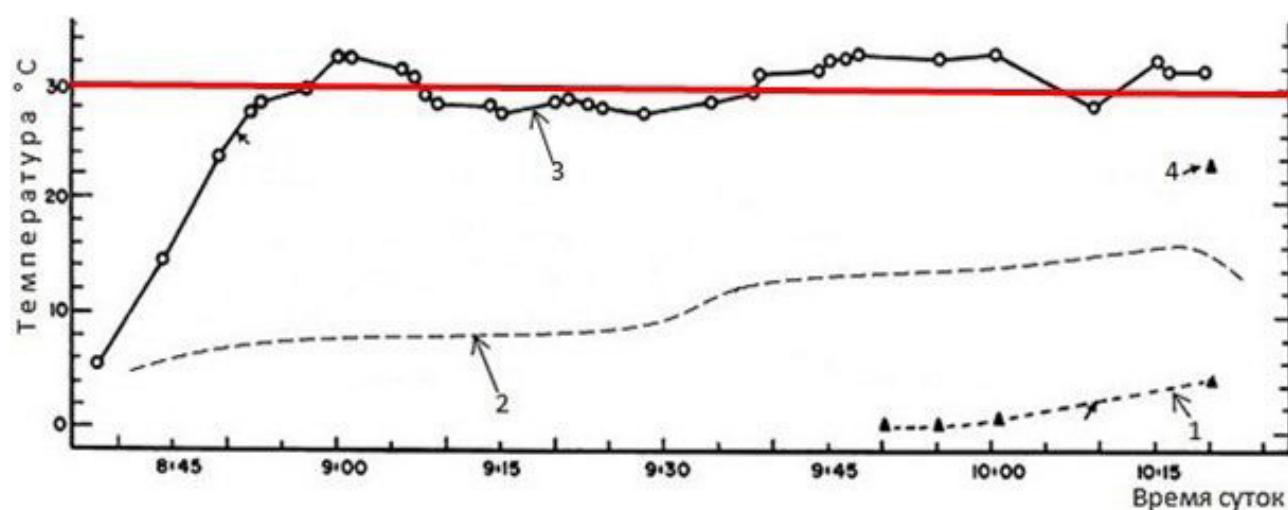


Рис. 11. Температура тела перуанской изменчивой игуаны, *Liolaemus multiformis*, на голой земле в вольере, где ей доступны как солнце, так и тень. 17 марта; 4300 м над у.м. (Pearson, Brandford, 1976). 1 – температура почвы в тени, 2 – температура воздуха, 3 – температура тела ящерицы длиной 75 мм, 4 – температура почвы на солнце. Красная линия – температура 30°, т.е. примерно тот уровень температуры тела, который ящерицы стараются у себя поддерживать

Fig. 11. Body temperature of a *Liolaemus multiformis* on bare ground in an enclosure with both sun and shade available to them. March 17; 4300 m above sea level (Pearson, Brandford, 1976). 1 – the soil temperature in the shade, 2 – the air temperature, 3 – the body temperature of the lizard 75 mm long, 4 – the soil temperature in the sun. The red line is a temperature of 30°, which is near the body temperature level that lizards try to maintain

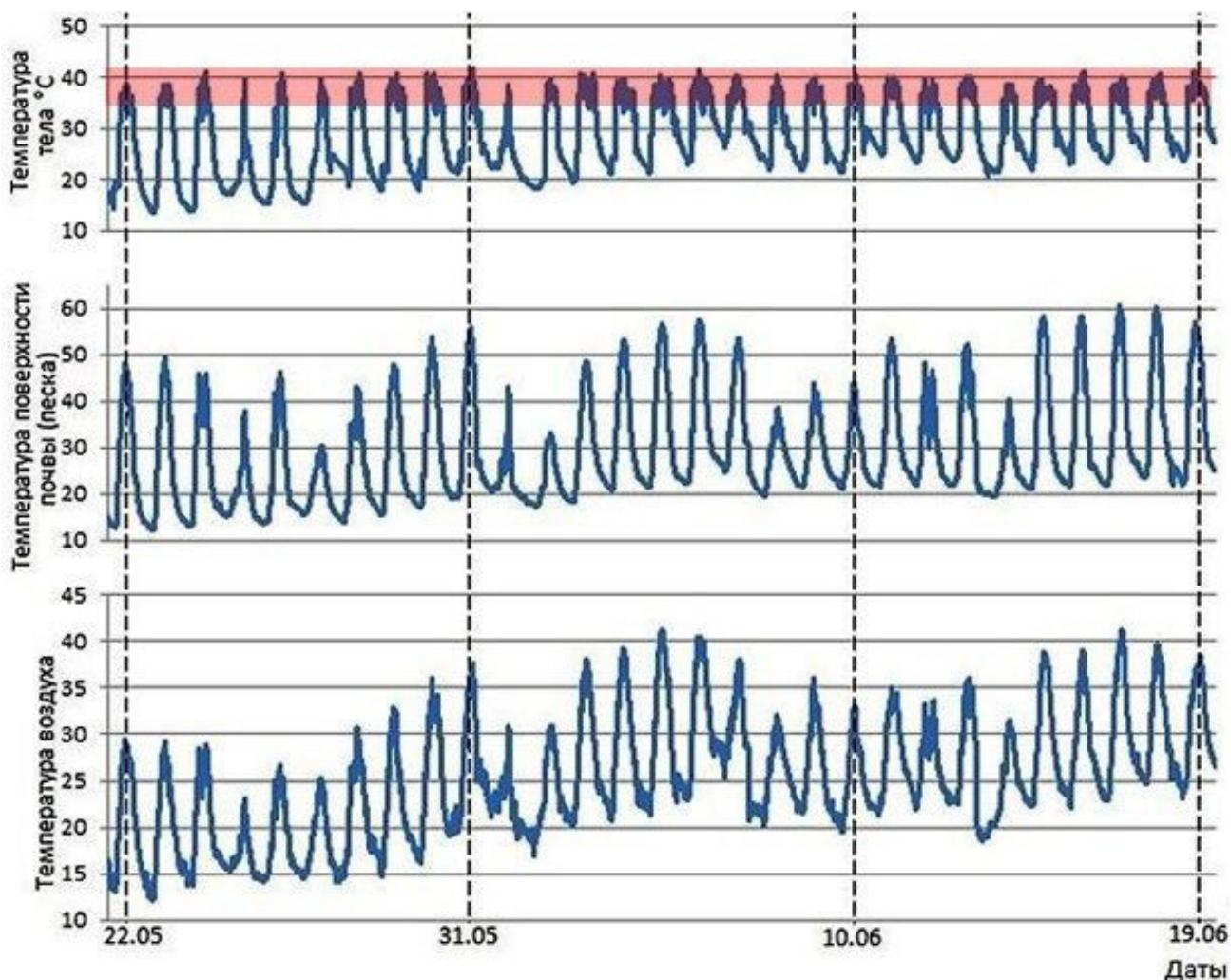


Рис. 12. Динамика температуры тела ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus mystaceus*, с 22 мая по 19 июня 2024 г., полученная с помощью внедренного интраперитонеально логгера на бархане Сарыкум (Республика Дагестан, РФ), и динамика температур внешней среды там же. Серая полоса выделяет примерный температурный диапазон полной активности у круглоголовок

Fig. 12. Dynamics of the body temperature of the Toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, from May 22 to June 19, 2024, obtained using an intraperitoneally embedded logger on the Sarykum dune (Republic of Dagestan, Russian Federation) and the dynamics of ambient temperatures in the same place. The gray stripe highlights the approximate full activity temperature range in the Toad-headed agama

параметры температуры их тела, а режим пространственно-временной активности, обеспечивающий термальный гомеостаз.

Таким образом, не чисто теоретические рассуждения, а данные конкретных научных исследований экологии и термобиологии рептилий (см. рис. 9–14) отчетливо показывают, что у животных, у которых хорошо развита поведенческая регуляция температуры тела, в частности у рептилий, при изменении климата даже в широких пределах температура тела сохраняется в достаточно узком диапазоне, при котором эти животные в основном и живут. При серьезных изменениях климата животные могут менять биотопическое распределение и режимы суточной и сезонной активности (пространственно-вре-

менную структуру активности), сохраняя в видоспецифичных рамках температуру тела. Заметное влияние изменений климата на жизнедеятельность таких животных может произойти вследствие изменений в количестве получаемой животными теплоты за год. Но это, в свою очередь, никак не связано с тепловой выносливостью. Следовательно, в этих условиях сомнительно возможное действие отбора на изменение терморезистентности и на клеточном уровне, и на уровне организма.

Терморезистентность клеток, тканей и организма в целом у холоднокровных животных

Вполне логично ожидать, что животные, которые живут в более теплых услови-

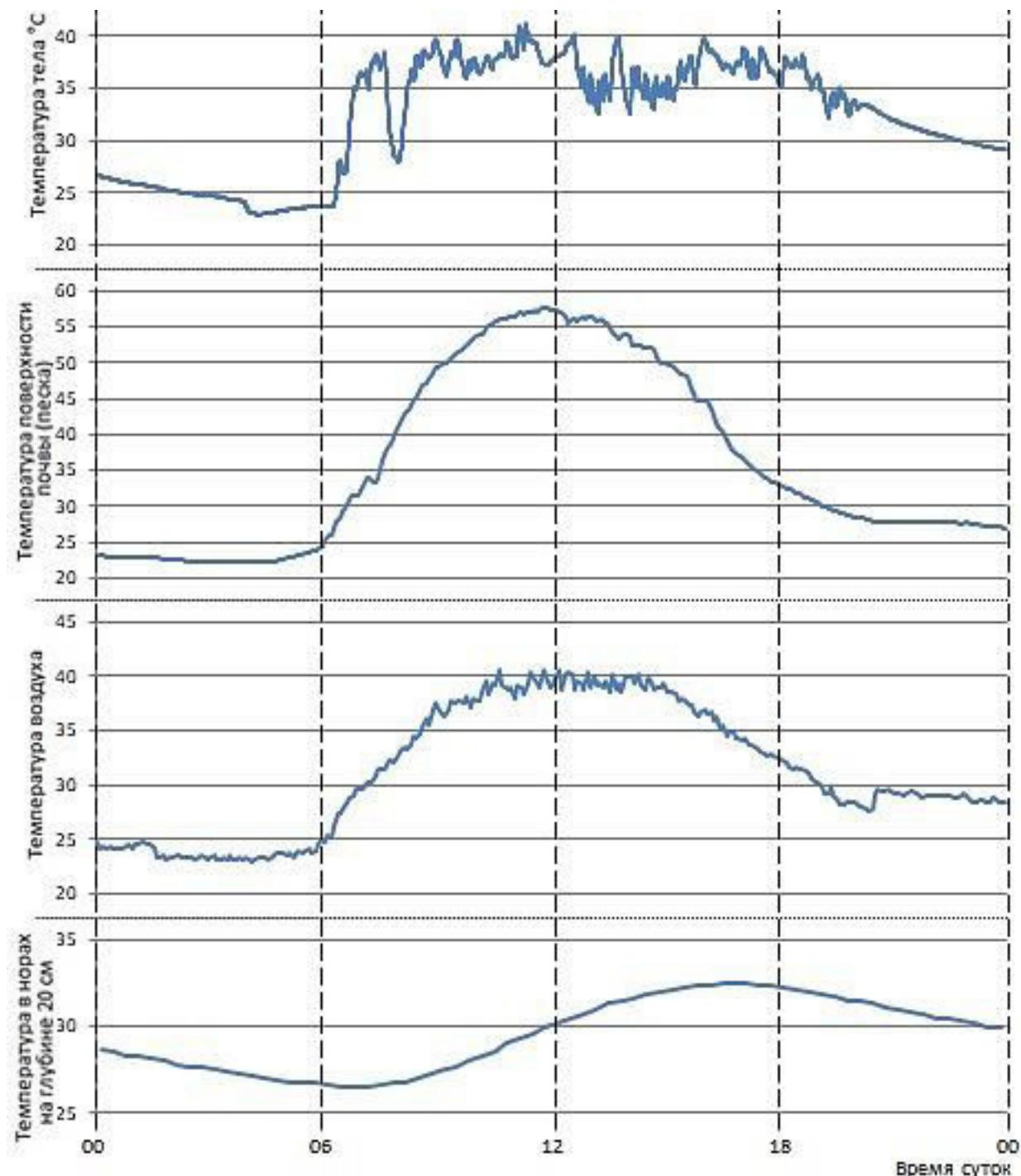


Рис 13. Суточная динамика температуры тела ушастой круглоголовки и параметров окружающей среды. 6 июня 2024 г.

Fig. 13. Daily dynamics of body temperature of the Toad-headed agama and environmental parameters. June 6, 2024

ях внешней среды и к ним адаптированы, должны иметь более высокие температурные уровни тепловой резистентности, как на уровне клеток, тканей и органов, так и целого организма.

Ученые, занимающиеся исследованиями в связи с глобальным потеплением, чаще всего изучают две стороны этой проблемы.

1. Влияние повышенной температуры на морфологию, физиологические процессы и экологические проявления (Cabezas-Cartes et al., 2019; Kubisch et al., 2019; Prokosch et al., 2019 и др.).

2. Влияние повышенной температуры на тепловую выносливость животных (Колсанова и др., 2014; Калинникова и

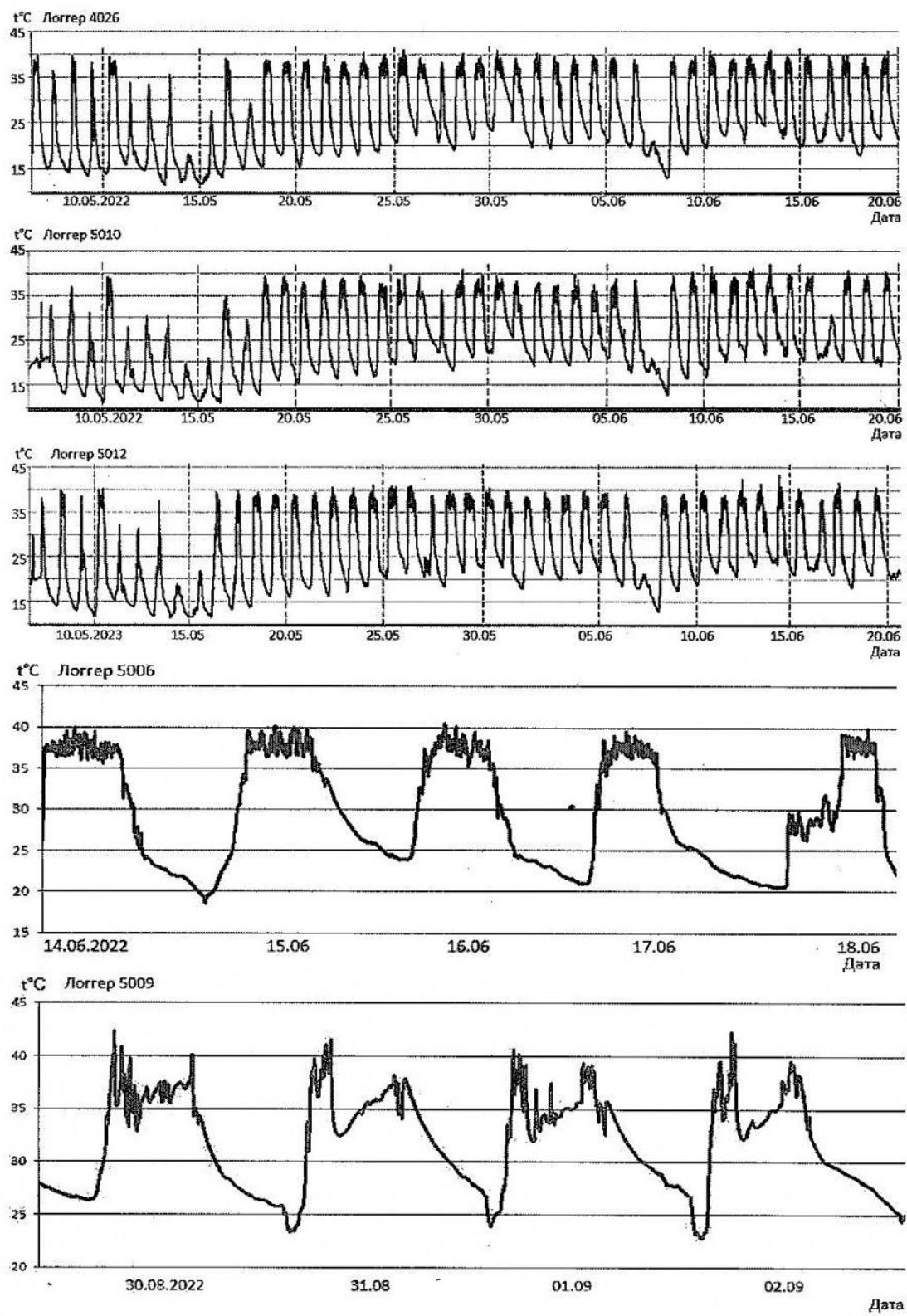


Рис. 14. Динамика температуры тела ушастой круглоголовки, *Phrynocephalus mystaceus*, полученная с помощью интраперитонеально внедренных логгеров на бархане Сарыкум (Республика Дагестан, РФ) в разные сезоны года

Fig. 14. Dynamics of the body temperature of the Toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, obtained using an intraperitoneally embedded loggers on the Sarykum dune (Republic of Dagestan, Russian Federation) during different seasons

др., 2014 и др.). Основной смысловой посыл таких исследований сводится к тому, что при постепенном потеплении климата выжить должны животные, у которых тепловая выносливость выше. Но это утверждение очень сильно упрощает реальное положение дел в данной сфере. Оно однозначно справедливо только для тех животных, которые вследствие сидячего образа жизни, неразвитости или слабой развитости центральной нервной системы не могут поведенческими способами регулировать температуру своего тела. На самом деле отношения термобиологии активно терморегулирующих животных с климатическими условиями намного сложнее. Да и соотношения показателей терморезистентности клеток, тканей и органов у нетерморегулирующих и терморегулирующих с помощью поведенческих реакций животных тоже неоднозначны.

«...Теплоустойчивость мускулатуры земноводных одного и того же вида относительно постоянна и является физиологической характеристикой вида...

Теплоустойчивость мускулатуры различных видов земноводных неодинакова и находится в соответствии с температурой среды обитания вида. Это различие является специфическим по отношению к тепловому воздействию...

...обнаруженные закономерности имеют общебиологическое значение. Они, с одной стороны, показывают, что организм нельзя рассматривать как простую сумму составляющих его клеток, и, с другой стороны, обнаруживают наличие прямого приспособления клеток к условиям существования организма. Последнее мы объясняем адаптивными изменениями белковой структуры различных тканей» (Ушаков, 1955; с. 587–588).

«Теплоустойчивость мускулатуры пойкилтермных животных, принадлежащих к одному виду, в значительной мере не зависит от микроклиматических условий, в которых обитает данное животное, и является его видовым признаком, обусловленным видовой специфичностью клеточных белков. В пределах одного вида адаптация к различным условиям обитания осуществляется благодаря системному приспособлению организма...

Теплоустойчивость мускулатуры близких видов холоднокровных животных различна и находится в явном соответствии

с микроклиматическими условиями жизни вида и его филогенетическим происхождением. Эти данные показывают, что в процессе видообразования холоднокровных значительную роль играет адаптация именно к температурным условиям существования, причем эта адаптация принадлежит к клеточному типу и связана с адаптивным приспособлением белкового субстрата организма» (Ушаков, 1956; с. 962–963)».

«...теплоустойчивость тканей пойкилтермных животных является удобным цитофизиологическим критерием вида, который можно использовать в систематике с диагностическими целями...

Работа Ю. И. Полянского, доказавшая большую зависимость теплоустойчивости одноклеточных от температуры окружающей среды, и ряд косвенных соображений приводят к предположению, согласно которому у низших типов животных (губки, кишечнополостные и, возможно, черви) теплоустойчивость клеток не может являться критерием вида» (Ушаков, 1959; с. 1301–1302).

Б. П. Ушаков совместно с И. С. Даревским провели исследование терморезистентности мышечной ткани у двух видов ящурок (*Eremias*), различающихся по экологии и биотопическому распределению (табл. 1).

Авторы сделали важные выводы из своих исследований.

«Обнаруженное различие в теплоустойчивости мышечных волокон изученных ящурок говорит о том, что в процессе образования этих видов произошла адаптивная перестройка их клеточных белков, которая имеет решающее значение в процессе дивергенции и образования видов.

Рассмотренные в этой работе системные приспособления и являются тем механизмом, который обеспечивает представителям систематически близких видов, обитающих в одном биотопе, различный, специфический для вида и оптимальный для жизнедеятельности организмов и их клеток микроклимат» (Ушаков, Даревский, 1959; с. 835).

То, что «перестройка... клеточных белков... имеет решающее значение в процессе дивергенции и образования видов», скорее всего, не вызывает сомнений. Но главный для нас вопрос заключается в другом: насколько эта перестройка клеточных белков была адаптивной, насколько она была свя-

Таблица 1. Сравнение теплоустойчивости мышечных волокон и отношения к температуре ящурок Штрауха и закавказских ящурок (Ушаков, Даревский, 1959)

Характеристики	Ящурка Штрауха, <i>Eremias strauchi</i>	Закавказская ящурка, <i>Eremias pleski</i>
Северная граница ареала	40°25' с. ш.	40°10' с. ш.
Высота проникновения в горы, м	3500	1800
Наиболее ранние сроки пробуждения весной (долина Аракса)	Середина марта	Начало апреля
Наиболее поздние сроки ухода на зимовку (долина Аракса)	Конец октября	Конец сентября
Температура тела в активный период в природе, °C	36–36.6	39–41.5
Теплоустойчивость мышечных волокон (потеря возбудимости мышц через 5 мин), °C	47.4	48.5
Наступление теплового паралича при насильственном помещении на яркое солнце: – температура тела в момент наступления теплового паралича, °C	48.4–49.6	49.3–49.8
Время до наступления теплового паралича, мин	1.2–4	6–12

зана и инициирована различиями в их терморезистентности? Или, другими словами, а) являлись ли различия в терморезистентности клеток и тканей животных следствием отбора, направленного на формирование различий в термобиологических характеристиках и, следовательно, на экологическое расхождение внутривидовых групп, приводящее к появлению новых видов, или б) биохимические перестройки, происходящие по каким-то чисто внутренним (биохимическим, биофизическим и др.) причинам, приводят к появлению новых групп с новыми термобиологическими характеристиками температурных предпочтений и тепловой резистентности, а уже видоспецифичный комплекс поведенческих регуляторных реакций и отбор осуществляют «подгонку» получившихся подобным «не адаптивным» способом групп к конкретным климатическим условиям, формируя таким образом новые виды с новыми термобиологическими характеристиками и отличными от изначальных пространственно-временными структурами активности, хорошо адаптированными к условиям внешней среды?

Так, сами результаты работы Ушакова и Даревского (1959) не вызывают сомнений. Некоторое удивление связано лишь с попытками осмысления и интерпретации результатов. То, что закавказская ящурка более термофильна, чем ящурка Штрауха, очевидно. Проблема осмысления состоит в том, что температуры тела у обоих видов ящурок различаются, но сам уровень этих температур существенно ниже того уровня, который

представляет для них реальную опасность. В природных условиях их температура тела никогда не приближается к опасному пределу. В чем тогда биологический смысл того, что тепловая выносливость клеток и тканей закавказских ящурок выше, чем у ящурок Штрауха (хотя на самом деле, на наш взгляд, они очень близки)? И можно ли тогда по уровню тепловой резистентности клеток, тканей и даже животного в целом делать вывод о том, что при потеплении климата один вид окажется более приспособленным к новым условиям, чем другой? Ведь в природе они часто населяют одни и те же биотопы. По нашему мнению, уровни тепловой выносливости животных лишь опосредованно, коррелятивно связаны с их адаптивными свойствами. Другими словами, большая тепловая выносливость клеток и тканей какого-либо вида рептилий может не говорить о том, что при потеплении климата он будет иметь какие-то адаптивные преимущества по сравнению с менее температурно выносливыми видами. Просто менее температурно выносливые виды изменят свои пространственно-временные структуры активности и, таким образом, останутся в рамках своих термальных ниш со своими видоспецифичными параметрами гомеостаза.

Связь температуры тела при активности и терморезистентности организма в целом у холоднокровных животных

Табл. 2. демонстрирует результаты наших исследований по термобиологии некоторых среднеазиатских аридных ящериц. Ранее мы выделили важный, на наш взгляд,

показатель, имеющий большое адаптивное значение. «Запас температурной прочности вида» – диапазон температур тела между максимальной температурой полной актив-

ности и критическим максимумом (Черлин, 2012). Этот показатель важен, поскольку в ряде случаев может оказаться критичным.

Таблица 2. Термобиологические показатели активности и выносливости некоторых среднеазиатских аридных ящериц в Каракумах (Туркменистан) и Кызылкумах (Узбекистан) (по: Черлин, 1988, 2013а; Черлин, Музыченко, 1984)

Виды животных	Диапазон температур полной активности (°C)	Диапазон термостабилизации (°C)	Критический максимум (наступление теплового шока) (°C)	Запас температурной прочности вида (°C)
Ушастая круглоголовка, <i>Phrynocephalus mystaceus</i>	36.0–44.2	38.8–39.8	49.0–49.5	~5.0–7.0
Песчаная круглоголовка, <i>Ph. intercapularis</i>	37.5–45.0	40.5–41.5	48.5–49.5	~3.0–4.5
Сетчатая ящурка, <i>Eremias grammica</i>	34.0–42.5	38.6–39.5	44.0–45.0	~1.5–3.0
Полосатая ящурка, <i>E. scripta</i>	39.0–43.0	40.0–41.0	47.0–48.0	~4.0–5.0
Сцинковый геккон, <i>Teratoscincus scincus</i>	16.0–33.0	27.5–33.0	41.0–43.8	~8.0–11.0

Данные табл. 2 показывают, что рептилии, экологически приуроченные к дневным условиям жарких среднеазиатских пустынь, имеют чаще всего высокие уровни температурных характеристик активности. Им же свойственны и высокие температуры критического максимума. При этом изученные нами дневные агамиды имеют явно более высокие критические максимумы по сравнению с дневными же лацертидами.

Также из табл. 2 видно, что в Каракумах у ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* максимальная температура полной активности около 42–43°, а критический максимум около 49°, т.е. запас температурной прочности может достигать примерно 7°. У обитающей в том же месте сетчатой ящурки максимальная температура полной активности около 40–41.5°, а критический максимум около 43–44°, т.е. запас температурной прочности не более 1.5–3°. Получается, что сетчатая ящурка живет практически на верхней границе своей температурной выносливости, т.е. периодически буквально «ходит по лезвию бритвы» (Черлин, 2012). Но при этом она живет в этих условиях вполне успешно.

Таким образом, запас температурной прочности вида показывает неоднозначность связи между температурными предпочтениями ящериц при активности и их температурной выносливостью. Это явно

связано с различными морфофизиологическими механизмами, устанавливающими эти показатели. Скорее всего, характеристики активности связаны в основном с установочной температурой в центре терморегуляции центральной нервной системы, а температурная выносливость – с тепловым повреждением клеток или с тепловой дезинтеграцией клеточных функций в центральной нервной системе (Калинникова и др., 2018; об этом далее). Не исключено, что параметры тепловой выносливости клеток и тканей (а следовательно, и организма в целом) не прямо, а лишь опосредованно связаны с группоспецифичным (например, со специфичным для родов) составом белков и некоторыми их биохимическими свойствами.

Связь температуры тела, терморезистентности клеток, тканей и организма в целом с климатическими условиями обитания у холоднокровных животных

У холоднокровных животных, не способных по объективным, прежде всего внутренним, причинам более или менее точно регулировать температуру своего тела, связь термобиологических характеристик и климатических условий обитания отчетливо более тесная. Так, исследования теплоустойчивости, проведенные на свободноживущей почвенной нематоде *Caenorhabditis elegans*, показали, что причиной повреждающего, негативного влияния тепла на организм этих

животных является тепловая дезинтеграция клеточных функций. Тепловые нарушения интеграции функций клеток в теле животного, в свою очередь, являются следствием нарушения интегративных функций нервной системы, которые проявляются при интенсивности и продолжительности теплового стресса, подпорогового для теплового повреждения нейронов (Калинникова и др., 2018).

Организмы малоподвижных или сидячих пойкилтермных (эктотермных) животных из-за слабой системы терморегуляции настроены в процессе эволюции на температурные условия их экологических ниш, которые варьируют в широких пределах (Пианка, 1981; Прессер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982).

«В целом анализ многочисленных исследований негативного влияния превышения физиологического оптимума температуры на поведение и выживаемость организмов пойкилтермных животных различных таксономических групп (низшие беспозвоночные, высшие беспозвоночные и пойкилтермные позвоночные) и на клетки, выделенные из этих организмов, позволил сделать следующие выводы:

1. Прогрессивное усложнение организмов в ходе эволюции *Metazoa* уже на ранней стадии (низшие беспозвоночные с простой нервной системой) привело к качественному изменению механизмов негативного влияния тепла на функции и выживаемость организмов *Metazoa*. Если причиной негативного влияния гипертермии на функции и выживаемость организмов *Protozoa* и простых организмов *Metazoa* без нервной системы (губки) является тепловое повреждение клеток, то у низших беспозвоночных (нematоды), высших беспозвоночных и пойкилтермных позвоночных причиной негативного влияния тепла на организм животного является тепловая дезинтеграция клеточных функций. В свою очередь, тепловые нарушения интеграции функций клеток в теле животного являются следствием нарушения интегративных функций нервной системы, которые проявляются при интенсивности и продолжительности теплового стресса, подпорогового для теплового повреждения нейронов.

2. Свободноживущая почвенная нематода *C. elegans* является удобным модельным организмом для изучения как

молекулярных механизмов тепловой дезинтеграции нейронов в их ансамблях, так и для моделирования процессов эволюции термотолерантности с использованием лабораторных популяций пойкилтермных животных» (Калинникова и др., 2018; с. 49).

В пустынях Каракумы и Кызылкумы, в других регионах и природных зонах мы долгое время изучали термобиологию и экологию обитающих там рептилий, их тепловую выносливость. В качестве примера можно рассмотреть герпетофауну западных Кызылкумов. Даже беглого взгляда на табл. 3 достаточно, чтобы заметить значительные различия в термобиологических показателях у обитающих там видов пресмыкающихся. Исходя из этого можно сделать первый вывод: **в одном и том же месте даже в достаточно экстремальных аридных условиях вполне благополучно живут рептилии с очень разными температурными характеристиками активности.**

Необходимо обратить внимание на ряд важных обстоятельств. Во-первых, на одной и той же площади, например в Кызылкумах, существует значительное разнообразие основных биотопов: дневная пустыня с ячеистыми песками; ночная пустыня; обрывы коренного берега Амударьи днем; то же ночью; тугайный лес днем; то же ночью и т.п. Все эти биотопы обладают специфическими микроклиматическими условиями по всем показателям: температурно-влажностному режиму, освещенности и т.п. Во-вторых, между разными видами рептилий существуют порой весьма значительные различия в массе тела (от 1 до 3 порядков) и других особенностях, очень сильно отражающихся на процессах теплообмена со средой. В-третьих, огромное нивелирующее влияние на связь температур тела и среды оказывают терморегуляционное и другие формы поведения (способность или неспособность залезать на ветки, активность использования нор и т.п.). В-четвертых, сами термобиологические показатели активности, как выяснилось, не всегда напрямую связаны с климатом района обитания (Черлин, 1989б). Так, в одних и тех же биотопах в одно и то же время в Каракумах и Кызылкумах живут ушастая и песчаная круглоголовки, которые имеют немного различные диапазоны термостабилизации: соответственно 38.8–39.8° и 40.5–41.5° (Черлин, Музыченко, 1988). Критические максимумы температуры тела при этом у данных видов примерно одинаковые (48.0–50.0°). У

Таблица 3. Температурные характеристики активности некоторых видов рептилий западных Кызылкумов

Виды	Min t° полной активности*	Max t° полной активности	Диапазон термостабилизации **	Источник
Круглоголовка песчаная, <i>Phrynocephalus interscapularis</i>	37.5	45.0	40.5–41.5	Черлин, Музыченко, 1983, 1988
Круглоголовка ушастая, <i>Ph. mystaceus</i>	36.0	44.2	38.8–39.8	Черлин, Музыченко, 1983, 1988
Агама степная <i>Trapelus sanguinolentus</i>	37.0	44.5	38.0–42.0	Черлин, 1988
Варан серый, <i>Varanus griseus</i>	34.0	40.6	36.0–39.0	Целлариус и др., 1991
Ящурка сетчатая, <i>Eremias grammica</i>	34.0	42.5	38.6–39.5	Черлин, Музыченко, 1983, 1988
Ящурка быстрая, <i>E. velox</i>	36.0	41.0	39.5	Черлин, Чикин, 1991
Ящурка линейчатая, <i>E. lineolata</i>	34.0	41.0	35.0–37.5	Черлин, 2019
Стрела-змея, <i>Psammophis lineolatus</i>	32.0	40.4	34.0–40.0	Черлин, 2013б
Геккон серый, <i>Mediodactylus russowii</i>	11.0	42.5	37.0–40.0	Черлин, 1988
Ящурка средняя, <i>E. intermedia</i>	32.0	39.0	32.5–37.5	Черлин, 2019
Черепаха среднеазиатская, <i>Agrionemys horsfieldi</i>	27.0	36.5	32.0–34.0	Черлин, 2012
Полоз чешуелобый, <i>Spalerosophis diadema</i>	28.0	34.5	28.8–32.4	Черлин, 2013б
Эфа среднеазиатская, <i>Echis multisquamatus</i>	25.0	34.0	30.0–32.0	Черлин, 2013б
Гологлаз пустынный, <i>Ablepharus deserti</i>	25.0	33.0	27.0–31.0	Черлин, 2012а
Геккон каспийский, <i>Cyrtopodion caspius</i>	23.0	36.0	26.0–32.0	Черлин, 2012а
Геккон сцинковый, <i>Teratoscincus scincus</i>	16.0	33.0	27.5–33.0	Черлин, 2013а; Черлин и др., 1983
Геккон гребнепалый, <i>Crossobamont eversmanni</i>	18.0	32.0	28.0–32.0	Черлин, 2013а
Гюрза Чернова, <i>Macrovipera lebetina cernovi</i>	17.0	34.0	27.0–30.0	Черлин, Шепилов, 2014

Примечание. * Полная активность – животные находятся в физиологическом состоянии, в полной мере обеспечивающем эффективное протекание всех основных поведенческих актов (локомоции, терморегуляция, питание, секреция, территориальность, защита, коммуникации и т.п.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны (Черлин, 2014).

** Диапазон термостабилизации – довольно узкий диапазон высоких температур тела, который рептилии, находясь в состоянии полной активности, направленно и оперативно поддерживают.

серого геккона, живущего на стволах деревьев и не уходящего в убежища даже в самое жаркое время суток, критический максимум 43.5–44.0°, а у сцинкового геккона, обитающего там же, но встречающегося на поверхности только ночью, этот показатель 41.0–44.,0° (Черлин, Музыченко, 1984), т.е. эти цифры вполне сопоставимы. Но диапазоны термостабилизации двух этих видов равны соответственно 36–40° (Черлин, 1983) и 27.5–33° (Черлин и др., 1983), т.е. значительно различаются. При сравнении ушастых круглоголовок и сетчатых ящурок видно, что их модальные диапазоны термостабилизации очень сходны (38.8–39.8°), а критические максимумы различны (соответственно 49.0–49.5° и 44.0–45.0°) (Черлин, Музыченко, 1983б, 1988). Все это приводит к тому, что в одном и том же месте могут обитать виды как очень высокотемпературные, так и типичные мезофиллы. И действительно, почти половина видов (кроме, очевидно, группы наиболее термофильных), обладая своими показателями активности, могли бы обитать и в значительно более северных районах с более холодным и мягким климатом, включая степи и даже широколиственные леса. Но их там нет. Нетрудно такую же ситуацию экстраполировать и на другие районы, и на другой набор видов рептилий.

Принадлежность к группам термонейтрально или термостабильно активных рептилий (Черлин, 1983, 2012 и др.) также мало помогает в понимании специфики адаптации к разным климатическим зонам. Рептилии той или другой группы вполне успешно приспосабливаются к самому широкому спектру природно-климатических условий. Так, даже в жарких пустынях можно встретить представителей тех или других пресмыкающихся. В приведенном выше примере с герпетофауной Кызылкумов все агамиды, лацертиды и сцинциды относятся к термостабильно активным, а геккониды и змеи – к термонейтрально активным рептилиям. В таежной зоне, где климат холодный, также обитают, с одной стороны, прыткие и живородящие ящерицы, а с другой – обыкновенная гадюка и обыкновенный уж. И в пустыне, и в тайге обе группы пресмыкающихся вполне успешно приспособливаются к природно-климатическим условиям, используя микробиотическую и микроклиматическую мозаичность, разнообразие и формируя различные пространственно-временные структуры активности. Следовательно, и эти достаточно глубокие физиологические раз-

личия также не являются определяющими ни в адаптации к различным условиям среды, ни в географическом распространении пресмыкающихся.

Таким образом, можно сделать второй вывод: **сами по себе термобиологические и другие показатели активности не являются специфическими адаптациями к климату данного региона.**

Закономерности формирования пространственно-временной структуры активности, в свою очередь, базируются и на видоспецифичных физиологических, морфологических, поведенческих и других генетически фиксированных характеристиках. У близкородственных групп эти закономерности и многие характеристики часто бывают сходными (Черлин, 1989б и др.). Значит, если сравнивать близкородственные виды со сходными закономерностями, но с несколько различающимися абсолютными значениями указанных характеристик, то можно понять и объяснить разницу в их пространственно-временном, а также частично – биотопическом распределении и географическом размещении (Черлин, 1989б). Так, на адырах Нуратинского хребта (Узбекистан) в полосе шириной всего около 1 км встречаются совместно степная и туркестанская агамы. Температуры полной активности и модальные диапазоны термостабилизации у степных агам существенно выше, чем у туркестанских (табл. 4). В соответствии с этим степная агама населяет более жаркие остепненные открытые пространства низин около хребта, а туркестанская поднимается по ущельям и склонам в горы, где температуры среды более изменчивы, контрастны, к тому же их основной фон заметно ниже (Черлин, Чикин, 1991; Cherlin, 1989).

Подобное сравнение возможно и для туркестанской агамы и агамы Чернова, с которыми мы работали на хребте Кугитанг в Туркмении. Агамы Чернова выбирают заметно более низкие температуры тела и поэтому поднимаются намного выше в горы (более 2000 м над у.м.), чем туркестанские агамы (ниже 2000 м над у.м.). Агамы Чернова оказываются способны выдерживать большие перепады температур, для них характерно псевдо ТСП, когда они подолгу находятся на поверхности без солнца при достаточно низких температурах, располагаются на гребнях каменных выходов, чтобы лучше использовать недолго появляющееся солнце, и ожидают коротких периодов солнечной погоды для нагрева тела до температуры пол-

ной активности. Ниже по склонам, где живут туркестанские агамы, им будет явно жарко; при постоянно высокой температуре воздуха и горячих камнях им грозит там регулярный перегрев (Черлин, 2021).

Таблица 4. Термобиологические показатели двух видов горных агам (Черлин, 2021)

Виды	Температуры полной активности, °C		Диапазон термостабилизации, °C
	min	max	
Агама туркестанская, <i>Laudakia lehmanni</i>	35.0	39.0	35.0–37.5; Mo = 37.3
Агама Чернова, <i>Laudakia chernovi</i>	32.0	37.0	32.0–34.0; Mo = 33.6

В Кызылкумах симпатрично, на одних и тех же участках, совместно обитают два вида ящурок – линейчатая (*Eremias lineolata*) и средняя (*E. intermedia*), которые существенно отличаются по температурным характеристикам активности (табл. 5).

Таблица 5. Температурные характеристики активности двух видов ящурок западных Кызылкумов (Черлин, 2019)

Виды	Минимальная температура полной активности	Максимальная температура полной активности	Диапазон термостабилизации
Ящурка линейчатая, <i>Eremias lineolata</i>	34.0	41.0	35.0–37.5
Ящурка средняя, <i>E. intermedia</i>	32.0	39.0	32.5–37.5

Поддерживать видоспецифичные, различающиеся характеристики термального гомеостаза в одних и тех же биотопах помогает им поведенческая регуляция. Средние ящурки выбирают более затененные участки биотопов и часто используют для

регуляции температуры тела норы, тогда как линейчатые, наоборот, чаще активны на достаточно открытых участках. Кроме того, они по-разному распределяют свою активность по температурам поверхности почвы и, следовательно, по времени суток (рис. 15).

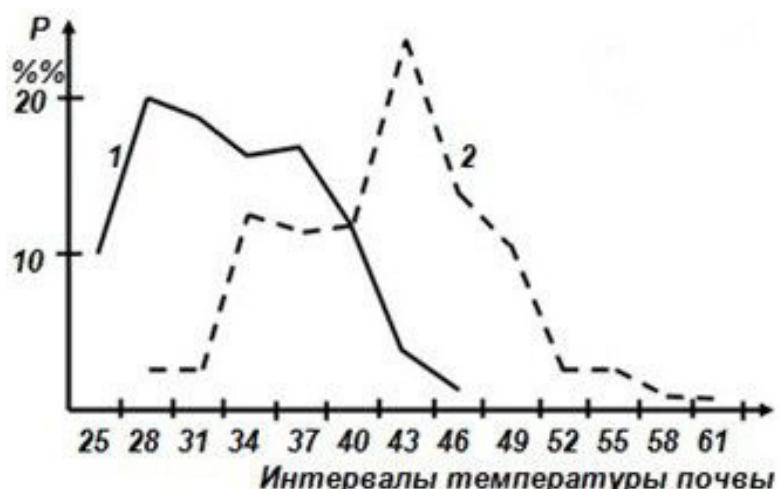


Рис. 15. Частота встреч двух видов ящурок при полной активности. P – частота встреч в %. 1 – средняя ящурка, 2 – линейчатая ящурка

Fig. 15. Frequency of occurrence of two species of racerunners (*Eremias*) at full activity. P – the frequency of meetings in %. 1 – *Eremias intermedia*, 2 – *E. lineolata*

Можно рассматривать целые герпетокомплексы на одной территории, внутри которых у разных видов различны терморегуляторные стратегии и разнообразны пространственно-временные структуры активности. Один пример такого рода герпетофауна Кызылкумов уже приведен (табл. 3).

Другой пример – герпетофауна горных ущелий Нуратинского хребта, где можно встретить набор фоновых видов: степная (*Trapelus sanguinolentus*) и туркестанская агамы (*Laudakia lehmanni*), быстрая ящурка (*Eremias velox*), туркестанский геккон (*Cyrtopodion fedtshenkoi*) и желтопузик (*Pseudopus apodus*) (Черлин, Чикин, 1991; Cherlin, 1989). Их термобиологические показатели приведены в табл. 6.

Хорошо прогреваемые участки дна ущелий занимали в основном быстрые ящурки и степные агамы, имеющие самые высокие температуры полной активности и модальные диапазоны термостабилизации. Туркестанские агамы, способные свободно лазать по скалам и вертикальным поверхностям и имеющие немного более низкие температурные показатели активности, занимали в основном вертикальные склоны и отвесные

поверхности камней и скал, тянущиеся намного выше в горы, которые хорошо прогревались солнцем, но не так длительно и регулярно, как дно ущелий внизу. А еще менее теплолюбивые туркестанские гекконы, которые мельче и легче агам, способные свободно передвигаться по вертикальным каменным поверхностям и потолку небольших пещер и пустот в скалах, ограниченно использовали открытые солнечные участки скал, в основном получая тепло от разогретых камней на склонах (как снаружи, так и внутри полостей, пустот и пещер). Желтопузики же, крупные, не умеющие лазать и ограниченно подвижные, с низким температурным предпочтением, могли населять только поймы саев и пологие глинисто-щебнистые поросшие травой склоны. Часто они держались недалеко от густых зарослей мяты и другой травы, растущей около родников. В качестве убежищ желтопузики использовали густые заросли травы, трещины скал и пустоты под камнями. Таким образом, распределение пресмыкающихся по стациям вполне соответствовало их термобиологическим показателям.

Таблица 6. Термобиологические показатели некоторых рептилий хребта Нуратау, Узбекистан (по: Черлин, 2012)

Виды	Температура полной активности, °C		Диапазон термостабилизации, °C	Температуры ночного покоя, °C	
	min	max		Весна	Лето
Агама степная, <i>Trapelus sanguinolentus</i>	37.0	44.5	38.0–42.0		
Агама туркестанская, <i>Laudakia lehmanni</i>	35.0	39.0	35.5–37.5 Mo = 37.3	18.0–20.0	25.0–27.0
Геккон туркестанский, <i>Cyrtopodion fedtshenkoi</i>	25.0	36.0	32.0–34.5 Mo = 33.3	18.0–20.0	25.0–27.0
Ящурка быстрая, <i>Eremias velox</i>	36.0	41.0	39.0–41.0 Mo = 39.5	17.0–19.0	25.0–27.0
Желтопузик, <i>Pseudopus apodus</i>	25.0	30.0	27.0–30.0 Mo = 28.0	17.0–19.0	20.0–22.0

В результате оказывается, что в одних и тех же местах могут жить рептилии с очень разными термобиологическими характеристиками.

Теперь сравним термобиологические характеристики активности у нескольких ви-

дов змей, обитающих в очень различных по климатическим условиям регионах, – обыкновенной гадюки из Карелии, среднеазиатской гюрзы из горных районов Узбекистана и среднеазиатской эфы из южных среднеазиатских пустынь (табл. 7).

Таблица 7. Термобиологические показатели ($^{\circ}\text{C}$) некоторых рептилий Средней Азии и севера Российской Федерации

Виды	Температура полной активности, $^{\circ}\text{C}$		Диапазон термостабилизации, $^{\circ}\text{C}$	Температуры ночного покоя, $^{\circ}\text{C}$	Источники
	min	max			
Средняя Азия					
Гюрза Чернова, <i>Macrovipera lebetina cernovi</i>	17.0	34.0	27.0–30.0	10.0–32.0	Черлин, Шепилов, 2014
Эфа среднеазиатская, <i>Echis multisquamatus</i>	25.0	34.0	30.0–32.0	10.0–32.0	Черлин, Целлариус, 1981
Полоз чешуелобый, <i>Spalerosophis diadema</i>	28.0	34.5	28.8–32.4	10.0–32.0	Черлин, 2013б
Гологлаз пустынный, <i>Ablepharus deserti</i>	25.0	33.0	27.0–31.0	15.0–25.0	Черлин, 2012
Геккон сцинковый, <i>Teratoscincus scincus</i>	16.0	33.0	27.0–33.0	10.0–32.0	Черлин и др., 1983
Геккон гребнепалый, <i>Crossobamont eversmanni</i>	18.0	32.0	28.0–32.0	10.0–32.0	Черлин, 2013а
Север Российской Федерации					
Гадюка обыкновенная, <i>Vipera berus</i>	28.0	37.0	32.0–35.0	10.0–20.0	Коросов, 2010; Коросов, Ганюшина, 2020
Ящерица живородящая, <i>Lacerta vivipara</i>	26.8	33.0	28.8–32.5	10.0–15.0	Черлин, 2012
Ящерица прыткая, <i>Lacerta agilis</i>	25.0	40.0	29.0–33.0	10.0–15.0	Либерман, Покровская, 1943

Из сказанного выше можно сделать третий вывод: если ориентироваться только на термобиологические характеристики рептилий, описывающие показатели их активности, то невозможно объяснить закономерности их приуроченности к различным природно-климатическим зонам. Градиентные свойства среды и возможности модификации пространственно-временной структуры активности позволяли бы конкретным видам рептилий занимать значительно более широкий спектр природно-климатических условий, чем тот, который они реально занимают. Другими словами, эти характеристики не являются специфическими адаптивными к условиям данных природно-климатических зон.

Все отмеченное выше говорит о том, что связь между термобиологическими показателями рептилий и показателями природных условий среды не всегда однозначна. Между ними существует важный посредник, который и определяет возможность адаптации – это системы терморегуляции. Благодаря системам прежде всего поведен-

ческой терморегуляции и некоторым физиологическим адаптациям рептилии как группа, имея потребность в нагреве тела хотя бы на недолгое время до уровней примерно от 28 до 42°, могут обитать как в экстремально жарких пустынях, так и в не менее экстремальных для их физиологии приполярных районах и высокогорьях.

Количество теплоты, полученное животным за сезон или год

Большое значение в адаптациях рептилий к условиям среды имеют не только прямые температурные воздействия, но и такой показатель, как «сумма эффективных температур», точнее – суммарное количество теплоты, которое получают рептилии, например, за год (табл. 8). Точное суммарное количество теплоты, выраженное в калориях, определить, конечно, чрезвычайно сложно, но можно рассчитать сравнительный показатель количества теплоты, которое получает животные за год, т.е. можно вычислить характеристику, которую возможно будет сравнивать у разных видов, – это сумма чисел, каждое из которых представляет собой

произведение температуры тела ($^{\circ}\text{C}$) на время, которое животное при этой температуре провело (час).

Подробная методика расчета этого показателя была разработана нами (Черлин, 2014). Например, ящерица провела 12 часов в норе при температуре тела примерно 25° ($12 \times 25 = 300$), 6 часов при температуре тела 32° ($6 \times 32 = 192$) (пока грелась, находилась в тени и т.п.) и 6 часов при температуре тела 37° в период полной активности на поверхности на солнце ($6 \times 37 = 222$). Тогда сравнительный показатель количества теплоты за день будет $300 + 192 + 222 = 714$. Упрощаем ситуацию и считаем, что весь год у ящерицы именно такой. Сравнительный показатель количества теплоты за год будет $714 \times 365 = 260610$. На самом же деле так не бывает: в году в данной географической локации бывает столько-то дней пасмурных, столько-то

солнечных, бывает столько-то месяцев (т.е. часов), когда ящерицы могут поддерживать у себя такую температуру, а столько-то, когда их температура будет ниже, а сколько-то месяцев (часов) ящерицы вообще будут находиться в зимнем убежище при температуре тела около примерно 5 или 10° . Зная климатические характеристики региона, зная поведение ящериц, их экологию, режим их суточной и сезонной активности, можно рассчитать эти показатели для каждого такого отрезка времени, когда температура тела ящерицы примерно одинакова, и сложить их. Тогда мы получим близкий к реальному сравнительный показатель количества теплоты, полученной ящерицей за год. И такой расчет можно произвести по каждому виду, в каждой географической точке, за день, месяц или год.

Таблица 8. Сравнительный показатель количества теплоты (в град. \times час.), полученной рептилиями данного вида за год (средние по нескольким регионам)

Виды	Примерные границы диапазона температур полной ак- тивности	Сравнительный показатель количества теплоты (в тысячах)			%%	Источники
		Min	Max			
За весь год						
Гадюка обыкновенная (<i>Vipera berus</i>)	13–40	46	85	69	100	Saint-Grons, 1980; Юмашев, 1995; Коросов, 2010; Коросов, Ганюшина, 2020; Черлин, 2014
Гюрза среднеазиатская (<i>Macrovipera lebetina černovi</i>)	17–34	–	–	159	285	Черлин, Шепилов, 2014; Черлин, 2014
Гадюка армянская (<i>Montivipera raddei</i>)	17–34	–	–	160	288	Черлин, 2014
Эфа среднеазиатская (<i>Echis multisquamatus</i>)	25–34	180	181	180	324	Черлин, Целлариус, 1981; Черлин, 2014
Тропические удавы	25–32	–	–	241	347	Черлин, 2014
Только за период активности (без зимовки)						
Гадюка обыкновенная	–	34	71	56	100	Черлин, 2014
Гюрза среднеазиатская	–	–	–	119	215	Черлин, 2014
Гадюка армянская	–	–	–	128	231	Черлин, 2014
Эфа среднеазиатская	–	148	156	151	272	Черлин, 2014
Тропические удавы	–	–	–	241	433	Черлин, 2014

Табл. 8 показывает, что, несмотря на слабо различающиеся термобиологические характеристики активности у всех четырех приведенных в таблице видов гадюковых змей, обитателей северных лесов и болот вплоть до полярного круга (обыкновенная гадюка), горных областей Кавказа и Средней Азии (горза и армянская гадюка) и равнинных южных пустынь средней Азии (среднеазиатская эфа), безусловные различия в климатических условиях обитания приводят к тому, что получаемое ими годовое количество теплоты может различаться более чем в 4 раза. А это серьезно отражается на возможностях их годичных физиологических циклов, например питания и размножения, что, в свою очередь, самым непосредственным образом влияет не столько на возможность выживания этих змей в таких условиях как отдельных животных (отдельные животные могут выжить и в намного более широком спектре климатических условий), сколько на возможности поддерживать жизнеспособность их популяций (прежде всего возможность при беременности полностью созреть яйцам или эмбрионам), т.е. на выживание в таких условиях данного вида.

Какие характеристики и реакции животных могут считаться адаптивными к условиям изменения климата?

Изучая в свое время организацию термобиологической сферы у рептилий, мы предположили, что по крайней мере некоторые термофизиологические характеристики (верхняя и нижняя границы диапазона температур полной активности, предпочитаемые и критические температуры) являются у этих животных стабильно видоспецифичными и не различаются в разных географических регионах и климатических зонах, в разных популяциях (Черлин, Музыченко, 1988; Черлин, 1989а, б, 2012, 2014, 2015). Но серьезные экспериментальные работы в этой области с применением современной исследовательской техники и программного компьютерного обеспечения, проведенные проф. А.В.Коросовым, показали неоднозначность этого нашего утверждения (Коросов и др., 2021 и др.). По нашим современным представлениям, важнейшее значение имеет, видимо, корректная интерпретация результатов исследований. Являются ли популяционные и прочие различия между одними и теми же характеристиками в 0.5–2.0° чисто математическими, статистическими или они имеют серьезное функциональное,

адаптивное значение? Пока этот важнейший вопрос остается без ответа...

Наши данные показывают, что, с одной стороны, в одних и тех же регионах могут обитать рептилии с очень различающимися термобиологическими характеристиками. С другой стороны, в регионах с сильно различающимися климатическими условиями могут обитать рептилии с очень сходными термобиологическими характеристиками (Черлин, 2014, 2015). Причиной этого являются прекрасно развитые комплексы физиологической и особенно поведенческой терморегуляции, которые нивелируют жесткость связи между термобиологией и климатом места обитания у рептилий. Это обстоятельство говорит о том, что чисто числовое выражение термобиологических характеристик может иметь весьма неоднозначное адаптивное значение. В таких условиях совершенно очевидно, что данная проблема является важной и сложной и требует дальнейшего изучения.

Заключение

Выводы о возможном влиянии изменений климата на термобиологические показатели при активности и терморезистентности у холоднокровных животных

Приведенные материалы демонстрируют, что один и тот же вид животных, у которых хорошо развита поведенческая терморегуляция (в данном случае это рептилии), может успешно жить в более теплых или более прохладных условиях, поскольку животные могут эффективно регулировать температуру тела, которая остается у них в одном и том же желательном диапазоне даже при достаточно широких колебаниях климатических температур. Это их свойство позволяет некоторым из них населять территории с очень различающимся климатом. Например, живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus*) успешно обитают в России почти от полярного круга до средних и даже некоторых южных регионов страны.

К сожалению, эти важные обстоятельства часто исследователями не учитываются. Так, например, в одной из недавно опубликованных статей обсуждается толерантность организмов пойкилтермных животных к высокой температуре среды (Калинникова и др., 2018). Эта тема обсуждалась в связи с возможностями адаптации к потеплению климата. При этом возможности регуляции температуры тела у разных групп животных

авторами вообще не учитывались: «*Организмы пойкилоптермных животных из-за отсутствия системы терморегуляции в ходе эволюции настроены на температурные параметры их экологических ниш, и эта настройка проявляется не только в наличии у организма физиологического оптимума температуры, но и в способности переносить неблагоприятное снижение и повышение температуры окружающей среды, обусловленное изменениями сезона и климата»* (Калинникова и др., 2018; с. 38). Но в этом обобщающем по смыслу утверждении имеется важное ошибочное допущение, предполагающее, что у пойкилоптермных (эктотермных, холоднокровных) животных отсутствует система терморегуляции. Да, у сидячих, например, мидий, она, видимо, отсутствует, хотя не исключено, что даже у них могут присутствовать некоторые биохимические и физиологические реакции, способствующие их приспособлению к меняющимся температурам (к сожалению, подобных работ мы пока не встречали). Действительно, у почвенных нематод, которых, собственно, и изучали авторы упомянутой нами статьи, система терморегуляции, по всей видимости, развита слабо (но это авторы как раз не исследовали). Но у многих пойкилоптермных (эктотермных, холоднокровных) животных, таких как, например, многие насекомые или некоторые рыбы и амфибии (в частности, ряд групп жаб), или тем более у рептилий системы поведенческой терморегуляции вполне хорошо развиты и очень эффективно работают. Отсюда, к сожалению, возникают многочисленные заблуждения и ошибки в общебиологических выводах из подобных работ.

В упомянутой нами статье изучаются механизмы теплового поражения, которые отождествляются с проблемой воздействия потепления климата. Но для слабо терморегулирующихся животных и для тех, кто активно и эффективно регулирует температуру тела с помощью поведенческих реакций, – это две разные проблемы. Поэтому экстраполировать данные о механизмах тепловой смерти, полученные на нематодах, на проблему приспособления позвоночных животных к потеплению климата, по нашему мнению, вообще некорректно. Решать проблему адаптации животных к потеплению климата нужно совершенно другими способами.

У животных, которые по ряду причин слабо или вообще не регулируют температуру тела (многие беспозвоночные, особенно

малоподвижные и сидячие, и низшие хордовые), термобиологические характеристики активности (подвижности, если она есть) и показатели терморезистентности (клеток, тканей или организма в целом) очень тесно связаны с температурными условиями внешней среды. Такие животные безальтернативно оказываются в условиях с меняющимися температурами и, чтобы выжить, они безусловно должны к ним адаптироваться прежде всего биохимическими или физиологическими способами.

Но у свободно передвигающихся животных (многих насекомых, позвоночных, прежде всего некоторых амфибий, всех рептилий и теплокровных), которые с помощью поведенческих реакций активно регулируют температура тела, более или менее успешно удерживая ее в физиологически необходимых границах, термобиологические характеристики активности должны быть связаны с тепловыми характеристиками внешней среды намного слабее, потому что поведенческие регуляторные механизмы нивелируют взаимодействие между ними. За счет разнообразных механизмов модификации пространственно-временной структуры активности эти животные могут эффективно сохранять параметры гомеостаза в очень широком спектре внешних температурных условий.

Эта ситуация очень логична и очевидна. Однако в действительности все происходит не совсем так, как можно было бы ожидать. В частности, материалы, приведенные в нашем обзоре, с одной стороны, показывают, что именно поведенческая терморегуляция позволяет животным с очень различающимися физиологическими требованиями к температуре успешно жить в одних и тех же, порой жестких климатических условиях. Так, например, симпатично живут высокотемпературная линейчатая ящурка и намного более мезофильная средняя ящурка. Но, с другой стороны, та же поведенческая терморегуляция допускает обитание животных со сходными требованиями к температуре при активности в сильно различающихся климатических зонах (среднеазиатская эфа в южных пустынях Средней Азии и обыкновенная гадюка в приполярных зонах).

Кроме того, даже сама связь между термобиологическими характеристиками активности и показателями тепловой резистентности часто оказывается неоднозначной. Мы показывали это на конкретных примерах, приведенных в данной нашей статье,

когда в жаркой пустыне могут симпатично обитать ящерицы с высокими верхними границами температуры тела при активности (ушастая круглоголовка и сетчатая ящурка), но у круглоголовки тепловая резистентность заметно выше, чем у ящурки.

Однако, с другой стороны, можно отметить и иные закономерности, которые пока мы однозначно объяснить не можем. Так, при сравнении более термофильной закавказской ящурки и менее термофильной ящурки Штрауха получается, что, несмотря на хорошо развитую систему поведенческой терморегуляции, у более термофильной при активности закавказской ящурки температурная выносливость также оказывается немного выше, чему у более мезофильной ящурки Штрауха (Ушаков, Даревский, 1959). Как это может сформироваться при такой системе терморегуляции – пока не понятно. И в чем тогда биологический смысл того, что тепловая выносливость клеток и тканей закавказских ящурок выше, чем у ящурок Штрауха, если с критическими температурами в природе они никогда не сталкиваются?

Подобная ситуация в природе далеко не уникальна. И единственное логичное объяснение, которое нам представляется реальным, сводится к тому, что диапазон температур полной активности и тепловая резистентность устанавливаются разными механизмами, которые тем не менее каким-то образом биохимически, физиологически или генетически увязаны между собой. Их сопряженность в данном случае не результат отбора по каждому из признаков отдельно, а просто действует он на оба показателя одновременно. Недавние специальные исследования показали, что поведение и физиологическая пластичность по отношению к высоким температурам определенным образом связаны, что может повлиять на то, как организмы реагируют на повыше-

ние температуры (Domínguez-Guerrero et al., 2019). Но при этом повышение тепловой резистентности само по себе не всегда может оказываться адаптивно обусловленным.

Приведенные примеры, таким образом, демонстрируют странную ситуацию: в некоторых случаях у рептилий температурные показатели их активности и резистентности могут быть связаны между собой, а в некоторых случаях – нет. В некоторых случаях климатические условия обитания жестко связаны с термобиологическими характеристиками ящериц, а в некоторых – нет. Следовательно, можно предполагать, что в некоторых случаях глобальное потепление может сильно повлиять на возможность обитания ящериц в данном регионе, а в некоторых – нет... Тогда каким образом при потеплении климата отбор может отсеять менее термофильные виды рептилий, если они разнообразными поведенческими приемами нивелируют влияние температурных условий на организм, эффективно сохраняя в относительном постоянстве характеристики термального гомеостаза в широком спектре внешних условий? И вообще – имеет ли какое-то значение в адаптации к потеплению климата такая вроде бы важная характеристика, как тепловая резистентность, для животных с хорошо развитой поведенческой терморегуляцией? А если это для них важно, то по каким причинам и как это может действовать?

Удовлетворительный ответ на эти вопросы мы сами пока дать не можем и в литературе мы пока не нашли на них ответов. Тем не менее, по нашему представлению, то, что эти вопросы наконец сформулированы в такой отчетливой форме, дает направление дальнейшим исследованиям и внушает надежду на возможность решения в перспективе этих и многих сопряженных экологических и эволюционных проблем.

Библиография

- Андроников В. Б. Пороговая температура теплового повреждения мускулатуры у лягушек и видоспецифичность клеточно-тканевой терморезистентности // Зоологический журнал. 1988. Т. 67, вып. 8. С. 1205–1213.
- Беляев Г. М. Физиологические различия между представителями одних и тех же видов водных беспозвоночных в экологически различных водоемах // III экологическая конференция: Тезисы докладов. Ч. 2. Киев, 1954.
- Ветеринарный энциклопедический словарь / Гл. ред. В. П. Шишков. М.: Советская энциклопедия, 1981. 640 с.
- Голованов В. К. Поведенческая терморегуляция пресноводных рыб. Эколо-физиологические и биохимические механизмы // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов: Материалы Всероссийской конференции с международным участием (Борок, 22–27 сентября 2012 г.). Кострома: Костромской печатный дом, 2012. С. 95–97.

- Голованов В. К. Эколо-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53, № 3. С. 286–314.
- Калинникова Т. Б., Шагидуллин Р. Р., Колсанова Р. Р., Белова Е. Б., Гайнутдинов Т. М., Гайнутдинов М. Х. Эволюция толерантности организмов пойкилтермных животных к высокой температуре среды // Российский журнал прикладной экологии. 2018. № 3. С. 38–52.
- Кароль И. Л., Киселев А. А. Парадоксы климата: Ледниковый период или обжигающий зной? . М.: АСТ-Пресс, 2013. 282 с.
- Колсанова Р. Р., Калинникова Т. Б., Белова Е. Б., Гайнутдинов Т. М., Гайнутдинов М. Х. О роли холинергических синапсов в термотолерантности почвенных нематод *Caenorhabditis elegans* и *Caenorhabditis briggsae* // Вестник ОГУ. 2014. № 9 (170). С. 135–139.
- Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88–103.
- Коросов А. В., Литвинов Н. А., Ганюшина Н. Д., Четанов Н. А. Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в разных частях ареала // Принципы экологии. 2021. № 3. С. 54–63.
- Кутенков А. П. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2009. 140 с.
- Кутенков А. П., Целлариус Н. Б. Особенности активности травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Карелии // Зоологический журнал. 1988, Т. 67, вып. 7. С. 1038–1045.
- Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоологический журнал. 1943. Т. 22, № 2. С. 247–256.
- Мышкин И. Ю. Механизмы регуляции процессов жизнедеятельности . Ярославль: ЯрГУ, 2016. 48 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология . М.: Мир, 1981. 400 с.
- Прессер Л. Температура // Сравнительная физиология животных / Под ред. Л. Прессера. М.: Мир, 1977. Т. 2. С. 84–209.
- Рубакина В. А., Кубряков А. А., Станичный С. В. Сезонный и суточный ход температуры вод Черного моря по данным термопрофилирующих дрейфующих буев // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2019. Т. 16, № 5. С. 268–281.
- Сапунов В. Б. Грядет глобальное похолодание . СПб.: АСТ, Астрель. 2010. 248 с.
- Серхенов М. Э., Мурадова А. О., Кичикулова М. Т. Глобальное похолодание: вызовы и возможности. Будущее глобального потепления // Вестник науки. 2024. Т. 4, № 5 (74). С. 2004–2007.
- Стрельников И. Д. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria* L. // Труды ЗИН АН СССР. 1935. Т. 2, № 4. С. 637–734.
- Стрельников И. Д. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых литоральных животных // Доклады Академии наук СССР. 1945. Т. 47, № 8. С. 626–628.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида // Зоологический журнал. 1955. Т. 34, вып. 3. С. 578–588.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида // Зоологический журнал. 1956. Т. 35, вып. 7. С. 953–964.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей – видовой признак пойкилтермных животных // Зоологический журнал. 1959. Т. 38, вып. 9. С. 1292–1302.
- Ушаков Б. П., Даревский И. С. Сравнение теплоустойчивости мышечных волокон и отношения к температуре у двух симпатических видов полупустынных ящериц // Доклады Академии наук СССР. 1959. Т. 128, № 4. С. 833–835.
- Целлариус А. Ю., Черлин В. А., Меньшиков Ю. Г. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 61–103.
- Черлин В. А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 6. С. 753–764.
- Черлин В. А. К термобиологии серого геккона (*Cyrtopodion russowii*), полосатой ящурки (*Eremias scripta*) и степной агамы (*Trapelus sanguinolentus*) в Восточных Каракумах // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1988. № 5. С. 36–43.
- Черлин В. А. Популяционные аспекты термальных адаптаций у пресмыкающихся // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. М., 1989. С. 135–172 (Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Серия Зоология позвоночных, т. 17.)
- Черлин В. А. Возрастная изменчивость термобиологических показателей у некоторых ящериц // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1989. № 1. С. 35–38.
- Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. 362 с.

- Черлин В. А. Сравнение термобиологии сцинкового (*Teratoscincus scincus scincus*) и гребнепалого (*Crossobatamon eversmanni*) гекконов // Вестник Тамбовского университета. Сер. Естественные и технические науки. 2013. Т. 18, вып. 6. С. 3110–3112.
- Черлин В. А. Сравнение термобиологии трех видов змей Средней Азии (*Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatum*) // Праці Українського герпетологічного товариства. 2013. № 4. С. 184–189.
- Черлин В. А. Рептилии: температура и экология . Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.
- Черлин В. А. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 1. С. 17–76.
- Черлин В. А. Термобиологический механизм пространственно-временного разобщения активности средней, *Eremias intermedia*, и линейчатой, *E. lineolata*, ящурок (*Reptilia, Lacertidae*) в Кызылкумах // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 1. С. 162–174.
- Черлин В. А. Термобиология и экология четырех видов агамовых ящериц в Средней Азии и на Северном Кавказе // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы VIII Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году науки и технологий в Российской Федерации. 10–25 сентября 2021. Нальчик, 2021. С. 124–125.
- Черлин В. А. Преадаптивность несократительного термогенеза в эволюции теплокровности у позвоночных // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 4. С. 375–392.
- Черлин В. А. Феномен псилютермии и его значение в биологии позвоночных животных // Принципы экологии. 2025. (в печати).
- 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. К методике определения критического максимума температуры тела некоторых среднеазиатских ящериц // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1984. № 5. С. 73–76.
- Черлин В. А., Музыченко И. В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоологический журнал. 1988. Т. 67, № 3. С. 406–416.
- Черлин В. А., Целлариус А. Ю. Зависимость поведения песчаной эфи, *Echis multisquamatus Cherlin 1981* от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука, 1981. С. 96–108. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 101.)
- Черлин В. А., Целлариус А. Ю., Громов А. В. К температурной биологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Каракумах // Экология. 1983. № 2. С. 84–87.
- Черлин В. А., Чикин Ю. А. К термобиологии ящериц горных районов Узбекистана // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 119–129.
- Черлин В. А., Шепилов С. А. Термобиология среднеазиатской гюрзы (*Macrovipera lebetina turanica*) хребта Нурага и гюрзы Чернова (*Macrovipera lebetina černovi*) западных Кызылкумов // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 2. С. 242–247.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда . М.: Мир, 1982. Т. 1. 416 с.
- Юмашев И. Ю. Термобиологические показатели обыкновенной гадюки в бассейне Верхней Волги // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 63–65.
- Bartholomew G. F., Bernd H. Endothermy in African Dung Beetles During Flight, Ball Making, and Ball Rolling // J. Exp. Biol. 1978. Vol. 73, Iss. 1. P. 65–83.
- Battaglia P., Andaloro F., Consoli P., Esposito V., Malara D., Musolino S., Peda C., Romeo T. Feeding habits of the Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L. 1758), in the central Mediterranean Sea (Strait of Messina) // Helgol. Mar. Res. 2013. Vol. 67. P. 97–107.
- Cabezas-Cartes F., Fernández J. B., Duran F., Kubisch E. L. Potential benefits from global warming to the thermal biology and locomotor performance of an endangered Patagonian lizard // PeerJ. 2019. No:7:e7437.
- Carey F. G., Kanwisher J. W., Brazier O., Gabrielson G., Casey J. G., Pratt H. L. Jr. Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias* // Copeia. 1982. No 2. P. 254–260.
- Compagno L. J. V. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). Vol. 2. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2002. P. 109–115.
- Cech J. J., Laurs R. M., Graham J. B. Temperature-induced changes in blood gas equilibria in the albacore, *Thunnus alalunga*, a warm-bodied tuna // J. exp. biol. 1984. Vol. 109, No 1. P. 21–34.
- Domínguez-Guerrero S. F., Muñoz M. M., Pasten-Téllez D. de J., Arenas-Moreno D. M., Rodríguez-Miranda L. A., Manríquez-Morán N. L., Méndez-de la Cruz F. R. Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population // J. Therm. Biol. 2019. Vol. 79. P. 135–143.

- Goldman K. J. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias* // *J. Comp. Physiol. B*. 1997. Vol. 167. P. 423–429.
- Goldman K. J., Anderson S. D., McCosker J. E., Klimley A. P. Temperature, swimming depth, and movements of a whiteshark at the South Farallon Islands, California // Klimley A. P., Ainley D. G. (eds.). *Great white sharks: ecology and behavior*. San Diego, CA: Academic Press, 1996. P. 111–120.
- Holland K. N., Sibert J. R. Physiological thermoregulation in bigeye tuna, *Thunnus dews* // *Environmental Biology of Fishes*. 1994. Vol. 40. P. 319–327.
- Kerr R. A. Mother Nature cools the greenhouse, but hotter times still lie ahead // *Science*. 2008. Vol. 230. P. 595.
- Kubisch E. L., Fernández J. B., Ibargüengoytía N. R. Vulnerability to climate warming of *Liolaemus pictus* (Squamata, Liolaemidae), a lizard from the cold temperate climate in Patagonia, Argentina // *J. Comp. Physiol. B*. 2016. Vol. 186, No 2. P. 243–253.
- Lambrinos J. G., Kleier C. C. Thermoregulation of juvenile Andean toads (*Bufo spinulosus*) at 4300 m // *Journal of Thermal Biology*. 2003. Vol. 28, No 1. P. 15–19.
- Li H, Zhu J, Cheng Y, Zhuo F, Liu Y, Huang J, Taylor B, Luke B, Wang M, González-Moreno P. Daily activity patterns and body temperature of the Oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen), in natural habitat // *Front. Physiol.* 2023. 14:1110998. DOI: 10.3389/fphys.2023.1110998
- McCosker J. E. The white shark, *Carcharodon carcharias*, has a warm stomach // *Copeia*. 1987. No 1. P. 195–197.
- Nakamura I., Matsumoto R., Sato K. Body temperature stability in the whale shark, the world's largest fish // *J. Exp. Biol.* 2020. Vol. 223, No 11: jeb210286.
- Pearson O. P., Brandford D. F. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // *Copeia*. 1976. № 1. P. 155–170.
- Prokosch, J., Bernitz, Z., Bernitz, H., et al. Are animals shrinking due to climate change? Temperature-mediated selection on body mass in mountain wagtails // *Oecologia*. 2019. No 189. P. 841–849.
- Saint-Girons H. Thermoregulation in reptiles with special reference to the tuatara and its ecophysiology // *Tuatara*. 1980. Vol. 24. No 2. P. 59–80.
- Senanayake U. I., Siriwardana S., Weerakoon D. K., Wijesinghe M. R. Combating Extreme Tropical Seasonality: Use of Rock Crevices by the Critically Endangered Frog *Nannophrys marmorata* in Sri Lanka // *Herpetological Conservation and Biology*. 2019. Vol. 14, No 1. P. 261–268.
- Sepulveda C. A., Dickson K. A., Bernal D., Graham J. B. Elevated red myotomal muscle temperatures in the most basal tuna species, *Allothunnus fallai* // *J. Fish Biol.* 2008. Vol. 73, Iss. 1. P. 241–249.
- Sinsch U. Behavioural thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes // *Oecologia*. 1989. Vol. 80, No 1. P. 32–38.
- Teo S. L. H., Boustany A., Dewar H., Stokesbury M. J. W., Weng K. C., Beemer S., Seitz A. C., Farwell C. J., Prince E. D., Block B. A. Annual migrations, diving behavior, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, on their Gulf of Mexico breeding grounds // *Mar. Biol.* 2007. Vol. 151. P. 1–18.
- Tricas T. C., McCosker J. E. Predatory behavior of the whiteshark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology // *Proc. Calif. Acad. Sci.* 1984. Vol. 43. P. 221–238.
- Wild K. H., Huey R. B., Pianka E. R., Clusella-Trullas S., Gilbert A. L., Miles D. B., Kearney M. R. Climate change and the cost-of-living squeeze in desert lizards // *Science*. 2025. Vol. 387, Iss. 6731. P. 303–309.
- Wood R. Natural ups and downs // *Nature*. 2008. Vol. 453. P. 43–44.

Благодарности

Сердечно благодарю моих друзей И. Ю. Барсукова и И. Л. Окштейна за то, что нашли время и согласились обсуждать со мной темы, затронутые в этой статье.

ADAPTATIONS OF DIFFERENT ECTOTHERMIC ANIMALS TO GLOBAL CLIMATE CHANGES

CHERLIN
Vladimir Alexandrovich

DSc, Dagestan state university, 43-a M.Gadzhiev St., Makhachkala
367000 Republik of Dagestan, cherlin51@mail.ru

Key words:
invertebrates
vertebrates
reptiles
thermal biology
thermal resistance
ectothermic animals
global warming

Summary: The article analyzes data on the thermobiological characteristics of activity and thermal endurance in invertebrates and vertebrates, the relationship between these groups of indicators and their possible significance in adapting to global climate changes. In animals that poorly regulate body temperature (many invertebrates, especially inactive and sedentary ones, and lower chordates), the thermobiological characteristics of activity and the thermoresistance of cells, tissues, or the whole organisms are very closely related to the environmental temperature conditions. Such animals have no alternative to find themselves in conditions with changing temperatures. And in order to survive, they adapt to them by biochemical or physiological means. In free-moving animals, which actively regulate body temperature through behavioral reactions, and so more or less successfully keep it within physiologically necessary limits (many insects, vertebrates – some amphibians, all reptiles and warm-blooded animals), the thermobiological characteristics of activity are much weaker related to the thermal characteristics of the environment, because behavioral regulatory mechanisms neutralize the interaction between them. Due to various mechanisms of modification of the spatiotemporal structure of activity, these animals can effectively maintain the fairly narrow parameters of thermal homeostasis in a very wide range of external temperature conditions. In such animals, even global climate changes can have an ambiguous effect on their adaptive capabilities. Thus, the problem of the influence of global warming has no simple solution, since many physiological properties and reactions of various organisms related to temperature do not always carry an unambiguous adaptive load. To solve these problems, we can formulate some important questions. How can natural selection eliminate less thermophilic reptile species during the climate warming, if they neutralize the effect of thermal conditions on the body temperature by a variety of behavioral reactions, effectively maintaining the characteristics of thermal homeostasis in a wide range of external conditions? Do such seemingly important properties as thermobiological activity characteristics and thermal resistance have any significance in adapting to climate warming for animals with well-developed behavioral thermoregulation? And if it is important to them, for what reasons, and how it can work? The answers to these questions have yet to be found.

Reviewer: K. Y. Lotiev

Reviewer: V. A. Ilyuha

Received on: 22 June 2025

Published on: 29 September 2025

References

- Cherlin V.A., 1989 b. Vozrastnaya izmenchivost' termobiologicheskikh pokazateley u nekotorykh yascheric, Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR, seriya biologicheskikh nauk. No. 1. P. 35–38.
- Andronikov V.B. Porogovaya temperatura teplovogo povrezhdeniya muskulatury u lyagushek i vidospecifichnost' kletochno-tkaneyoy termorezistentnosti, Zool. zh. 1988. T. 67. Vyp. 8. P. 1205–1213.
- Bartholomew G.F., Bernd H., 1978. Endothermy in African Dung Beetles During Flight, Ball Making, and Ball Rolling, J. Exp. Biol. Vol. 73. Iss. 1. P. 65–83.
- Battaglia P., Andaloro F., Consoli P., Esposito V., Malara D., Musolino S., Peda C., Romeo T., 2013. Feeding habits of the Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L. 1758), in the central Mediterranean Sea (Strait of Messina), Helgol. Mar. Res. Vol. 67. P. 97–107.
- Belyaev G.M. Fiziologicheskie razlichiyu mezhdu predstaviteleyami odnih i teh zhe vidov vodnyh bespozvonochnyh v ekologicheskikh razlichnyh vodoemah., III ekologicheskaya konferenciya. 1954. Tezisy dokladov. Ch. 2. Kiev.
- Cabezas-Cartes F., Fernández J.B., Duran F., Kubisch E.L., 2019. Potential benefits from global warming

- to the thermal biology and locomotor performance of an endangered Patagonian lizard, PeerJ. No:7:e7437.
- Carey F.G., Kanwisher J.W., Brazier O., Gabrielson G., Casey J.G., Pratt H.L.Jr, 1982. Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*, *Copeia*. No. 2. P. 254–260.
- Cech J.J., Laurs R.M., Graham J.B., 1984. Temperature-induced changes in blood gas equilibria in the albacore, *Thunnus alalunga*, a warm-bodied tuna, *J. exp. biol.* Vol. 109. No. 1. P. 21–34.
- Cellarius A.Yu., Cherlin V.A., Men'shikov Yu.G., 1991. Predvaritel'noe soobschenie o rabotah po izucheniiyu biologii *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) v Sredney Azii, Gerpetologicheskie issledovaniya. Leningrad: LISP. No. 1. P. 61–103.
- Cherlin V.A., 1983. Sposoby adaptacii presmykayuschihsya k temperaturnym usloviyam sredy, *Zhurnal obshchey biologii*. T. 44. No. 6. P. 753–764.
- Cherlin V.A., 1988. K termobiologii serogo gekkona (*Cyrtopodion russowii*), polosatoy yaschurki (*Eremias scripta*) i stepnoy agamy (*Trapelus sanguinolentus*) v Vostochnyh Karakumah, *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR*, seriya biologicheskikh nauk. No. 5. P. 36–43.
- Cherlin V.A., 1989 a Populyacionnye aspekty termal'nyh adaptaciy u presmykayuschihsya, Problemy populyacionnoy ekologii zemnovodnyh i presmykayuschihsya. Moskva. P. 135–172 (Itogi nauki i tekhniki. VINITI. Seriya Zoologiya pozvonochnyh, t. 17).
- Cherlin V.A., 2012. Termobiologiya reptiliy. Obschaya koncepciya. SPb.: Izdatel'stvo «Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr "BLIC"». 362 p.
- Cherlin V.A., 2013a. Sravnenie termobiologii scinkovogo (*Teratoscincus scincus scincus*) i grebnepalogo (*Crossobamon eversmanni*) gekkonov, *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser. Estestvennye i tehnicheskie nauki*. T. 18. Vyp. 6. P. 3110–3112.
- Cherlin V.A., 2013b. Sravnenie termobiologii treh vidov zmey Sredney Azii (*Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatum*), Praci Ukrains'kogo gerpetologichnogo tovaristva. No. 4. P. 184–189.
- Cherlin V.A., 2014. Reptilii: temperatura i ekologiya. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing. 442 p.
- Cherlin V.A., 2015. Teplovye adaptacii reptiliy i mehanizmy ih formirovaniya, *Principy ekologii*. T. 4. No. 1. P. 17–76.
- Cherlin V.A., 2019. Termobiologicheskiy mehanizm prostranstvenno-vremennogo razobscheniya aktivnosti sredney, *Eremias intermedia*, i lineychatoy, *E. lineolata*, yaschurok (Reptilia, Lacertidae) v Kyzylkumah, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. No. 1. P. 162–174.
- Cherlin V.A., 2021. Termobiologiya i ekologiya chetyreh vidov agamovyh yascheric v Sredney Azii i na Severnom Kavkaze, Gornye ekosistemy i ih komponenty. Materialy VIII Vserossiyskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyaschennoy Godu nauki i tekhnologiy v Rossiskoy Federacii. 10-25 sentyabrya 2021. Nal'chik. P. 124–125.
- Cherlin V.A., 2023. Preadaptivnost' nesokratitel'nogo termogeneza v evolyucii teplokrovnosti u pozvonochnyh, Uspehi sovremennoy biologii. T. 143. No. 4. P. 375–392.
- Cherlin V.A., 2025. Fenomen psilotermii i ego znachenie v biologii pozvonochnyh zhivotnyh, *Principy ekologii* (v pechat'i).
- Cherlin V.A., Cellarius A.Yu., 1981. Zavisimost' povedeniya peschanoy efy, *Echis multisquamatus* Cherlin 1981 ot temperaturnyh usloviy v Yuzhnoy Turkmenii, Fauna i ekologiya amfibiy i reptiliy palearkticheskoy Azii. L.: Nauka. P. 96–108 (Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR, t. 101).
- Cherlin V.A., Cellarius A.Yu., Gromov A.V., 1983. K temperaturnoy biologii scinkovogo gekkona (*Teratoscincus scincus*) v Karakumah, *Ekologiya*. No. 2. P. 84–87.
- Cherlin V.A., Chikin Yu.A., 1991. K termobiologii yascheric gornyh rayonov Uzbekistana, Gerpetologicheskie issledovaniya. Leningrad: LISP. No. 1. P. 119–129.
- Cherlin V.A., Muzychenko I.V., 1983. Termobiologiya i ekologiya setchatoy yaschurki (*Eremias grammica*), ushastoy (*Phrynocephalus mystaceus*) i peschanoy (*Ph. interscapularis*) kruglogolovok letom v Karakumah, *Zoologicheskiy zhurnal*. T. 62. No. 6. P. 897–908.
- Cherlin V.A., Muzychenko I.V., 1984. K metodike opredeleniya kriticheskogo maksimuma temperatury tela nekotoryh sredneaziatskikh yascheric, *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR*, seriya biologicheskikh nauk. No. 5. P. 73–76.
- Cherlin V.A., Muzychenko I.V., 1988. Sezonnaya izmenchivost' termobiologicheskikh pokazateley nekotoryh aridnyh yascheric, *Zoologicheskiy zhurnal*. T. 67. No. 3.P. 406–416.
- Cherlin V.A., Shepilov P.A. Termobiologiya sredneaziatskoy gyurzy (*Macrovipera lebetina turanica*) hrepta Nuratau i gyurzy Chernova (*Macrovipera lebetina černovi*) zapadnyh Kyzylkumov, *Zoologicheskiy zhurnal*. 2014. T. 93, No.2. Str. 242–247.
- Compagno L.J.V., 2002. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). Volume 2. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. P. 109–115.
- Domínguez-Guerrero S.F., Muñoz M.M., Pasten-Téllez D.de J., Arenas-Moreno D.M., Rodríguez-Miranda

- L.A., Manríquez–Morán N.L., Méndez–de la Cruz F.R., 2019. Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population, *J. Therm. Biol.* Vol. 79. P. 135–143.
- Goldman K.J., 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*, *J. Comp. Physiol. B*. Vol. 167. P. 423–429.
- Goldman K.J., Anderson S.D., McCosker J.E., Klimley A.P., 1996. Temperature, swimming depth, and movements of a whiteshark at the South Farallon Islands, California. In: Klimley A.P., Ainley D.G. (eds). *Great white sharks: ecology and behavior*, San Diego, CA: Academic Press. P. 111–120.
- Golovanov V.K., 2012. *Povedencheskaya termoregulyaciya presnovodnyh ryb*. Ekologo-fiziologicheskie i biohimicheskie mehanizmy, Fiziologicheskie, biohimicheskie i molekuljarno-geneticheskie mehanizmy adaptaciy gidrobiontov. Materialy Vserossijskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem (Borok, 22–27 sentyabrya 2012 g.). Kostroma: «Kostromskoy pechatnyy dom». P. 95–97.
- Golovanov V.K., 2013. Ekologo-fiziologicheskie zakonomernosti raspredeleniya i povedeniya presnovodnyh ryb v termogradientnyh usloviyah, *Voprosy ihtiologii*. T. 53. No. 3. P. 286–314.
- Holland K.N., Sibert J.R., 1994. Physiological thermoregulation in bigeye tuna, *Thunnus dews*, *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 40. P. 319–327.
- Kalinnikova T.B., Shagidullin R.R., Kolsanova R.R., Belova E.B., Gaynudinov T.M., Gaynudinov M.H. Evolyuciya tolerantnosti organizmov poykilotermnyh zhivotnyh k vysokoy temperature sredy, *Rossijskiy zhurnal prikladnoy ekologii*. 2018. No. 3. P. 38–52.
- Karol' I.L., Kiselev A.A., 2013. *Paradoksy klimata: Lednikovy period ili obzhigayuschiy znoy?* M.: AST-Pre-sp. 282 p.
- Kerr R.A., 2008. Mother Nature cools the greenhouse, but hotter times still lie ahead, *Science*. V.230. P.595.
- Kolsanova R.R., Kalinnikova T.B., Belova E.B., Gaynudinov T.M., Gaynudinov M.H., 2014. O roli holiner-gicheskikh sinapsov v termotolerantnosti pochvennyh nematod *Caenorhabditis elegans* i *Caenorhabditis briggsae*, *Vestnik OGU*. No.9 (170). P. 135-139.
- Korosov A.V., 2010. *Ekologiya obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L.) na Severe*. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU. 264 p.
- Korosov A.V., Ganyushina N.D., 2020. Metody ocenki parametrov termoregulyacii reptiliy (na primere obyknovennoy gadyuki, *Vipera berus L.*), *Principy ekologii*. No. 4. P. 88–103.
- Korosov A.V., Litvinov N.A., Ganyushina N.D., Chetanov N.A., 2021. Parametry termoregulyacii obyknovennoy gadyuki (*Vipera berus L.*) v raznyh chastyah areala, *Principy ekologii*. No. 3. P. 54–63.
- Kubisch E.L., Fernández J.B., Ibargüengoytía N.R., 2016. Vulnerability to climate warming of *Liolaemus pictus* (Squamata, Liolaemidae), a lizard from the cold temperate climate in Patagonia, Argentina, *J Comp. Physiol. B*. Vol. 186. No 2. P. 243–53.
- Kutakov A.P., 2009. *Ekologiya travyanoy lyagushki (Rana temporaria L., 1758) na Severo-zapade Rossii*. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU. 140 p.
- Kutakov A.P., Cellarius N.B., 1988. Osobennosti aktivnosti travyanoy lyagushki (*Rana temporaria*) v Karelii, *Zool. zhurn.* T. 67. Vyp. 7. P. 1038–1045.
- Lambrinos J.G., Kleier C.C., 2003. Thermoregulation of juvenile Andean toads (*Bufo spinulosus*) at 4300 m, *Journal of Thermal Biology*. Vol. 28. No. 1. P. 15–19.
- Li H, Zhu J, Cheng Y, Zhuo F, Liu Y, Huang J, Taylor B, Luke B, Wang M, González-Moreno P, 2023. Daily activity patterns and body temperature of the Oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen), in natural habitat, *Front. Physiol.* 14:1110998. doi: 10.3389/fphys.2023.1110998
- Lberman P.P., Pokrovskaya I.V., 1943. Materialy po ekologii prytkoy yaschericy, *Zool. zh.* T. 22. No. 2. P. 247–256.
- McCosker J.E., 1987. The white shark, *Carcharodon carcharias*, has a warm stomach, *Copeia*. No. 1. P. 195–197.
- Myshkin I.Yu. *Mehanizmy regulyacii processov zhiznedeyatel'nosti*. Yaroslavl': YarGU. 2016. 48 p.
- Nakamura I., Matsumoto R., Sato K., 2020. Body temperature stability in the whale shark, the world's largest fish, *J. Exp. Biol.* Vol. 223. No 11: jeb210286.
- Pearson O.P., Brandford D.F., 1976. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru, *Copeia*. No. 1. P. 155–170.
- Pianka E. *Evolucionnaya ekologiya*. M.: Mir, 1981. 400 c.
- Prokosch, J., Bernitz, Z., Bernitz, H., et al., 2019. Are animals shrinking due to climate change? Temperature-mediated selection on body mass in mountain wagtails, *Oecologia*. No 189. P. 841–849.
- Prosser L. *Temperatura, Sravnitel'naya fiziologiya zhivotnyh*, Pod red. L. Prossera. M.: Mir, 1977. T. 2. P. 84–209.
- Rubakina V.A., Kubryakov A.A., Stanichny P.V., 2019. Sezonnyy i sutochnyy hod temperatury vod Chernogo morya po dannym termoprofiliruyuschih dreyfuyuschih buev, Sovremennye problemy distancionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa. T. 16. No. 5. P. 268–281.
- Saint-Girons H. Thermoregulation in reptiles with special reference to the tuatara and its ecophysiology,

- Tuatara. 1980. V. 24. N 2. P. 59–80.
- Sapunov V.B., 2010. Gryadet global'noe poholodanie. SPb.: AST, Astrel'. 96 p.
- Senanayake U.I., Siriwardana S., Weerakoon D.K., Wijesinghe M.R., 2019. Combating Extreme Tropical Seasonality: Use of Rock Crevices by the Critically Endangered Frog *Nannophrys marmorata* in Sri Lanka, Herpetological Conservation and Biology. 2019. Vol. 14. No 1. P. 261–268.
- Sepulveda C.A., Dickson K.A., Bernal D., Graham J.B., 2008. Elevated red myotomal muscle temperatures in the most basal tuna species, *Allothunnus fallai*, J. Fish Biol. Vol. 73. Iss. 1. P. 241–249.
- Serhenov M.E., Muradova A.O., Kichikulova M.T., 2024. Global'noe poholodanie: vyzovy i vozmozhnosti. Budushee global'nogo potepleniya, Vestnik nauki. T. 4. No.5 (74). P. 2004–2007.
- Shmidt-Niel'sen K. Fiziologiya zhivotnyh. Prisposoblenie i sreda. M.: Mir, 1982. T. 1. 416 p.
- Sinsch U. Behavioural thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes, Oecologia. 1989. Vol. 80. No 1. P. 32–38.
- Strel'nikov I.D. Deystvie solnechnoy radiacii i mikroklimata na temperaturu tela i povedenie lichenok aziatskoy saranchi *Locusta migratoria* L., Tr. ZIN AN SSSR. 1935. T. 2. No. 4. P. 637–734.
- Strel'nikov I.D. Deystvie solnechnoy radiacii na temperaturu tela nekotoryh litoral'nyh zhivotnyh, Doklady Akademii Nauk SSSR. 1945. T. 47. No. 8. C. 626–628.
- Teo S.L.H., Boustany A., Dewar H., Stokesbury M.J.W., Weng K.C., Beemer S., Seitz A. C., Farwell C.J., Prince E.D., Block B.A., 2007. Annual migrations, diving behavior, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, on their Gulf of Mexico breeding grounds, Mar. Biol. Vol. 151. P.1–18.
- Tricas T.C., McCosker J.E., 1984. Predatory behavior of the whiteshark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology, Proc. Calif. Acad. Sci. Vol. 43. P. 221–238.
- Ushakov B.P. Teploustoychivost' muskulatury midiy i piyavok v svyazi s usloviyami sushestvovaniya vida, Zool. zh. 1955. T. 34. Vyp. 3. P. 578–588.
- Ushakov B.P. Teploustoychivost' somaticeskoy muskulatury zemnovodnyh v svyazi s usloviyami sushestvovaniya vida, Zool. zh. 1956. T. 35. Vyp. 7. P. 953–964.
- Ushakov B.P. Teploustoychivost' tkaney – vidovoy priznak poykilotermnyh zhivotnyh, Zool. zh. 1959. T. 38. Vyp. 9. P. 1292–1302.
- Ushakov B.P., Darevskiy I.P. Sravnenie teploustoychivosti myshechnyh volokon i otnosheniya k temperatuire u dvuh simpaticheskikh vidov polupustynnyh yascheric, Doklady Akademii nauk SSSR. 1959. T. 128. No. 4. P. 833–835.
- Veterinarnyy enciklopedicheskiy slovar'. Gl. red. V. P. Shishkov. M.: Sovetskaya Enciklopediya. 1981. 640 p.
- Wild K.H., Huey R.B., Pianka E.R., Clusella-Trullas S., Gilbert A.L., Miles D.B., Kearney M.R., 2025. Climate change and the cost-of-living squeeze in desert lizards, Science. Vol. 387. Is. 6731. P. 303–309.
- Wood R., 2008. Natural ups and downs, Nature. V. 453. P. 43–44.
- Yumashev I.Yu. Termobiologicheskie pokazateli obyknovennoy gadyuki v basseyne Verhney Volgi, Pervaya konferenciya gerpetologov Povolzh'ya: Tez. dokl. Tol'yatti, 1995. P. 63–65.

УДК 581.526.325(282.247.211)

ОЦЕНКА МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА В ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЕ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

КАЛИНКИНА
Наталия Михайловна

доктор биологических наук, Федеральный исследовательский центр Карельский научный центр РАН, Россия, Республика Карелия, 185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50, cerioda@mail.ru

ТЕКАНОВА
Елена Валентиновна

кандидат биологических наук, Федеральный исследовательский центр Карельский научный центр РАН, Россия, Республика Карелия, 185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50, etekanova@mail.ru

Ключевые слова:
Онежское озеро
фитопланктон
хлорофилл а
браунификация
антропогенная нагрузка

Аннотация: Экосистема Петрозаводской губы Онежского озера в настоящее время находится в условиях изменения внешних факторов среды. Существенно снизилась нагрузка на залив сточных вод Петрозаводского промцентра. Одновременно происходит браунификация вследствие потепления климата и увеличения речного стока, несущего гумусовые органические вещества и фосфор в залив. Для оценки комплексного влияния этих факторов на экосистему Петрозаводской губы были изучены многолетние изменения фитопланктона и хлорофилла а, которые определяют биопродуктивность водоема. Выполнен статистический анализ биомасс двух групп фитопланктона – диатомового и недиатомового (зеленые, золотистые, пирофитовые, эвгленовые, ксантофитовые, цианобактерии) и концентрации хлорофилла а в 1992–2018 гг. Анализ проводился отдельно для весеннего и летнего фитопланктона. Коэффициент корреляции Спирмена не выявил достоверных изменений в биомассе диатомового и недиатомового фитопланктона, а также хлорофилла а весной. Доля диатомей в сообществе была достаточно устойчива в течение всего периода наблюдений (коэффициент вариации 60–100 %). Изменчивость доли недиатомовых водорослей в сообществе возросла с 1–10 до 1–44 %. В летний период отмечена заметная, но недостоверная тенденция к снижению биомассы диатомового планктона и повышению биомассы недиатомовых водорослей. В то же время летом выявлено достоверное снижение концентрации хлорофилла а в воде. Это может быть связано с уменьшением развития летнего диатомового комплекса, который составляет до 80 % биомассы сообщества. Более высокую информативность величин хлорофилла а определяет их более низкая вариабельность (коэффициент вариации 38 %). Мы полагаем, что на данном этапе функционирования экосистемы залива снижение количества фитопланктона происходит в основном вследствие уменьшения антропогенной нагрузки.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Н. Шаров

Получена: 12 мая 2025 года

Подписана к печати: 25 сентября 2025 года

Введение

В настоящее время можно выделить два основных фактора внешнего воздействия на водные сообщества Петрозаводской губы Онежского озера – антропогенное эвтрофирование при поступлении сточных вод г. Петрозаводска и потепление климата. Потепление климата, в свою очередь, влияет на экосистему Онежского озера прямо – через изменение температурного режима и косвенно – через водосборную территорию посредством усиления стока аллохтонных веществ в водоем. Сценарий изменения водных сообществ при эвтрофировании экосистем хорошо известен и поэтому прогнозируем. Также известно, что в экосистемах больших глубоких водоемов при снижении антропогенной нагрузки происходят процессы реолиготрофизации (Петрова и др., 1987). Процесс трансформации экосистем в современных условиях потепления климата находится пока в стадии активного изучения механизмов наблюдающихся изменений (Shimoda et al., 2011; Izmest'eva et al., 2016). Кроме повышения температуры, для водоемов гумидной зоны еще одним откликом экосистемы на потепление климата стала браунификация, т.е. увеличение цветности воды и содержания в ней железа и железосвязанного фосфора в связи с возрастанием стока аллохтонных веществ (Lehtovaara et al.,

2014; Lenard, Ejankowski, 2017; Kalinkina et al., 2020). Совместное воздействие новых климатических условий и изменения антропогенной нагрузки усложняет выяснение их влияния на водные сообщества. Эти виды воздействия на биоту могут проявляться в виде антагонистических, синергетических или аддитивных взаимодействий (Теканова и др., 2018; Creed et al., 2018).

Целью настоящей работы было изучение многолетних изменений количественных показателей фитопланктона Петрозаводской губы Онежского озера, находящейся под влиянием антропогенной нагрузки и стока аллохтонных веществ.

Материалы

Петрозаводская губа находится в северо-западной части Онежского озера. Длина залива достигает 19 км, средняя ширина 7 км, площадь поверхности 125 км², средняя глубина 18.2 м, максимальная – 28 м, объем водных масс 1.17 км³ (рис. 1). На побережье губы расположен г. Петрозаводск. В Петрозаводскую губу поступают воды реки Шуи, второго по величине притока Онежского озера (96 % речного стока в губу), малых городских рек Лососинка и Неглинка, ливневые канализационные воды и сточные воды коммунально-промышленного центра г. Петрозаводска.

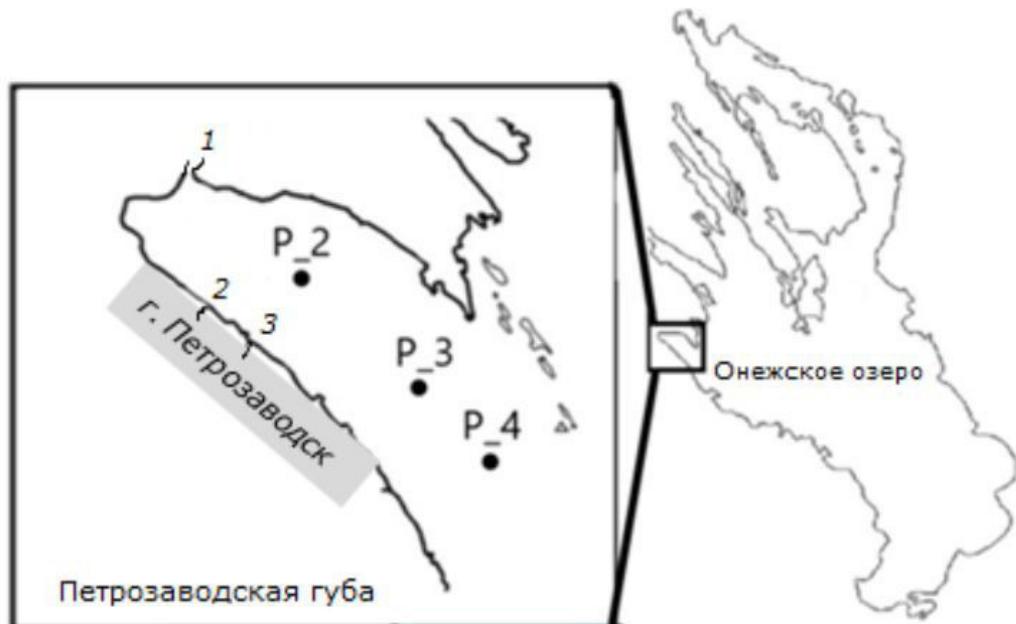


Рис. 1. Карта-схема Петрозаводской губы Онежского озера с расположением станций отбора проб. 1 – р. Шуя, 2 – р. Неглинка, 3 – р. Лососинка

Fig. 1. Schematic map of the Petrozavodskaya Bay of Lake Onego with the location of sampling stations. 1 – Shuya River, 2 – Neglinka River, 3 – Lososinka River

В период открытой воды выделяются два природных состояния экосистемы Петрозаводской губы – весенне и летне-осенне. Весной, когда залив отделен термобаром от открытого плеса озера, качество воды определяется водами р. Шуя. В это время наблюдаются высокие показатели цветности воды (73 град.), растворенного С_{орг} (10–12 мг/л), Р_{общ} (22 мкг/л), Fe_{общ} (0.42 мг/л) (Калинкина и др., 2019) и проходит единственный сезонный максимум фитопланктона. Весной экосистема залива характеризуется как эвтрофная. Летом и осенью решающее значение имеют озерные воды, заполняющие залив вследствие его высокой открытости. Показатели цветности воды, С_{орг}, Р_{общ}, Fe_{общ} в воде снижаются до 36 град., 8.7 мг/л, 15 мкг/л и 0.14 мг/л соответственно (Kalinkina et al., 2020), а состояние экосистемы характеризуется как олиго-мезотрофное.

В работе выполнен анализ многолетних данных (1992–2018 гг.) по биомассе фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* в воде из зарегистрированных баз данных (Сярки и др., 2015; Сабылина и др., 2018) и архивных материалов Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН. Пробы воды брались на трех станциях (см. рис. 1) в пелагической глубоководной зоне губы (25 м) из верхнего слоя, равного глубине двух прозрачностей воды. Характеристики цветности воды для анализа многолетних изменений гидрооптических свойств воды были взяты из публикации (Калинкина и др., 2019).

Методы

Анализ данных по фитопланктону выполнялся отдельно для двух больших групп сообщества. Первая группа представлена диатомовым фитопланктоном – основным компонентом альгоценозов озера, составляющим до 99 % их биомассы (Вислянская, 1999; Чекрыжева, 2018). Во вторую группу были объединены остальные представители фитопланктона (зеленые, цианобактерии, золотистые, пирофитовые, эвгленовые, ксантофитовые), которые значительно меньше представлены в сообществе и, как следствие, характеризуются очень высокой изменчивостью.

В соответствии с разными состояниями экосистемы весной и летом, исходный массив данных был поделен на две сезонные фазы – весеннюю (май – июнь), когда проходит сезонный максимум и показатели характеризуются высокой изменчивостью,

и летнюю (июль – август) с меньшей вариабельностью. Критериями выделения сезонов была температура поверхности воды 10 °C, достижение которой свидетельствует о начале биологического лета.

Статистические характеристики оценивались с использованием непараметрических методов статистики в лицензированном пакете Statistica Advanced 10 for Windows Ru. При оценке достоверности трендов или различий между показателями состояния планктона в различные периоды наблюдений использовали уровень значимости 0.05.

Для сопоставления направленности многолетних изменений показателей фитопланктона и факторов среды использовалось двойное сглаживание методом скользящей средней (Сярки, 2013), которое предполагает сглаживание ряда как по величине показателя, так и по времени. Такой способ центрирования исключает сдвиги величин относительно оси времени. На следующем этапе обработки данных сглаженные показатели были стандартизованы для устранения различий в единицах измерения и возможности сравнения их многолетних трендов.

Результаты

Анализ фитопланктона в весенний период показал, что биомасса диатомей изменилась в диапазоне от 1–5.5 мг/л в начале 1990-х гг. до 0.4–12.0 мг/л в 2010-х гг. В это время до 90 % биомассы и численности фитопланктона составляла холодолюбивая диатомея *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim (Вислянская, 1999). Достоверных изменений в многолетней динамике диатомовых водорослей весной не выявлено. Также не отмечено значимых изменений и в общей биомассе фитопланктона в исследованный период (табл. 1, рис. 2). Весной доля диатомового планктона в сообществе была достаточно устойчива в течение всего периода наблюдений и составляла от 60 до 100 % (рис. 3А).

В составе недиатомового фитопланктона весной в небольшом количестве встречались пирофитовые, хлорококковые и цианобактерии. Хотя значимых трендов биомассы недиатомовых водорослей за многолетний период не было обнаружено (см. табл. 1, рис. 2), однако с середины 2000-х гг. отмечено возрастание изменчивости их доли в сообществе, которая составила 1–44 %. В более ранний период доля недиатомового фитопланктона в биомассе весеннего сообщества не превышала 10 % (см. рис. 3А).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Спирмена для показателей фитопланктона и влияющих на них факторов среды с годом исследования для периода 1992–2018 гг.

Показатель	Весна	CV*, %	Лето	CV, %
Общая биомасса фитопланктона	0.05 (31)	83	-0.24 (36)	88
Биомасса диатомовых водорослей	0.22 (31)	91	-0.35 (30)	121
Биомасса недиатомовых водорослей	0.12 (24)	116	0.13 (30)	127
Хлорофилл а	0.23 (21)	36	-0.53 (25)	38
Цветность воды	0.48 (34)	35	0.46 (63)	27
Фосфор общий	0.56 (37)	31	0.47 (51)	31
Годовой объем сточных вод			0.98 (20)	

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции ($p = 0.05$); в скобках указан объем выборки; CV* – коэффициент вариации.

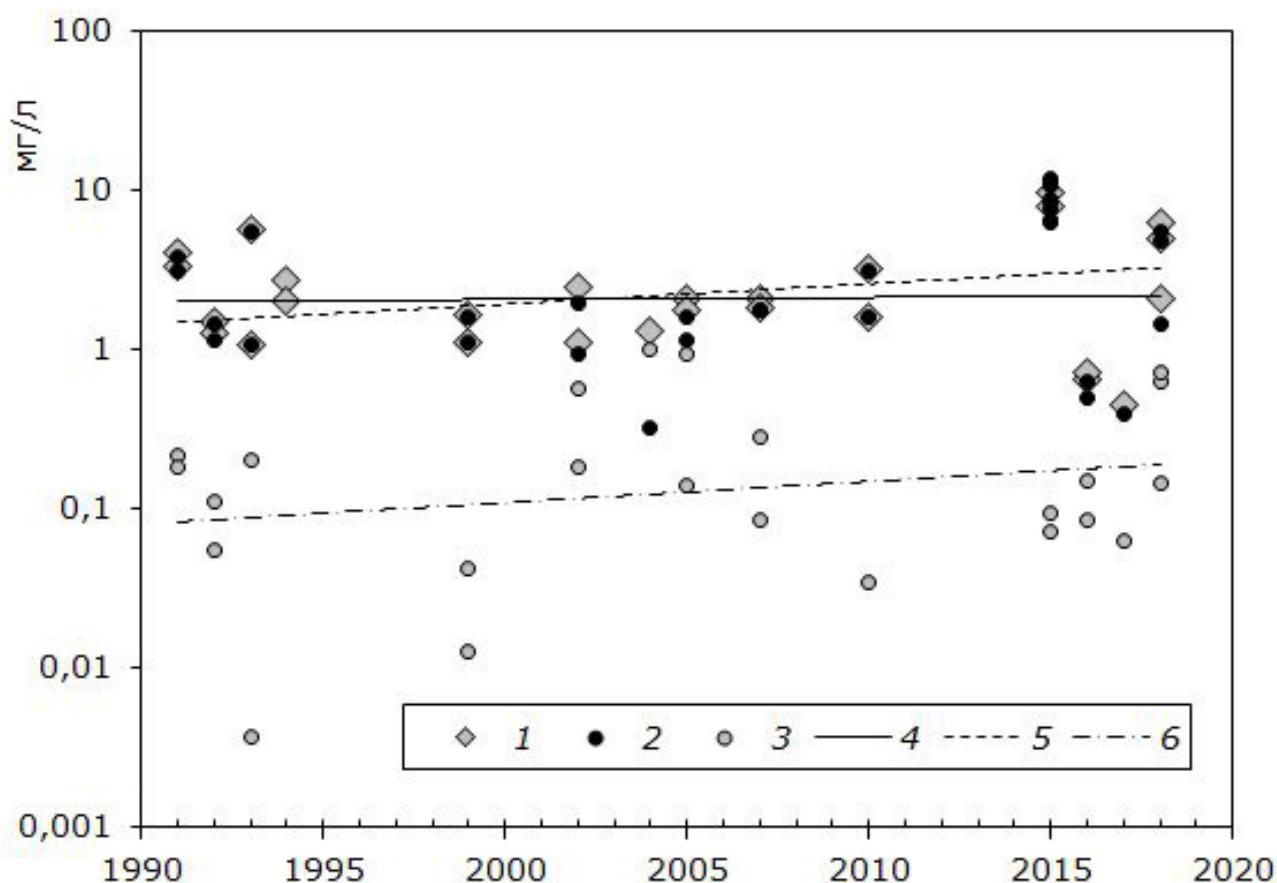


Рис. 2. Многолетняя динамика средней в фотическом слое биомассы фитопланктона в Петрозаводской губе в весенний период, мг/л. 1 – общая биомасса фитопланктона, 2 – биомасса диатомовых водорослей, 3 – биомасса недиатомовых водорослей, 4 – линия тренда общей биомассы, 5 – линия тренда биомассы диатомовых, 6 – линия тренда биомассы недиатомовых

Fig. 2. Long-term dynamics of the average phytoplankton biomass in the photic layer in Petrozavodskaya Bay in the spring, mg/l. 1 – total phytoplankton biomass, 2 – diatom biomass, 3 – non-diatom biomass, 4 – trend line of total biomass, 5 – trend line of diatom biomass, 6 – trend line of non-diatom biomass

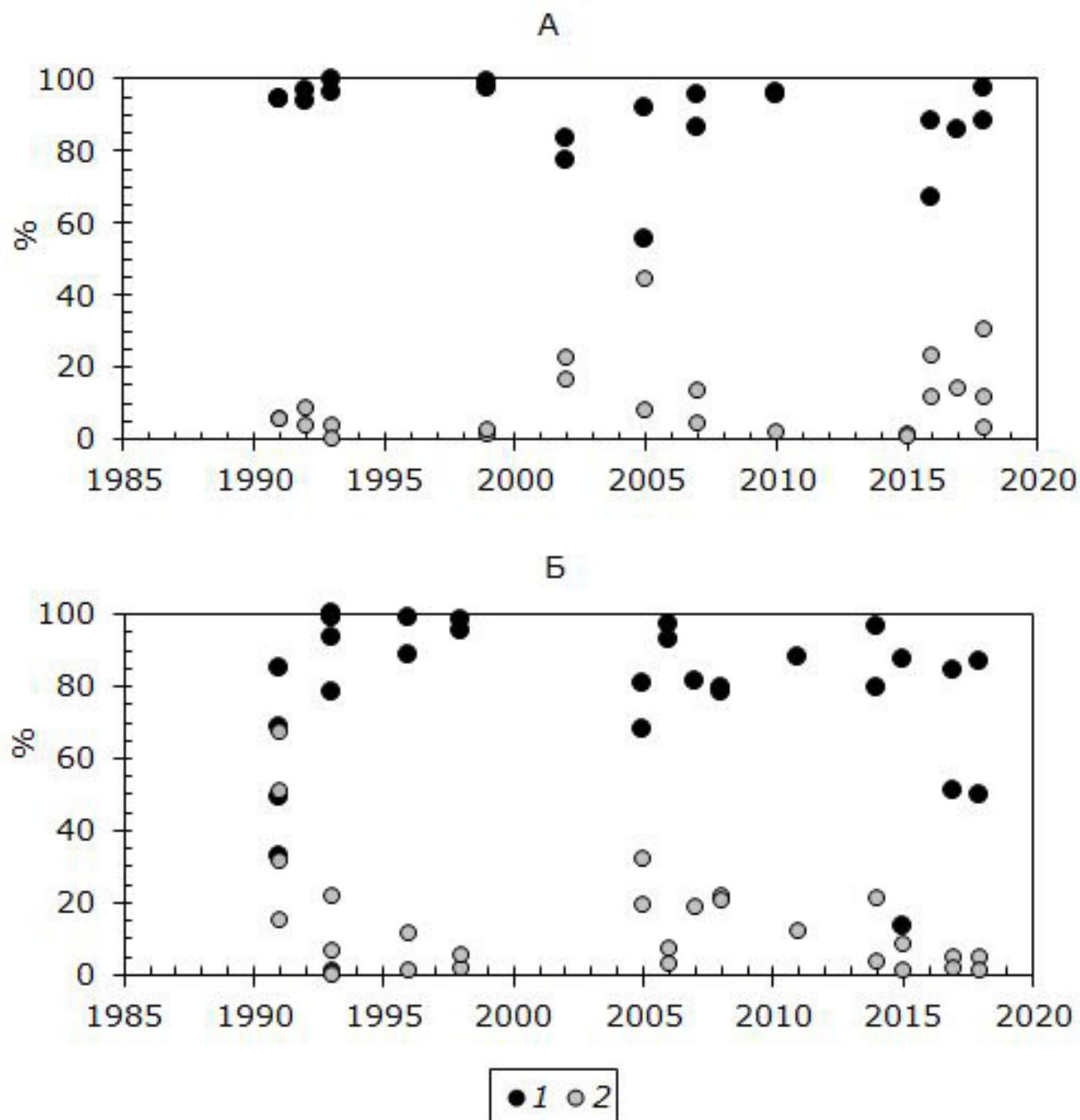


Рис. 3. Доля диатомовых и немедиатомовых водорослей в биомассе фитопланктона Петрозаводской губы в весенний (А) и летний (Б) периоды, %. 1 – диатомовый фитопланктон, 2 – немедиатомовый фитопланктон

Fig. 3. The proportion of diatoms and non-diatoms in the phytoplankton biomass of Petrozavodskaya Bay in spring (A) and summer (Б), %. 1 – diatom phytoplankton, 2 – non-diatom phytoplankton

Отсутствие значимых изменений в обилии фитопланктона в весенний период 1992–2018 гг. подтверждалось величинами

хлорофилла *a*, варьирование которого не имело значимого направленного характера (рис. 4А, см. табл. 1).

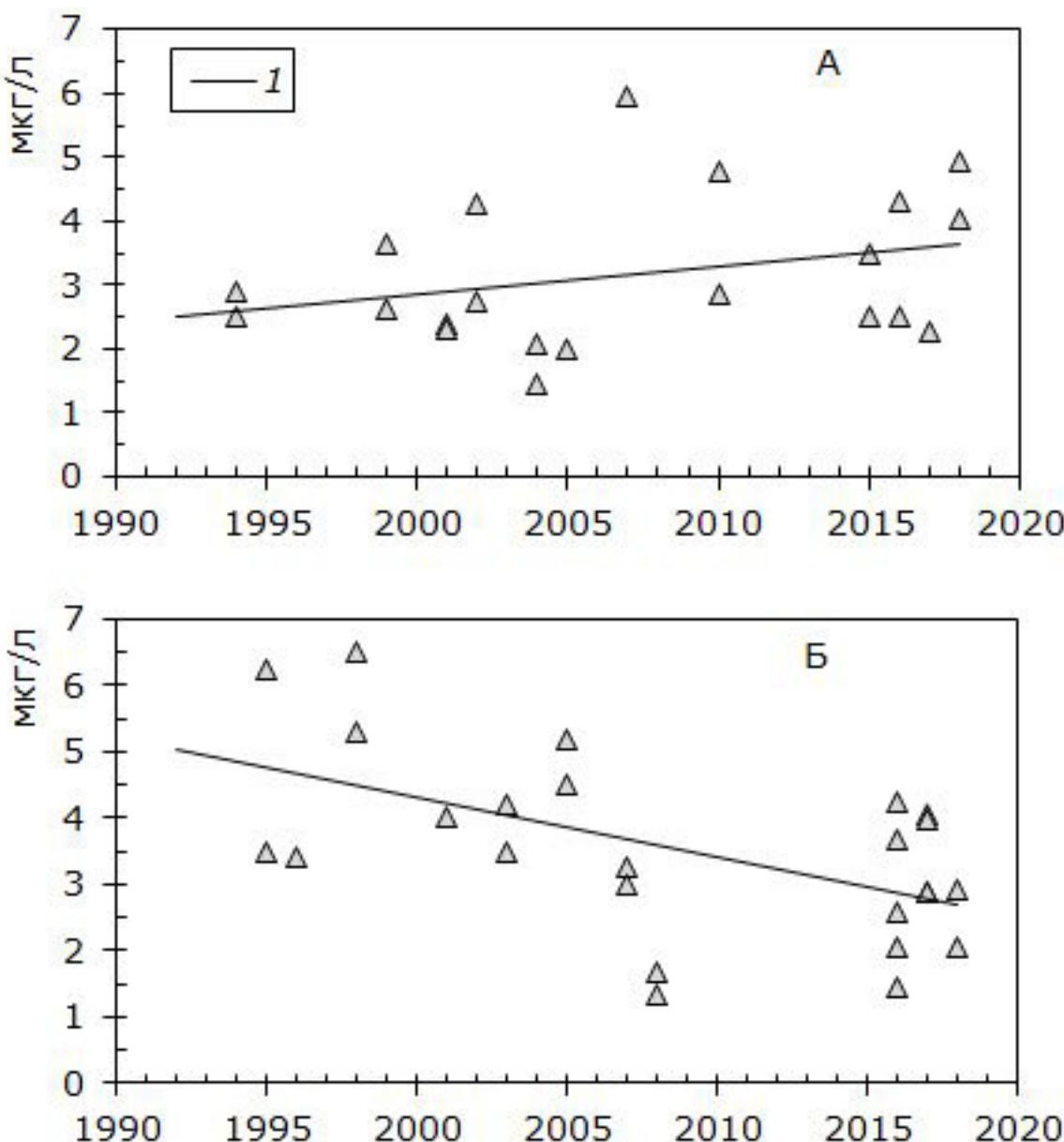


Рис. 4. Многолетняя динамика содержания хлорофилла *a* в фотическом слое Петрозаводской губы в весенний (А) и летний (Б) периоды, мкг/л. 1 – линия тренда

Fig. 4. Long-term dynamics of chlorophyll *a* content in the photic layer of Petrozavodskaya Bay in the spring (A) and summer (B), µg/l. 1 – trend line

В летний период отмечалась заметная тенденция к снижению биомассы диатомового планктона: от 0.1–5.8 (в среднем от 1.5) мг/л в начале 1990-х гг. до 0.2–2.2 (в среднем 0.5) мг/л – в 2010-х гг. (рис. 5). Той же тенденции, что у диатомовых, следует и динамика общей биомассы фитопланктона летом. Тем не менее наблюдаемое снижение биомассы диатомовых оказалось статистически не значимым (см. табл. 1), скорее всего, из-за очень высокой вариабельности показателя ($CV = 121\%$) (см. табл. 1).

Обнаруженное снижение количества диатомовых водорослей обусловило необходимость оценки их роли в альгоценозе. Анализ

данных показал, что в 2010-х гг. в летний период изменчивость доли диатомовых в общей биомассе фитопланктона была высока и составляла от 13 до 96 %. Довольно высокая изменчивость доли диатомовых в сообществе отмечалась и в начале 1990-х гг., достигая 33–100 % (см. рис. 3Б). В то же время в 1996–2008 гг. этот показатель изменялся в меньших пределах – 68–99 %. Высокая изменчивость в 1990-е гг. доли диатомовых как основного компонента альгоценозов Петрозаводской губы может указывать на снижение устойчивости фитопланктонного комплекса при изменении условий среды и некоторые признаки перестройки в сооб-

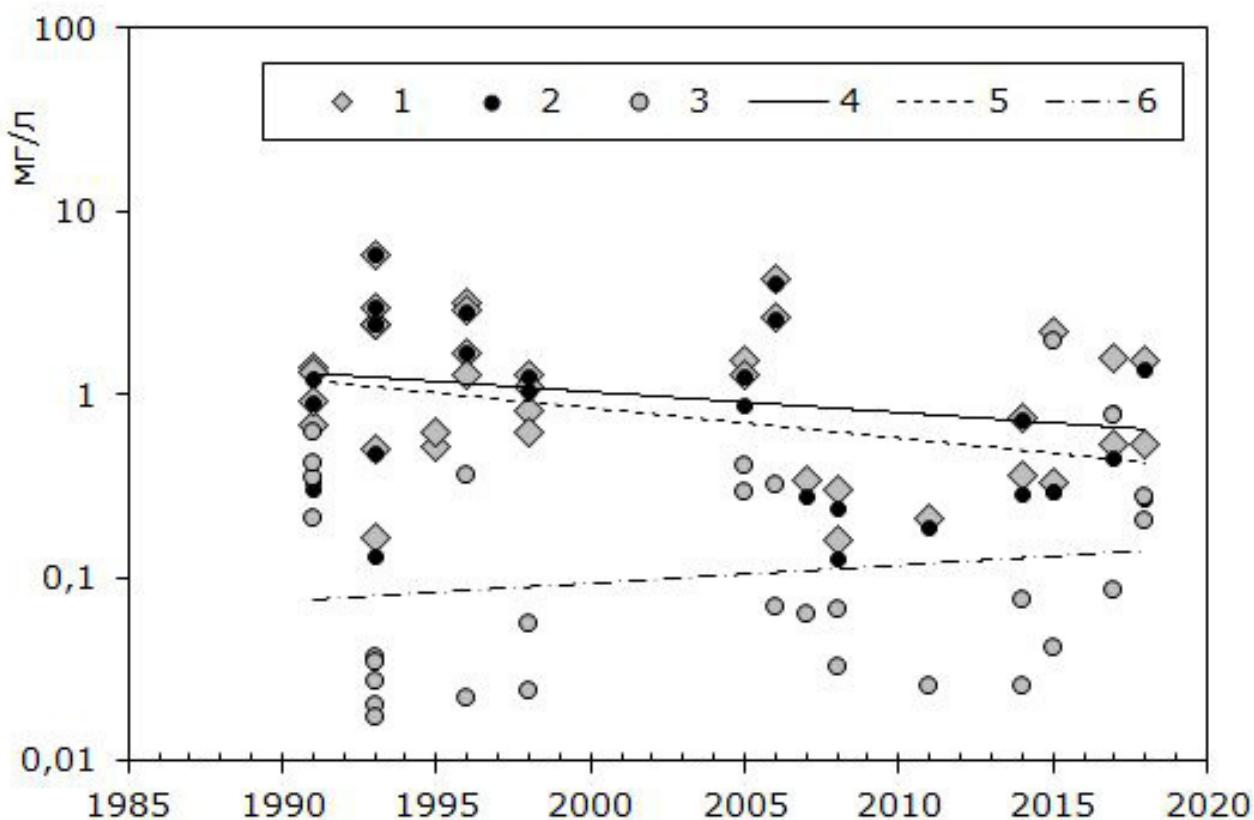


Рис. 5. Многолетняя динамика средней в фотическом слое биомассы фитопланктона в Петрозаводской губе в летний период, мг/л. 1 – общая биомасса фитопланктона, 2 – биомасса диатомовых водорослей, 3 – биомасса недиатомовых водорослей, 4 – линия тренда общей биомассы, 5 – линия тренда биомассы диатомовых, 6 – линия тренда биомассы недиатомовых

Fig. 5. Long-term dynamics of the average phytoplankton biomass in the photic layer of Petrozavodskaya Bay in the summer, mg/l. 1 – total phytoplankton biomass, 2 – diatom biomass, 3 – non-diatom biomass, 4 – trend line of total biomass , 5 – trend line of diatom biomass , 6 – trend line of non-diatom biomass

ществе. Так, в начале 1990-х гг. антропогенная нагрузка коммунально-промышленных сточных вод г. Петрозаводска на залив была максимальной за время существования станции биологической очистки сточных вод (Сабылина, 1999; Литвинова и др., 2021). На следующем этапе, с конца 1990-х до 2008 гг., произошло снижение антропогенной нагрузки и стабилизация количественных показателей диатомового комплекса. В 2010-х гг. увеличение вариабельности доли диатомовых произошло на фоне стабильно низкой антропогенной нагрузки (Литвинова и др., 2021), что может указывать на изменение факторов среды. В биомассе недиатомовых водорослей летом значимых тенденций изменения также не наблюдалось (см. рис. 5).

Тем не менее летом отмечалось достоверное ($p < 0.05$) снижение концентрации хлорофилла *a* в воде Петрозаводской губы, что может быть связано с уменьшением раз-

вития летнего диатомового комплекса (см. рис. 4Б), который составляет 80 % всей биомассы альгоценоза (Вислянская, 1999; Чекрыжева, 2012).

Обсуждение

На уровень развития фитопланктона в Петрозаводской губе могут влиять изменение антропогенной нагрузки и климатических условий, в частности речного стока, несущего окрашенные гумусовые вещества (растворенный C_{opt}) и железосвязанный фосфор в их составе. Объем коммунально-промышленных сточных вод г. Петрозаводска с 1990 по 2018 г. сократился в 3 раза (Сабылина, 1999; Литвинова и др., 2021). Содержание в их составе фосфатов и нитратов уменьшилось за период с 2000 по 2018 г. в 8 и 5 раз соответственно (Литвинова и др., 2021). Происходит достоверное увеличение среднегодовой температуры воздуха со скоростью $0.031^{\circ}\text{C}/\text{год}$ за период 1959–2014 гг. (Диагноз и про-

гноз..., 2020). Потепление климата привело к увеличению зимнего речного стока и, соответственно, гумусовых веществ (т.е. растворенного C_{opr}) в его составе в Петрозаводскую губу и возрастанию цветности воды (Калинкина и др., 2018).

Произошедшие изменения отразились на ключевых для фитопланктона химических и гидрооптических характеристиках воды Петрозаводской губы. С 1992 г. отмечено достоверное снижение концентрации нитратного азота (Galakhina et al., 2022), хотя соотношение Редфилда пока сохраняется высоким (Galakhina et al., 2022; Zobkov et al., 2022) и далеко от критического значения 7 (Reynolds, 2008), когда изменение баланса биогенных элементов способно вызвать структурные перестройки фитопланктона. Напротив, содержание общего фосфора в воде Петрозаводской губы увеличилось с 12 до 22 мкг/л в весенний период по сравнению с 1990-ми гг. (Калинкина и др., 2019; Kalinkina et al., 2020) вследствие увеличения его зимнего стока с

речными водами (Калинкина и др., 2018). В летний период 1990–2010-х гг. концентрация $P_{общ}$ в заливе существенно не изменилась (15–17 мкг/л).

Цветность воды в Петрозаводской губе с 1990 г. увеличилась с 56 до 73 град. весной и с 27 до 36 град. летом (Калинкина и др., 2019). При увеличении цветности воды возрастает коэффициент экстинкции света, причем для разных длин волн по-разному (Чехин, 1987). Оптимум поглощения света диатомовым планктоном, главным компонентом альгоценоза, находится в диапазоне длин волн 400–450 нм (Гольд и др., 1984). Расчеты по формуле, связывающей коэффициент экстинкции, цветность и прозрачность воды (Чехин, 1987), показали, что весной в Петрозаводской губе коэффициент экстинкции в диапазоне волн 400–450 нм увеличивается на 14 %. Такое же увеличение коэффициента экстинкции наблюдается и в летнее время (табл. 2).

Таблица 2. Гидрооптические характеристики воды Петрозаводской губы

Годы	Весна			Лето		
	цветность	α 400	α 450	цветность	α 400	α 450
1990-е	56	5.16	0.87	27	2.78	0.52
2010-е	73	5.90	0.93	36	3.21	0.55

Примечание. α – коэффициент экстинкции света.

В весенний период 1980–1990-х гг. концентрации C_{opr} , определяющего цветность воды, составляла 10 мг/л (Пирожкова, 1990), а весной 2020 г. – 12 мг/л (Сабылина, 2015). Летом средняя концентрация C_{opr} в Петрозаводской губе за период исследований значительно не изменилась и составляла около 8.7 мг/л (Zobkov et al., 2022).

Отсутствие многолетних изменений уровня развития фитопланктона весной в условиях изменения внешних факторов можно объяснить разнонаправленностью их действия. Так, возрастание цветности воды и растворенного C_{opr} еще более ухудшает световые условия существования фитопланктона, которые и ранее были близки к пороговым (см. табл. 2). В публикации (Creed et al., 2018) приводится экспериментальная пороговая величина растворенного C_{opr} 5 мг/л, в работе (Bergström, Karlsson, 2019) – 11 мг/л, в работе (Senar et al., 2019) – 15 мг/л, при которых начинается световое лимитирование развития фитопланктона.

С другой стороны, особые термогидродинамические условия, складывающиеся в заливе весной, выступают фактором, который может стимулировать развитие фитопланктона. В весенний период в заливе формируется особый термобар, который называют речным (riverine thermal bar). Это малоизученное гидрологическое явление возникает весной и осенью в районе впадения больших рек в глубокие озера (Holland et al., 2001; Sherstyankin et al., 2007). Весной теплые речные воды распределяются в поверхностном слое воды, формируя расслоение водной толщи по температуре и химическому составу. В эпилимнионе Петрозаводской губы весной отмечаются наиболее высокие в годовом цикле показатели цветности воды, C_{opr} , $P_{общ}$, микроэлементов (Fe, Mg, Cu, Zn), которые в 1.5–2 раза превышают соответствующие величины в придонных слоях воды (Zobkov et al., 2022). Таким образом, в более теплом верхнем 3–5-метровом слое воды концентрируются питательные

вещества и фитопланктон. Возможно, такие особые условия функционирования планктона в весенний период являются более важными, чем ухудшение световых условий.

В летний период была обнаружена направленность к снижению обилия фитопланктона. Обнаруженная тенденция снижения летней биомассы фитопланктона подтверждается одновременным снижением хлорофилла *a* в воде летом 1992–2018 гг. В отношении этого показателя выявлен хоть и слабый, но достоверный тренд. Значительная изменчивость показателей развития фитопланктона, в частности биомассы диатомового комплекса (коэффициент вариации 121 %), могла быть одной из причин отсутствия достоверного временного тренда, хотя тенденция к снижению биомассы диатомей была обнаружена. Более низкая вариабельность величин хлорофилла *a* (коэффициент вариации 38 %) определяет его большую информативность, что позволило статистически подтвердить выявленную в фитопланктоне тенденцию к уменьшению количественного развития.

Нерегулярность рядов данных и отсутствие синхронности гидрохимических и гидробиологических наблюдений (разные летние даты и месяцы) не позволили выполнить многомерный статистический анализ летних данных, который позволил бы выявить значимые ключевые факторы, определяющие многолетнее снижение количества фитопланктона летом в Петрозаводской губе. Тем не менее оценка коэффициентов корреляции Спирмена между отдельным показателем и годом исследования показала значимое снижение концентрации летнего хлорофилла *a* и объемов сточных вод Петрозаводского промузла на протяжении 1992–2018 гг. В этот же период значительно возрастили цветность воды и содержание общего фосфора в воде Петрозаводской губы (см. табл. 1). Наиболее наглядно направленность трендов показателей представлена на рис.6, где отображены их многолетние траектории.

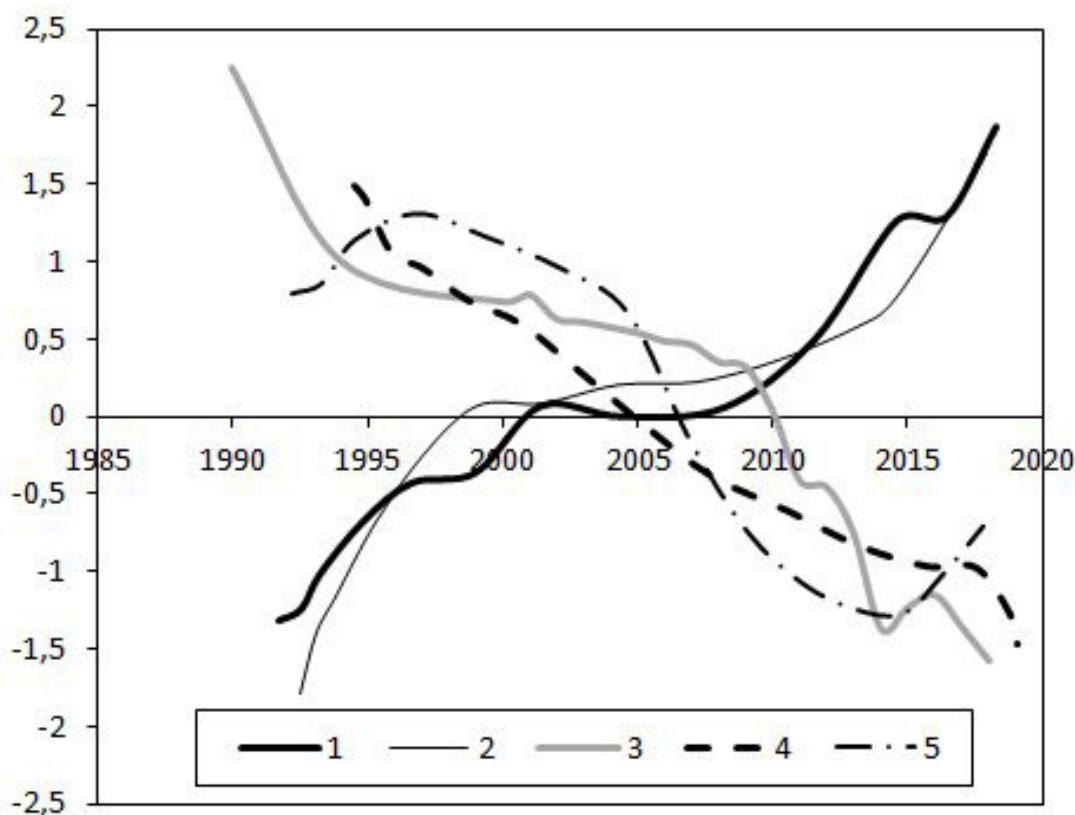


Рис. 6. Сглаженные траектории изменения факторов среды и показателей фитопланктона (стандартизованные величины). 1 – общий фосфор, 2 – цветность воды, 3 – годовой объем сточных вод Петрозаводского промцентра, 4 – хлорофилл *a*, 5 – биомасса диатомовых водорослей

Fig. 6. Smoothed trajectories of changes in environmental factors and phytoplankton indicators (standardized values). 1 – total phosphorus, 2 – water color, 3 – annual volume of wastewater from the Petrozavodsk industrial center, 4 – chlorophyll *a*, 5 – diatoms biomass

Как видно из рис. 6, снижение диатомового планктона как основного компонента фитопланктона и хлорофилла *a* происходит на фоне увеличения концентрации общего фосфора. Кажущееся противоречие объясняется тем, что многолетнее увеличение общего фосфора происходит в результате возрастания стока аллохтонных веществ, на что указывает рост цветности воды. Такой фосфор находится в железосвязанной органической форме в составе гумуса. В то же время снижение уровня количественного развития фитопланктона происходит параллельно с сокращением объема сточных вод Петрозаводского коммунально-промышленного центра. В составе сточных вод в водоем поступает реактивный фосфор, максимально доступный для фитопланктона. Таким образом, мы полагаем, что на данном этапе функционирования экосистемы Петрозаводской губы ключевым фактором снижения количества летнего фитопланктона является снижение антропогенной нагрузки на залив.

Заключение

В последние 30 лет произошло снижение антропогенной нагрузки на Петрозаводскую губу Онежского озера, увеличение цветности воды и концентрации общего фосфора в результате возрастания стока гумусовых

веществ. В настоящей работе выявлено, что в весенний период количественные показатели развития фитопланктона, в т.ч. диатомового как основы сообщества, остаются неизменными за последние 30 лет, несмотря на ухудшение световых условий. Летом отмечается уменьшение биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a*. При этом только концентрация хлорофилла *a* как менее изменчивого показателя снижается значительно. Показаны среднемноголетние траектории снижения биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла *a* и антропогенной нагрузки на залив, несмотря на увеличение концентрации общего фосфора в воде в результате браунификации. Фосфор, поступающий в залив в составе гумусового вещества с речными водами, является недоступным для фитопланктона, в то время как в составе сточных вод поступает реактивный фосфор. Выявленное снижение показателей развития фитопланктона летом может быть лишь первым этапом изменения экосистемы в условиях масштабного изменения внешних факторов среды. Кроме того, необходимо учитывать, что в условиях сложного многофакторного и разнонаправленного воздействия внешних факторов на экосистему Петрозаводской губы ее отклик будет нелинейным.

Библиография

- Вислянская И. Г. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 146–158.
- Гольд В. М., Гаевский Н. А., Григорьев Ю. С., Попельницкий В. А., Гехман А. В. Теоретические основы и методы изучения флюoresценции хлорофилла : Учебное пособие. Красноярск: КГУ, 1984. 84 с.
- Диагноз и прогноз термогидродинамики и экосистем великих озер России / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. 255 с.
- Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 1990-х годов // Известия Российской академии наук. Сер.: Геогр. 2019. № 1. С. 62–72. DOI: 10.31857/S2587-55662019162-72
- Калинкина Н. М., Филатов Н. Н., Теканова Е. В., Балаганский А. Ф. Многолетняя динамика стока железа и фосфора в Онежское озеро с водами р. Шуя в условиях климатических изменений // Региональная экология. 2018. № 2 (52). С. 7–15. DOI: 10.30694/1026-5600-2018-2-65-73
- Литвинова И. А., Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Макарова Е. М., Ефимова А. Н. Антропогенная нагрузка и биоиндикация состояния Онежского озера (Верхне-Свирского водохранилища) : Свидетельство о государственной регистрации базы данных RU 2021620975, 17.05.2021. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», 2021.
- Петрова Н. А., Гусаков Б. Л., Стравинская Е. А. Особенности антропогенного эвтрофирования больших глубоких озер // Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Отв. ред. Н. А. Петрова, Г. Ф. Расплетина. Л.: Наука, 1987. С. 6–11.
- Пирожкова Г. П. Гидрохимический режим озера и его изменение под влиянием антропогенного воздействия // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения / Под ред. З. С. Каuffmana. Л.: Наука, 1990. С. 95–147.
- Сабылина А. В. Современный гидрохимический режим озера // Онежское озеро. Экологические

- проблемы / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 58–109.
- Сабылина А. В. Химический состав губ Онежского озера, подверженных антропогенному загрязнению // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 77–88.
- Сабылина А. В., Теканова Е. В., Калинкина Н. М. Хлорофилл «а» в воде Онежского озера : Свидетельство о государственной регистрации базы данных RU 2018621068, 13.07.2018. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», 2018.
- Сярки М. Т. Изучение траекторий сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 62–68. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2141
- Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Планктон пелагиали Онежского озера : Свидетельство о государственной регистрации базы данных RU 2015620274, 13.02.2015. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН, 2018.
- Теканова Е. В., Калинкина Н. М., Кравченко И. Ю. Геохимические особенности функционирования биоты в водоемах Карелии // Известия Российской академии наук. Сер. геогр. 2018. № 1. С. 90–100. DOI: 10.7868/S2587556618010083
- Чекрыжева Т. А. Ресурсный потенциал кормовой базы Онежского озера: фитопланктон Онежского озера : Свидетельство о государственной регистрации базы данных RU 2018621090, 16.07.2018. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», 2018.
- Чехин Л. П. Световой режим водоемов / Ред. В. Н. Адаменко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. 130 с.
- Bergström A.-K., Karlsson J. Light and nutrient control phytoplankton biomass responses to global change in northern lakes // Global Change Biology. 2019. Vol. 25, No 6. P. 2021–2029. DOI: 10.1111/gcb.14623
- Creed I. F., Bergström A.-K., Trick C. G., Grimm N. B., Hessen D. O., Karlsson J., Kidd K. A., Kritzberg E., McKnight D. M., Freeman E. C., Senar O. E., Andersson A., Ask J., Berggren M., Cherif M., Giesler R., Hotchkiss E. R., Kortelainen P., Palta M. M., Vrede T., Weyhenmeyer G. A. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes // Global Change Biology. 2018. Vol. 24, No 8. P. 3692–3714. DOI: 10.1111/gcb.14129
- Galakhina N., Zobkov M., Zobkova M. Current chemistry of Lake Onego and its spatial and temporal changes for the last three decades with special reference to nutrient concentrations // Environmental Nanotechnology, Monitoring and Management. 2022. Vol. 17, 100619. P. 1–14. DOI: 10.1016/j.enmm.2021.100619
- Holland P. R., Kay A., Botte V. A. Numerical study of the dynamics of the riverine thermal bar in a deep lake // Environmental Fluid Mechanics. 2001. No 1. P. 311–332. DOI: 10.1023/A:1013106526253
- Izmest'eva L. R., Moore M. V., Hampton S. E., Ferwerda C. J., Derek K., Gray D. K., Woo K. H., Pislegina H. V., Krashchuk L. S., Shimaraeva S. V., Silow E. A. Lake – wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // Journal of Great Lakes Research. 2016. Vol. 42, No 1. P. 6–17. DOI: 10.1016/j.jglr.2015.11.006
- Kalinkina N., Tekanova E., Korosov A., Zobkov M., Ryzhakov A. What is the extent of water brownification in Lake Onego, Russia? // Journal of Great Lakes Research. 2020. Vol. 46, No 4. P. 850–861. DOI: 10.1016/j.jglr.2020.02.008
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitao J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long – term environmental changes in a small boreal lake // Boreal Environment Research. 2014. Vol. 19 (suppl. A). P. 97–111.
- Lenard T., Ejankowski W. Natural water brownification as a shift in the phytoplankton community in a deep hard water lake // Hydrobiologia. 2017. Vol. 787. P. 153–166. DOI: 10.1007/s10750-016-2954-9
- Reynolds C. S. Ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. 535 p.
- Senar O. E., Creed I. F., Strandberg U., Arts M. T. Browning reduces the availability but not the transfer of essential fatty acids in temperate lakes // Freshwater Biology. 2019. Vol. 64, No 12. P. 2107–2119. DOI: 10.1111/fwb.13399
- Sherstyankin P. P., Ivanov V. G., Kuimova L. N. et al. Formation of waters of the Selenga Shallow Waters taking account of the seasonal variations in river runoff, thermal convection, and thermobars // Water Resources. 2007. Vol. 34, No 4. P. 408–414. DOI: 10.1134/S0097807807040057
- Shimoda Y., Azim M. E., Perhar G., Ramin M., Kenney M. A., Sadraddini S., Gudimov A., Arhonditsis G. B. Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: What have we really learned from the north temperate deep lakes? // Journal of Great Lakes Research. 2011. Vol. 37. P. 173–193. DOI: 10.1016/j.jglr.2010.10.004

Smirnov S. I., Zdorovennov R. E., Efremova T. V., Palshin N. I., Smirnovsky A. A., Bogdanov S. R., Terzhevik A. Yu., Zdorovennova G. E. Parameters of water column stability in a small polymictic lake in years of different weather conditions // Water Resources. 2024. Vol. 51, No 3. P. 299–313. DOI: 10.1134/S0097807824700817

Zobkov M., Zobkova M., Galakhina N., Efremova T., Efremenko N., Kulik N. Data on the chemical composition of Lake Onego water in 2019–2021 // Data in Brief. Vol. 42, 108079. Available online. Accepted 15 March 2022. DOI: 10.1016/j.dib.2022.108079

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 121021700117-3 Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН.

ASSESSMENT OF LONG-TERM CHANGES IN THE AMOUNT OF PHYTOPLANKTON IN THE PETROZAVODSKAYA BAY OF LAKE ONEGO

KALINKINA
Natalia Mikhailovna

DSc, Federal Research Center Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 50 Aleksander Nevsky ave., Petrozavod Republic of Karelia 185030 Russia, cerioda@mail.ru

TEKANOVA
Elena Valentinovna

Ph.D., Federal Research Center Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 50 Aleksander Nevsky ave., Petrozavod Republic of Karelia 185030 Russia, etekanova@mail.ru

Key words:
Lake Onego
phytoplankton
chlorophyll a
brownification
anthropogenic load

Summary: The ecosystem of the Petrozavodsk Bay of Lake Onega is currently under the influence of changing environmental factors. The load on the bay from wastewater of the Petrozavodsk industrial center has significantly decreased. At the same time, brownification occurs in the bay due to climate warming and an increase in river runoff containing humic organic substances and phosphorus. To assess the complex effect of these factors on the ecosystem of the Petrozavodskaya Bay, we studied long-term changes in phytoplankton and chlorophyll a, which determine the bioproductivity of natural waters. During the period 1992– 2018, we performed a statistical analysis of changes in the biomass of two groups of phytoplankton – diatom and non-diatom (green, chrysophyta, pyrrhophyta, euglenophyta, xanthophyta, cyanobacteria) and chlorophyll a concentration. The analysis was carried out separately for spring and summer phytoplankton. Spearman's correlation coefficient revealed no significant changes in the biomass of diatom and non-diatom phytoplankton, as well as chlorophyll a in spring. The proportion of diatoms in the community was fairly stable throughout the study period (coefficient of variation of 60–100 %). The variability of the proportion of non-diatoms in the community increased from 1–10 % to 1–44 %. During the summer period, there was a noticeable but insignificant tendency towards a decrease in the biomass of diatom plankton and an increase in the biomass of non-diatom algae. At the same time, a significant decrease in the concentration of chlorophyll a in water was detected in summer. This may be due to a decrease in the development of the summer diatom complex, which accounts for up to 80 % of the community biomass. The higher informative content of chlorophyll a values is determined by their lower variability (coefficient of variation 38 %). We believe that at this stage of the functioning of the ecosystem of the bay, the decrease in the amount of phytoplankton is mainly due to a decrease in anthropogenic pressure.

Reviewer: A. N. Sharov

Received on: 12 May 2025

Published on: 25 September 2025

References

- Bergström A. K., Karlsson J. Light and nutrient control phytoplankton biomass responses to global change in northern lakes, *Global Change Biology*. 2019. Vol. 25, No 6. P. 2021–2029. DOI: 10.1111/gcb.14623
- Chehin L. P. Light regime of reservoirs, Red. V. N. Adamenko. Petrozavodsk: Karel'skiy filial AN SSSR, 1987. 130 p.
- Chekryzheva T. A. Resource potential of the food base of Lake Onego: phytoplankton of Lake Onego: Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registracii bazy dannyh RU 2018621090, 16.07.2018.
- Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Federal'nyy issledovatel'skiy centr «Karel'skiy nauchnyy centr Rossiyskoy akademii nauk», 2018.
- Creed I. F., Bergström A. K., Trick C. G., Grimm N. B., Hessen D. O., Karlsson J., Kidd K. A., Kritzberg E., McKnight D. M., Freeman E. C., Senar O. E., Andersson A., Ask J., Berggren M., Cherif M., Giesler R., Hotchkiss E. R., Kortelainen P., Palta M. M., Vrede T., Weyhenmeyer G. A. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes, *Global Change Biology*. 2018. Vol. 24, No 8. P. 3692–3714. DOI: 10.1111/gcb.14129
- Diagnosis and forecast of thermohydrodynamics and ecosystems of the Great Lakes of Russia, Pod red. N.

- N. Filatova. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2020. 255 p.
- Galakhina N., Zobkov M., Zobkova M. Current chemistry of Lake Onego and its spatial and temporal changes for the last three decades with special reference to nutrient concentrations, Environmental Nanotechnology, Monitoring and Management. 2022. Vol. 17, 100619. P. 1–14. DOI: 10.1016/j.enmm.2021.100619
- Gol'd V. M. Gaevskiy N. A. Grigor'ev Yu. S. Popel'nickyi V. A. Gehman A. V. Theoretical foundations and methods for studying chlorophyll fluorescence: Uchebnoe posobie. Krasnoyarsk: KGU, 1984. 84 p.
- Holland P. R., Kay A., Botte V. A. Numerical study of the dynamics of the riverine thermal bar in a deep lake, Environmental Fluid Mechanics. 2001. No 1. P. 311–332. DOI: 10.1023/A:1013106526253
- Izmest'eva L. R., Moore M. V., Hampton S. E., Ferwerda C. J., Derek K., Gray D. K., Woo K. H., Pislegina H. V., Krashchuk L. S., Shimaraeva S. V., Silow E. A. Lake – wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal, Journal of Great Lakes Research. 2016. Vol. 42, No 1. P. 6–17. DOI: 10.1016/j.jglr.2015.11.006
- Kalinkina N. M. Filatov N. N. Tekanova E. V. Balaganskiy A. F. Long-term dynamics of iron and phosphorus runoff into Onego Lake with Shuya river under climate change conditions, Regional'naya ekologiya. 2018. No. 2 (52). P. 7–15. DOI: 10.30694/1026-5600-2018-2-65-73
- Kalinkina N. M. Tekanova E. V. Sabylina A. V. Ryzhakov A. V. Changes in the hydrochemical regime of Onego Lake since the early 1990s, Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Ser.: Geogr. 2019. No. 1. P. 62–72. DOI: 10.31857/S2587-55662019162-72
- Kalinkina N., Tekanova E., Korosov A., Zobkov M., Ryzhakov A. What is the extent of water brownification in Lake Onego, Russia?, Journal of Great Lakes Research. 2020. Vol. 46, No 4. P. 850–861. DOI: 10.1016/j.jglr.2020.02.008
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitao J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long – term environmental changes in a small boreal lake, Boreal Environment Research. 2014. Vol. 19 (suppl. A). P. 97–111.
- Lenard T., Ejankowski W. Natural water brownification as a shift in the phytoplankton community in a deep hard water lake, Hydrobiologia. 2017. Vol. 787. P. 153–166. DOI: 10.1007/s10750-016-2954-9
- Litvinova I. A. Kalinkina N. M. Tekanova E. V. Makarova E. M. Efimova A. N. Anthropogenic load and bioindication of the state of Lake Onego (Upper Svir Reservoir): Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registraciibazy dannyh RU 2021620975, 17.05.2021. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Federal'nyy issledovatel'skiy centr «Karel'skiy nauchnyy centr Rossiyskoy akademii nauk», 2021.
- Petrova N. A. Gusakov B. L. Stravinskaya E. A. Features of anthropogenic eutrophication of large deep lakes, Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Ladozhskogo ozera, Otv. red. N. A. Petrova, G. F. Raspletina. L.: Nauka, 1987. P. 6–11.
- Pirozhkova G. P. Hydrochemical regime of the lake and its change under the influence of anthropogenic impact, Ekosistema Onezhskogo ozera i tendencii ee izmeneniya, Pod red. Z. P. Kaufmana. L.: Nauka, 1990. P. 95–147.
- Reynolds C. S. Ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. 535 p.
- Sabylina A. V. Tekanova E. V. Kalinkina N. M. Chlorophyll «a» in the water of Lake Onego: Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registraciibazy dannyh RU 2018621068, 13.07.2018. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Federal'nyy issledovatel'skiy centr «Karel'skiy nauchnyy centr Rossiyskoy akademii nauk», 2018.
- Sabylina A. V. Chemical composition of the bays of Lake Onega, affected by anthropogenic pollution, Krupneye ozera-vodohranilischa Severo-Zapada evropeyskoy territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticeskikh i antropogennyh vozdeystviyah, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2015. P. 77–88.
- Sabylina A. V. Modern hydrochemical regime in the lake, Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: KarNC RAN, 1999. P. 58–109.
- Senar O. E., Creed I. F., Strandberg U., Arts M. T. Browning reduces the availability but not the transfer of essential fatty acids in temperate lakes, Freshwater Biology. 2019. Vol. 64, No 12. P. 2107–2119. DOI: 10.1111/fwb.13399
- Sherstyankin P. P., Ivanov V. G., Kuimova L. N. et al. Formation of waters of the Selenga Shallow Waters taking account of the seasonal variations in river runoff, thermal convection, and thermobars, Water Resources. 2007. Vol. 34, No 4. P. 408–414. DOI: 10.1134/S0097807807040057
- Shimoda Y., Azim M. E., Perhar G., Ramin M., Kenney M. A., Sadraddini S., Gudimov A., Arhonditsis G. B. Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: What have we really learned from the north temperate deep lakes?, Journal of Great Lakes Research. 2011. Vol. 37. P. 173–193. DOI: 10.1016/j.jglr.2010.10.004
- Smirnov S. I., Zdorovennov R. E., Efremova T. V., Palshin N. I., Smirnovsky A. A., Bogdanov S. R., Terzhevik A. Yu., Zdorovennova G. E. Parameters of water column stability in a small polymeric lake in years of different weather conditions, Water Resources. 2024. Vol. 51, No 3. P. 299–313. DOI: 10.1134/

S0097807824700817

- Syarki M. T. Tekanova E. V. Chekryzheva T. A. Plankton of the pelagic zone of Lake Onego: Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registracii bazy dannyh RU 2015620274, 13.02.2015. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnyh problem Severa Karel'skogo nauchnogo centra RAN, 2018.
- Syarki M. T. The study of seasonal dynamics of plankton trajectories using the double-smoothing method, Principy ekologii. 2013. No. 1. P. 62–68. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2141
- Tekanova E. V. Kalinkina N. M. Kravchenko I. Yu. Geochemical peculiarities of biota functioning in water bodies of Karelia, Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Ser. geogr. 2018. No. 1. P. 90–100. DOI: 10.7868/S2587556618010083
- Vislyanskaya I. G. Structure and dynamics of phytoplankton biomass, Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: KarNC RAN, 1999. P. 146–158.
- Zobkov M., Zobkova M., Galakhina N., Efremova T., Efremenko N., Kulik N. Data on the chemical composition of Lake Onego water in 2019–2021, Data in Brief. Vol. 42, 108079. Available online. Accepted 15 March 2022. DOI: 10.1016/j.dib.2022.108079

УДК 57.017.6, 57.017.8, 57.04

КОМПЛЕКСНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АДАПТОГЕННОГО И ИНСЕКТИЦИДНОГО ПОТЕНЦИАЛА ЭКСТРАКТА ЛИСТЬЕВ АРОНИИ МИЧУРИНА (*×SORBARONIA MITSCHURINII*) НА МОДЕЛИ *DROSOPHILA MELANOGLASTER*

ПЛАТОНОВА
Елена Юрьевна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, Dega37@yandex.ru

ГОЛУБЕВ
Денис Анатольевич

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, denismeatboy@gmail.com

ЗЕМСКАЯ
Надежда Владимировна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, zemskaya@ib.komisc.ru

ТИМУШЕВА
Наталия Сергеевна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, uliasheva.n.s@ib.komisc.ru

ПАКШИНА
Наталья Ришатовна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, pakshina.n.r@ib.komisc.ru

МИХАЙЛОВА
Дарья Владимировна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, д. 48, kikutan@ib.komisc.ru

ПАТОВ
Сергей Александрович

кандидат химических наук, Институт химии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167000, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, д. 48, ser-patov@yandex.ru

ШАПОШНИКОВ
Михаил Вячеславович

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

МОСКАЛЕВ
Алексей Александрович

доктор биологических наук, Институт долголетия с клиникой реабилитации и превентивной медицины РНЦХ имени академика Б. В. Петровского, 119435, г. Москва, amoskalev@list.ru

Ключевые слова:
экстракт листьев
аронии Мичурина
стрессоустойчивость
растительные
инсектициды
адаптация
Drosophila melanogaster

Аннотация: Плоды аронии, представленной видами *Aronia melanocarpa* и *xSorbaronia mitschurinii*, широко распространены по всему миру как источник широкого спектра биологически активных веществ, макро- и микро-молекул. Данных об исследовании листьев существует мало, особенно об их возможном токсическом влиянии на жизнеспособность модельных организмов. Мы провели анализ состава экстракта листьев аронии Мичурина, который показал наличие в нем флавоноидов и фенольных соединений, включая галловую кислоту, рутин (рутозид, витамин Р), изокверцетин и кемпферол. Добавление в пищу экстракта листьев на протяжении всей жизни, на 1-2-й и 4-5-й неделях жизни, привело к сокращению продолжительности жизни особей обоих полов *Drosophila melanogaster*. Экстракт листьев не оказал статистически значимого воздействия на функциональную целостность кишечного барьера особей обоих полов плодовых мухек. Также не наблюдалось никаких неблагоприятных эффектов на двигательную активность дрозофил. Исследование показало, что предварительное кормление экстрактом в составе питательной среды привело к 15%-ному увеличению медианного уровня выживаемости самцов в условиях голодаания в молодом возрасте и 6%-ному увеличению выживаемости самок в тех же условиях во взрослом возрасте. Однако в условиях гипертермии предварительная обработка экстрактом снизила выживаемость самцов в возрасте 10 суток (на 12 %) и 33 суток (на 20 %), а также снизилась выживаемость самок в возрасте 33 суток (на 12 %). Кроме того, экстракт листьев аронии Мичурина снижал экспрессию генов, связанных с липидным обменом (*lip3*) и инсулиновым сигналингом (*ilp5*) у обоих полов *Drosophila melanogaster*, что может свидетельствовать о влиянии экстракта на энергетический гомеостаз и сигнальный путь инсулина в организме. Дальнейшие исследования биологических эффектов экстракта листьев аронии Мичурина могут способствовать разработке натурального инсектицида, не оказывающего пагубного воздействия на окружающую среду.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 10 июня 2025 года

Подписана к печати: 01 октября 2025 года

Введение

Плодовые растения, являясь ключевым трофическим ресурсом, играют неотъемлемую роль в сложной сети химических взаимодействий и передачи энергии, характеризующей биосферу Земли. Как первичные продуценты, они формируют множество трофических связей в пищевых цепях (Foster, Bhatti, 2006; Krishna, Mohan, 2017; Zhao et al., 2022). При этом их плоды (ягоды) и листья выполняют различные, но взаимодополняющие экологические функции. Ягоды служат высокоэнергетическим кормом для птиц и млекопитающих (Hertel et al., 2016; Hupp et al., 2015; Ripple et al., 2015), а листья – основой питания для множества насекомых и других организмов (Dhaouadi et al., 2023; Hikal et al., 2017). Листья могут содержать эфирные масла, алкалоиды, танины, терпеноиды и другие соединения, которые проявляют репеллентные, инсектицидные и антифидантные свойства. Было показано, что эти соединения активируют обонятельные и другие рецепторы, подавляют развитие насекомых и вызывают бесплодие у

насекомых, питающихся этими растениями (Dhaouadi et al., 2023; Hikal et al., 2017; Rizzo et al., 2020), что является естественным защитным механизмом растений от вредителей. Растения вырабатывают защитные стратегии в процессе эволюции, чтобы выживать в условиях, когда насекомые могут представлять угрозу их целостности и размножению (Hikal et al., 2017). Кроме того, ягоды и листья могут быть источником аттрактантов, привлекающих хищников, питающихся вредителями, что помогает поддерживать равновесие в природе за счет взаимодействия различных компонентов экосистемы (Cantwell-Jones et al., 2022; Hikal et al., 2017).

Плоды и листья растений рода *Aronia* (*Aroniamelanocarpa* и *xSorbaronia mitschurinii*) содержат широкий спектр полифенольных соединений, включая простые фенолы, фенольные кислоты, флавоноиды и антоцианы. Экспериментальные исследования *in vitro* и *in vivo* подтверждают биологическую активность фитохимических компонентов *Aronia* на различных модельных объектах: клеточных культурах, нематодах *Caenorhabditis elegans*, мухах

Drosophila melanogaster и лабораторных крысах *Rattus norvegicus* (Platonova et al., 2021).

Плодовая мушка *Drosophila melanogaster* является подходящей моделью для исследования эффектов экстрактов ягод и листьев аронии (*Aronia melanocarpa*) на состояние организма (Ferlemi, Lamari, 2016; Wang, Lin, 2000). Преимуществом плодовой мушки в исследованиях с использованием фитохимикатов является ее низкая стоимость содержания и короткая продолжительность жизни, кроме того, около 60 % генов плодовой мушки являются ортологами млекопитающих, что предполагает (Platonova et al., 2021) ожидаемый эффект на другие модельные организмы (Lopez-Ortiz et al., 2023; Staats et al., 2018).

Согласно данным проведенного нами систематического анализа литературы, биологические эффекты экстрактов плодов аронии изучены более детально по сравнению с действием экстрактов, полученных из вегетативных органов (стеблей и листьев) этого растения (Platonova et al., 2021).

Листья аронии (*Aronia melanocarpa*) содержат большое количество фенольных кислот, которые могут оказывать инсектицидное действие на плодовых мух (Cvetanović et al., 2018; Kulling, Rawel, 2008; Leriet al., 2020). В тоже время содержащиеся в листьях биологически активные соединения, включая полифенолы (такие как фенольные кислоты, флавоноиды, стильбены, лигнаны, танины) (Proshkina et al., 2024) и терпеноиды (Proshkina et al., 2020), могут проявлять геропротекторный потенциал. Краткое описание геропротекторных свойств данных соединений можно найти в базе данных геропротекторов (<http://geroprotectors.org/>) (Moskalev et al., 2015).

Несмотря на это, биологическое действие экстрактов листьев изучено недостаточно, особенно в контексте их антагонистических эффектов – как потенциальных геропротекторов и природных инсектицидов. На основании имеющихся данных мы поставили цель: исследовать баланс между адаптогенными и токсическими свойствами экстракта листьев аронии Мичурина (*xSorbaronia mitschurinii*), определяющий его потенциал как геропротектора и экоинсектицида в искусственно воссозданной экосистеме – «вторичные метаболиты растений – плодовые мушки».

Материалы

Растительный материал

Сбор растительного материала осуществлялся в летний период (август 2020 г.) в Ботаническом саду (Научная коллекция живых растений, № 507428) при Институте биологии Коми научного центра УрО РАН (Сыктывкар, Россия). Листья подвергались сушке в темном проветриваемом помещении при отсутствии прямого солнечного света, после чего упаковывались в крафт-бумагу для последующего приготовления экстракта.

Методы

Экстракция фенольных компонентов из листьев

Экстрагирование проходило в несколько этапов: измельчение и отбор образцов, обезжикивание сырья, микроволновая экстракция флавоноидов, в результате чего получали этилацетатную фракцию с примесью хлорофилла, для дальнейших исследований. Подробное описание методики экстракции фенольных компонентов из листьев проводилось в соответствии с методикой, ранее опубликованной в работе (Платонова и др., 2025).

Высокоэффективная жидкостная хроматография – масс-спектрометрия (ВЭЖХ – МС)

Образцы экстракта листьев аронии Мичурина анализировали на системе ВЭЖХ Thermo Finnigan Surveyor, оснащенной дидено-матричным детектором (200–600 нм) и масс-селективным детектором (Thermo Fisher Scientific Inc., США). Детектирование проводили при длине волны 323 нм, скорости потока элюента 1 мл/мин, времени анализа 40 мин в изократическом режиме. В качестве элюента использовали раствор ацетонитрила и 10 % муравьиной кислоты (7:93, об./об.) в воде. Использовали хроматографическую колонку 4 × 250 мм с сорбентом Diasorb-130-C16T (размер частиц 7 мкм). Для пробоподготовки 1 мг экстракта растворяли в 10 мл дейонизированной воды, после чего наносили на подготовленный картридж с сорбентом Hypersep C18. Картриджи промывали 1 мл элюента, затем 10 мл дейонизированной воды. Масс-спектры получали на жидкостном хроматографе Thermo Finnigan LCQ Fleet (Thermo Fisher Scientific Inc., США) в сочетании с ионизацией электрораспылением при кинетической энергии 40 эВ. Сое-

динения, выделенные из экстракта в чистом виде, использовали в качестве стандартов для ВЭЖХ-МС, а также для количественного анализа. Структура этих соединений была подтверждена методами ИК-, УФ- и ЯМР-спектроскопии, а также молекулярными ионами в МС.

Условия разведения мух

Эксперименты проводили на линии дикого типа *Canton-S D. melanogaster* (#64349, Bloomington, США). Мух выращивали и содержали при температуре 25 °C и относительной влажности 60 % при цикле свет/тень 12 ч : 12 ч в камере постоянного климата Binder KBF720-ICH (Binder, Германия). Подробное описание методики и состава питательной среды соответствует ранее опубликованной работе (Платонова и др., 2025).

Возраст дрозофил и обработка экстрактом листьев

Процедура кормления дрозофил экстрактом листьев проводилась в соответствии с ранее описанной методикой (Platonova et al., 2022). Использовали 96 % этанольный экстракт листьев аронии Мичурина (SLE) в следующих концентрациях: 0.01, 0.1, 1.0 и 5.0 мг/мл. Контрольная группа получала 96 % этанол. Экстракт добавлялся в пищу дрозофилам в различные периоды жизни: в течение всей жизни имаго, в первые две недели после вылупления (1–2 недели) и в период четвертой – пятой недели жизни имаго (4–5 недель).

Анализ продолжительности жизни

Анализ продолжительности жизни проводился аналогично экспериментам с использованием методики, описанной в предыдущем исследовании (Platonova et al., 2022). Самцов и самок содержали раздельно, 30 особей в пробирке, по 5 пробирок на каждый вариант, по 150 мух на каждую экспериментальную группу. Количество мертвых мух подсчитывали ежедневно, а оставшихся живых мух переносили в пробирки со свежей средой дважды в неделю. На основе полученных данных строили кривые выживаемости и рассчитывали медианную и максимальную продолжительность жизни. Эксперименты проводили в трех биологических повторностях.

Анализ двигательной активности

Двигательную активность количественно оценивали с помощью монитора двигатель-

ной активности (LAM25, TriKinetics Inc., USA) в соответствии с ранее описанной методикой (Platonova et al., 2022). Экспериментальные мухи содержались на питательной среде с SLE в концентрациях 0.01, 0.1, 1 и 5 мг/мл. Кроме того, анализ проводился с использованием различных режимов питания: в течение всей жизни, 1–2-я недели и 4–5-я недели жизни.

Анализ стрессоустойчивости

Перед анализом стрессоустойчивости мухи содержались на среде с добавлением различных концентраций SLE. Мухи подвергались воздействию стресс-факторов в возрасте 10 и 33 суток. Питательная среда и условия содержания дрозофил в экспериментах по изучению устойчивости к неблагоприятным условиям окружающей среды (гипертермия, голодание и окислительный стресс) были ранее описаны в (Platonova et al., 2022). Для оценки устойчивости к стрессу использовали монитор активности дрозофил (DAM2, Trikinetics, США), где индивидуальное содержание особей осуществлялось в стеклянных капиллярах диаметром 5 мм, как указано в предыдущих исследованиях (Platonova et al., 2022). В каждом варианте эксперимента анализировали по 32 особи каждого пола. Все эксперименты проводились в 2–3 повторностях.

Анализ целостности кишечника

Анализ целостности кишечника проводили как в исследовании (Platonova et al., 2022) с использованием теста «Smurf» (Rera et al., 2012). Предварительно мухи содержали на питательной среде с добавлением SLE, анализ проводили в возрасте 6 и 8 недель. Контрольные и экспериментальные когорты находились в течение 16 часов на питательной среде, содержащей 2.5 % (масса / объем) пищевого красителя Brilliant Blue FCF (Roha Dyechem Ltd., Мумбаи, Индия), после чего были подсчитаны мухи, окрашенные в синий цвет (мухи «смурф») с нарушенной целостностью кишечника. Самцы и недевственныесамки были проанализированы отдельно. Эксперимент повторяли дважды, на каждый вариант эксперимента использовали по 70–100 особей в каждой повторности.

Анализ уровня потребления экстракта

Для оценки уровня потребления пищи с добавлением экстрактов листьев в концентрациях 0.01, 0.1, 1.0 и 5.0 мг/мл плодовыми

мушками использовали метод, описанный в статье (Wu et al., 2020). Исследование проводилось в возрасте 15 и 35 суток. Для эксперимента использовали цилиндрические пробирки с отверстиями для циркуляции воздуха, снабженные крышкой с отверстием для установки емкости с питательной средой объемом 70 мкл. В течение 24 часов муhi содержались на питательной среде, подкрашенной 0.5 % красителем бриллиантовый синий FCF (Roha Dyechem Ltd., Индия). При этом экскременты мух скапливались на внутренних стенках пробирки. Через сутки питательную среду меняли на среду без красителя и оставляли на ней муhi на 3 часа для высвобождения красителя из организма. Через 3 часа муhi извлекали из пробирки, отверстия заклеивали скотчем, а экскременты растворяли в 3 мл дистиллированной воды. Затем измеряли оптическую плотность смыча при 629 нм с помощью спектрофотометра Picodrop Pico200 (Picodrop, Великобритания). Количество окрашенных экскрементов муhi рассчитывали с помощью стандартной калибровочной кривой, построенной путем серийного разведения эквивалентного количества синего красителя в воде. Для каждого варианта эксперимента использовали 5 цилиндрических пробирок по 10 особей в каждой. Самцов и самок анализировали отдельно.

Количественная ПЦР с обратной транскрипцией

Уровни экспрессии генов определялись с помощью анализа полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР). Муhi содержались на питательной среде с SLE (5 мг/мл) в течение 14 дней и дважды в неделю переносились во флаконы со свежей средой. Для каждого экспериментального варианта использовали 20 самцов и 10 самок. РНК выделяли с помощью набора Aurum Total RNA Mini (Bio-Rad, США) в соответствии с инструкциями производителя. Концентрацию РНК измеряли с помощью набора Quant-iT RNA Assay Kit (Invitrogen, США) в соответствии с инструкциями производителя. кДНК синтезировали с помощью набора iScript cDNA Synthesis Kit (Bio-Rad, США) из полученного раствора РНК. Реакционную смесь для ПЦР-реакции готовили на основе qPCR mix-HS SYBR (Евроген, Россия) и

праймеров (табл. 1). Полимеразную цепную реакцию проводили с использованием амплификатора CFX96 (Bio-Rad, США) по следующей программе: 1) 95 °C в течение 30 с; 2) 95 °C в течение 10 с; 3) 60 °C в течение 30 с; 4) шаги 2–3 повторяли 40 раз и 5) шаг плавления ДНК.

Экспрессию исследуемых генов рассчитывали относительно экспрессии генов домашнего хозяйства *β-tubulin* и *RpL32* с помощью программного обеспечения CFX Manager 3.1 (Bio-Rad, США). Эксперименты проводились в трех биологических и трех технических повторах. Для количественной оценки использовали метод дельта-дельта СТ (Livak, Schmittgen, 2001).

Статистическая обработка

Для сравнения статистических различий в функциях выживания и медианной продолжительности жизни между контрольной и экспериментальной группами был использован логранговый тест (Harrington, Fleming, 1982) и модифицированный тест Колмогорова – Смирнова соответственно (Fleming et al., 1980). Тест Ванга – Эллисона использовался для оценки различий в возрасте при 90 % смертности (Wang et al., 2004). Для оценки статистической значимости различий в устойчивости к неблагоприятным факторам окружающей среды применялся точный критерий Фишера (Gao et al., 2008; Mehta et al., 1984). Для попарного сравнения индексов пищевых предпочтений использовался U-критерий Манна – Уитни (Hart, 2001). Для учета множественных сравнений была применена корректировка Бонферрони (Lee, Lee, 2018). Для сравнения различий в двигательной активности, потреблении пищи и уровнях экспрессии генов между контрольными и экспериментальными муhi использовался дисперсионный анализ (ANOVA) (Williams, 1987). Попарные сравнения post hoc проводились с использованием тестов Тьюки на достоверно значимую разницу (HSD) (Nanda et al., 2021). Статистический анализ данных проводился с использованием TIBCO Statistica, версия 13.3 (TIBCO Software, США), R, версия 2.15.1 (The R Foundation, США), Excel (Microsoft, США) и OASIS 2 (онлайн-приложение для анализа выживаемости 2) (Han et al., 2024).

Таблица 1. Список праймеров для ОТ-ПЦР

е гена	Символ (FlyBase)	Праймер 5'-3' (прямой / обратный)
β -tubulin at 56D	Tubulin	GCAACTCCACTGCCATCC/ CCTGCTCCTCTCGAACT
Ribosomal protein L32	RpL32	GAAGCGCACCAAGCACTTCATC/ CGCCATTGTGCGACAGCTTAG
superoxide dismutase 1	Sod1	TGCACGAGTTGGTGACAACAC/ TCCTTGCCATACGGATTGAAGTGC
superoxide dismutase 2	Sod2	AGCGACACCACCAAGCTGATTG/ ATGTGGCCACCGCCATTGAAAC
Catalase	Cat	CCCAAGAACTACTTGCTGAGGTG/ AGGAGAACAGACGACCATGCAG
Autophagy-related 1	Atg1	AGACTCTTCCTCGTGCACACTAGC/ GCTTGAGATCACGATGCACAATTG
Autophagy-related 5	Atg5	CTCGTCAAGCTCAACTCCAAGG/ GTTGACCAATCCCAGCCAAAGC
Heat shock protein 26	Hsp26	CAACCGCAACGACATTCACTGG/ ACGTCCATGCACACCTGGAAATC
Heat shock protein 68	Hsp68	TGGGCACATTGATCTCACTGG/ TAACGTCGATCTGGGCACTCC
Insulin-like peptide 5	IIP5	TGCCCTGTCCCAATGGATTCAA/ GCCAAGTGGTCCTCATAATCG
tuberous sclerosis 1 protein hamartin	Tsc1	CAATAAAGCCGCCGTATGGTG/ TACCAACCCACTGCTCCTTGTTC
tuberous sclerosis 2 protein hamartin	Tsc2	ACGCATCGAATTGGCTAGAACG/ TGTTTAGGCCCTCAATTAGCTTCG
mechanistic Target of rapamycin	mTor	TGTCTCGCCCCAAACTGATGACG/ CCGCTGTTGGAAGTAATCACCTG
Heat shock protein 27	Hsp27	ACTGGGTCGTCGTCGTTATTG/ CGCGCGACGTGACATTGATTG
Lipase 3	Lip3	ATTGCGGTGAGCGCATTGA/ TCAGGATGTAGTTGTCAGTGGT
Adipokinetic hormone	Akh	TCCCAAGAGCGAAGTCCTCA/ CCAGAAAGAGCTGTGCCTGA

Результаты

Состав экстракта листьев аронии Мичурина

В результате проведенного анализа ВЭЖХ были выявлены основные пики на 5.51 мин – галловая кислота, на 13.21 мин – рутин (рутозид, витамин Р), на 24.51 мин – изокверцетин и на 39.65 мин – кемпферол (рис. 1).

Продолжительность жизни

С целью анализа возраст-зависимых эффектов экстракта листьев аронии Мичурина (SLE) было изучено его влияние на продолжительность жизни при трех режимах кормления: постоянном, раннем и позднем. При постоянном режиме кормления экстракт вносили в состав питательной среды, начиная с первого дня после вылупления имаго и до конца жизни (далее: на протяжении всей жизни). При раннем – исключительно в течение первых 2 недель после вылета имаго (далее: 1–2-я неделя жизни). При позднем –

во взрослом возрасте на 4–5-й неделе жизни (далее: 4–5-я неделя жизни).

В результате проведенных экспериментов было показано, что употребление дрозофилами SLE на протяжении всей жизни сокращает медианную и максимальную продолжительность жизни самцов на 9 % и 10 % ($p < 0.05$) при концентрациях 0.01, 0.1, 1 и 5 мг/мл (рис. 2А, Б; табл. 2) соответственно. Аналогичный результат наблюдался у самок *D. melanogaster*: SLE снижал медианную и максимальную продолжительность жизни до 6 % ($p < 0.05$) при концентрациях 0.01, 0.1, 1 и 5 мг/мл (рис. 3А, Б; табл. 2). Добавление SLE в пищу в возрасте 1–2 недель снизило медианную и максимальную продолжительность жизни самцов на 9 % и 7 % ($p < 0.0001$) при концентрациях 0.01, 0.1, 1 и 5 мг/мл (рис. 2В, Г; табл. 3), но не оказалось влияния на показатели продолжительности жизни самок (рис. 3В, Г; табл. 3). Добавление SLE в возрасте 4–5 недель в концентрациях 1 и 0.01 мг/мл также снизило медианную и

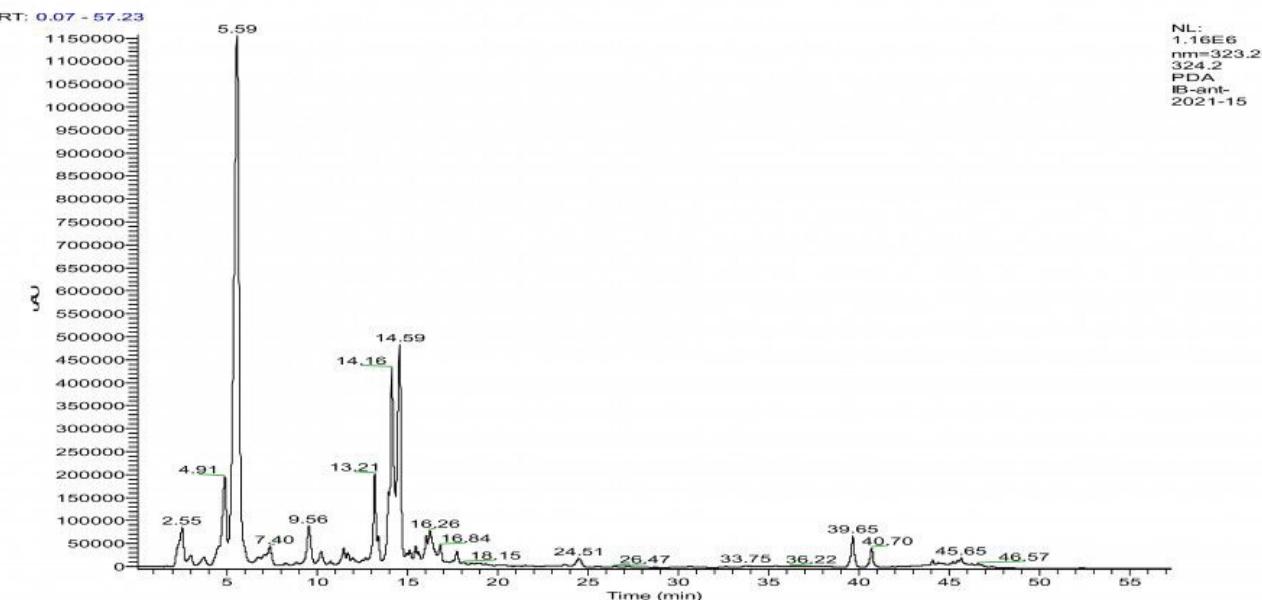


Рис. 1. Результаты высокоэффективной жидкостной хроматографии. 5.59 – галловая кислота; 13.21 – рутин (рутозид, витамин Р); 24.51 – изокверцетин; 39.65 – кемпферол

Fig. 1. Results of high performance liquid chromatography. 5.59 – gallic acid; 13.21 – rutin (rutoside, vitamin P); 24.51 – isoquercetin; 39.65 – kaempferol

максимальную продолжительность жизни самцов (рис. 2Д, Е; табл. 4), у самок экстракт листьев в концентрации 0.01 мг/мл снизил медианную и максимальную продолжительность жизни (рис. 3Д, Е; табл. 4).

Двигательная активность

Для оценки эффектов SLE на показатели функционального старения мы изучили возрастные изменения двигательной активности у *D. melanogaster* при постоянном (на протяжении всей жизни), раннем (1–2-я неделя жизни) и позднем (4–5-я неделя жизни) режимах кормления экстрактом листьев.

Двухфакторный дисперсионный анализ (возраст \times экстракт) выявил статистически значимое влияние ($p < 0.05$) обоих факторов на двигательную активность самцов и самок при обработке SLE на протяжении всей жизни. Апостериорный анализ продемонстрировал полоспецифичные эффекты: у самцов наблюдалось увеличение активности при максимальной концентрации SLE 5 мг/мл, тогда как у самок отмечалось ее снижение при низких концентрациях SLE 0.01–0.1 мг/мл по сравнению с контролем (рис. 4).

При анализе режимов с кратковременным кормлением экстрактом было установлено отсутствие значимого эффекта ($p > 0.05$) SLE на двигательную активность при раннем введении в течение первых двух недель жизни имаго (рис. 4В, Г). Однако при позднем

введении (4–5-я неделя жизни) выявлены достоверные различия ($p < 0.05$): у самцов значимым оказался только возрастной фактор, в то время как у самок влияние оказывали как возраст, так и экстракт (рис. 4Д, Е).

Устойчивость дрозофил к неблагоприятным факторам окружающей среды

На основании результатов исследования влияния экстракта листьев аронии Мичурина на продолжительность жизни для экспериментов по оценке стрессоустойчивости была отобрана концентрация 5 мг/мл. Эта концентрация показала наиболее значительный долгосрочный отрицательный эффект на продолжительность жизни и была использована для проверки нашей гипотезы о том, что SLE может оказывать краткосрочный горметический эффект на устойчивость к стрессу.

Введение SLE в концентрации 5 мг/мл в питательную среду приводило к увеличению медианного времени выживаемости 10-суточных самцов на 15 % ($p < 0.05$), а максимального времени выживаемости – на 11 % ($p < 0.05$) в условиях голодания, но снижало медианное время выживания при воздействии гипертермией на 12 % ($p < 0.0001$) (рис. 5А) и не оказывало статистически значимого влияния при воздействии индуктором окислительного стресса паракватом (рис. 5А, табл. 5). У самок в возрасте 10 суток

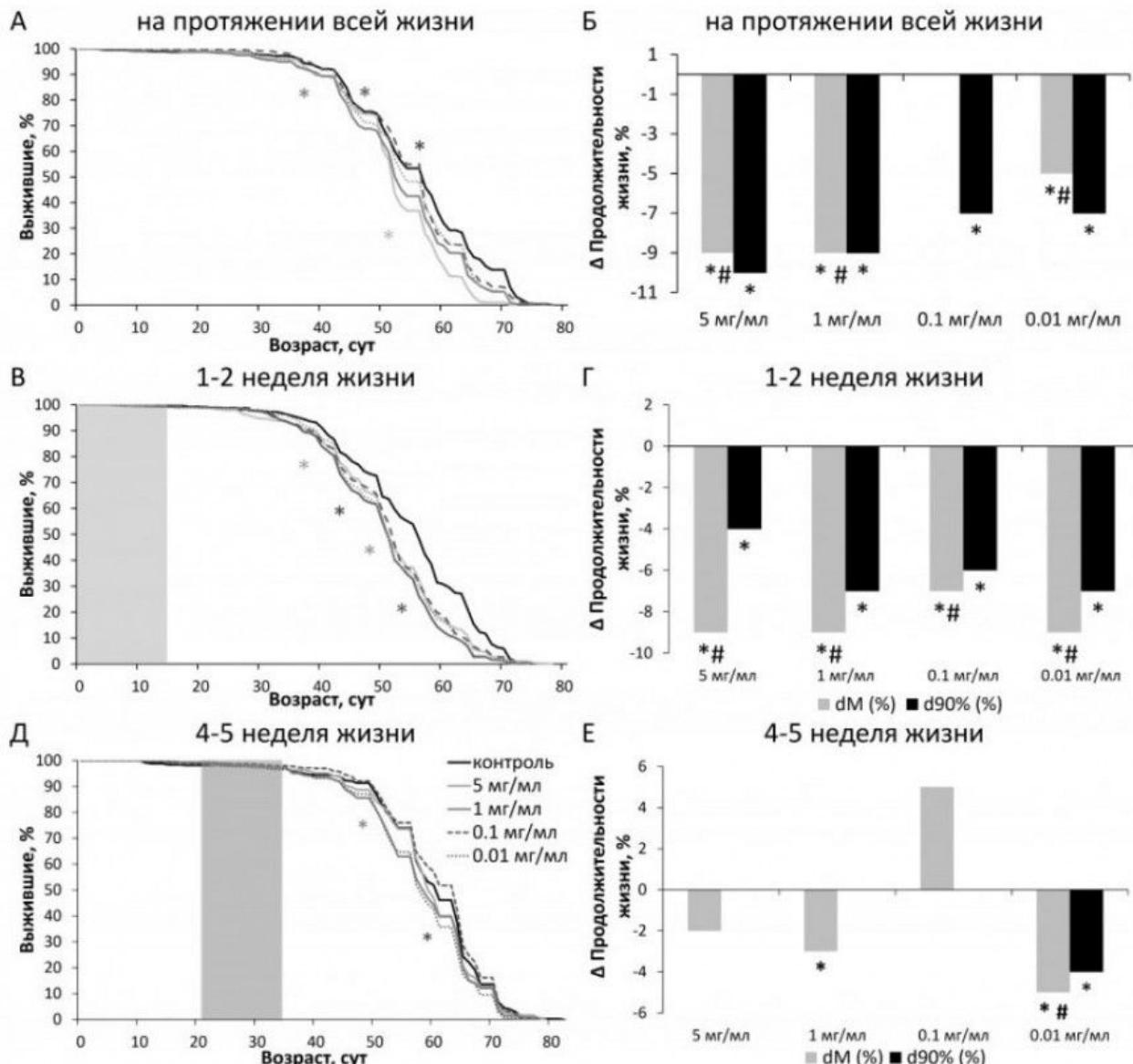


Рис. 2. Влияние SLE на продолжительность жизни самцов *D. melanogaster* при кормлении в разном возрасте: в течение всей жизни (А, Б), в первые 2 недели после вылупления имаго (В, Г), на 4–5-й неделе жизни (Д, Е). Кривые выживания (А, В, Д), изменение медианной (dM) и максимальной (d90%) продолжительности жизни (Б, Г, Е). Серый фон показывает возраст обработки SLE. * $p < 0.05$

Fig. 2. Effect of SLE on lifespan of *D. melanogaster* males fed at different ages: throughout life (A, B), in the first 2 weeks after adult emergence (B, G), at 4–5 weeks of age (D, E). Survival curves (A, B, D), change in median (dM) and maximum (d90%) lifespan (B, G, E). Gray background shows the age of SLE treatment. * $p < 0.05$

предварительная обработка SLE в концентрации 5 мг/мл не оказала влияния на устойчивость к воздействию стресс-факторов (рис. 5Б, табл. 5).

В возрасте 33 суток при воздействии гипертермией снизилась медианная выживаемость самцов на 20 % ($p < 0.05$) и на 12 % у самок ($p < 0.05$) (рис. 5В; табл. 6). При голодаании увеличилась медианная выживаемость самок на 6 % ($p < 0.05$) (рис. 7Г; табл. 6), но не было показано статистически значимого влияния воздействия параквата на выживаемость особей обоих полов.

Целостность кишечного барьера

Влияние SLE на целостность кишечного барьера у самцов и самок *D. melanogaster* в возрасте 6 и 8 недель оценивали с помощью «Smurf»-теста с последующим двухфакторным дисперсионным анализом (см. табл. 7). У самцов влияние возраста оказалось погранично значимым ($F = 3.48$, $p = 0.062$), а эффект экстракта и взаимодействие (возраст \times экстракт) не достигли статистической значимости (соответственно $F = 1.30$, $p = 0.269$ и $F = 0.21$, $p = 0.935$). У самок влияние возраста также было близко к порогу значимости

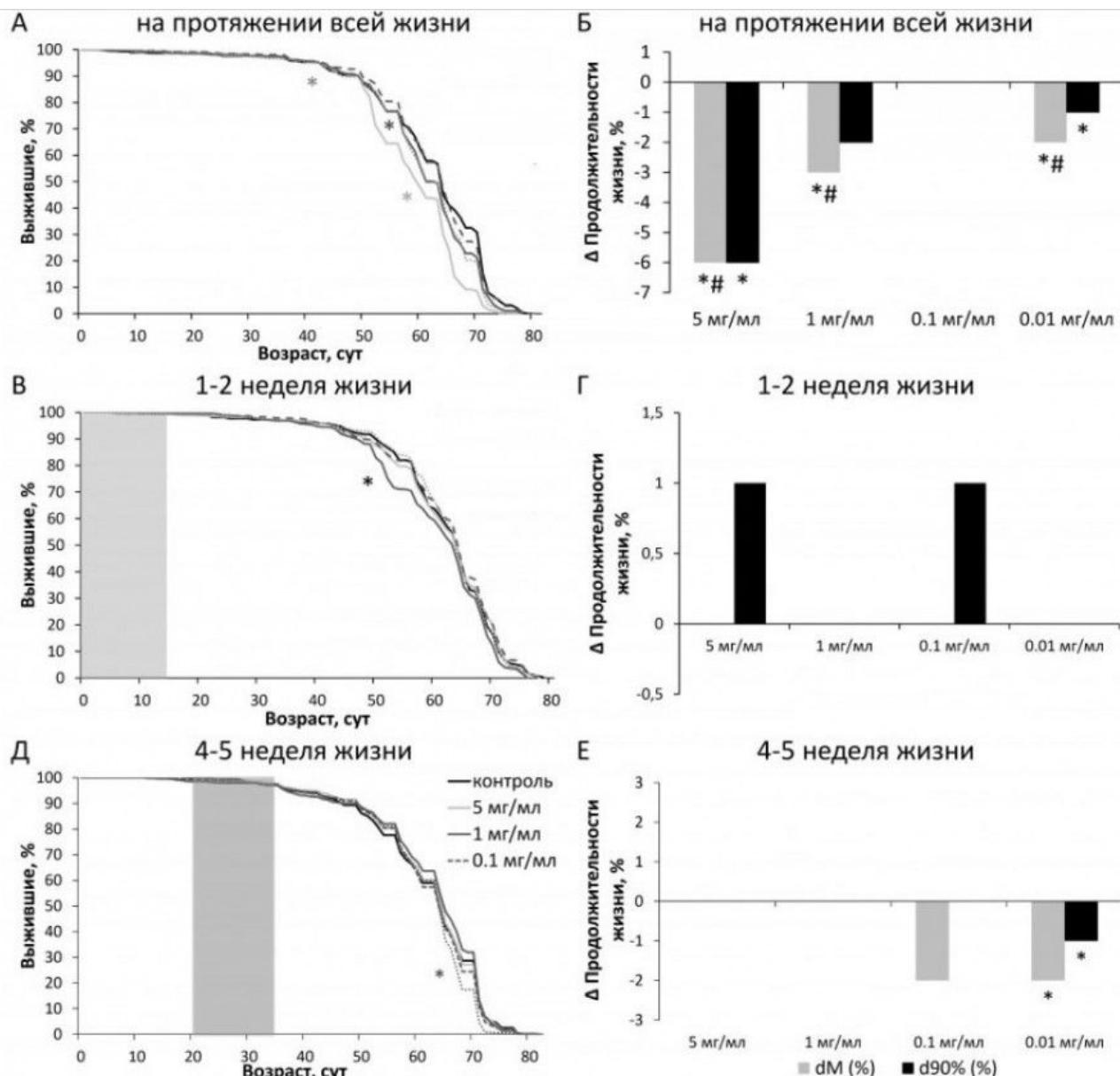


Рис. 3. Влияние SLE на продолжительность жизни самок *D. melanogaster* при кормлении в разном возрасте: в течение всей жизни (А, Б), в первые 2 недели после вылупления имаго (В, Г), на 4–5-й неделе жизни (Д, Е). Кривые выживания (А, В, Д), изменение медианной (dM) и максимальной (d90%) продолжительности жизни (Б, Г, Е). Серый фон показывает возраст обработки SLE. * $p < 0.05$

Fig. 3. Effect of SLE on lifespan of *D. melanogaster* females fed at different ages: throughout life (A, B), in the first 2 weeks after hatching (B, G), at 4–5 weeks of age (D, E). Survival curves (A, B, D), change in median (dM) and maximum (d90%) lifespan (B, G, E). Gray background shows the age of SLE treatment. * $p < 0.05$

($F = 3.30, p = 0.069$), тогда как ни концентрация экстракта ($F = 0.19, p = 0.946$), ни взаимодействие факторов ($F = 0.19, p = 0.942$) не показали значимого влияния. Полученные результаты демонстрируют сходную картину возрастных изменений у обоих полов при отсутствии достоверного влияния SLE и его взаимодействия с возрастом на проявление фенотипа «Smurf».

Влияние SLE на потребление пищи

Влияние SLE на уровень потребления пищи оценивали у самцов и самок *D. melanogaster*

в возрасте 15 и 35 суток. Концентрация SLE в питательной среде составила 0.01, 0.1, 1 и 5 мг/мл. Двухфакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимое влияние ($p < 0.05$) как концентрации экстракта, так и возраста особей на уровне потребления пищи у обоих полов (рис. 6, табл. 11). У самцов было увеличено потребление питательной среды с экстрактом в концентрации 0.1 мг/мл в возрасте 15 суток (в 2 раза) и 35 суток по сравнению с контролем. У самок также наблюдалось статистически значимое

Таблица 2. Влияние SLE, применяемого в течение всей жизни, на продолжительность жизни *D. melanogaster*

Вариант (мг/мл)	Пол	M (сут)	dM (%)	Тест Мантея – Кокса	Тест Гехана – Бреслоу – Вилкоксона	90 % (сут)	d90% (%)	Тест Ванг – Аллисона	N
Контроль	♂	57	n/a	n/a	n/a	71	n/a	n/a	472
0.01	♂	54	-5	p < 0.0001	p < 0.05	66	-7	p < 0.0001	469
0.1	♂	57	0	p < 0.05	p > 0.05	66	-7	p < 0.05	457
1	♂	52	-9	p < 0.0001	p < 0.0001	65	-9	p < 0.0001	475
5	♂	52	-9	p < 0.0001	p < 0.0001	64	-10	p < 0.001	478
Контроль	♀	64	n/a	n/a	n/a	72	n/a	n/a	468
0.01	♀	63	-2	p < 0.0001	p < 0.01	71	-1	p < 0.0001	479
0.1	♀	64	0	p > 0.05	p > 0.05	72	-1	p > 0.05	464
1	♀	62	-3	p < 0.01	p < 0.05	71	0	p > 0.05	482
5	♀	60	-6	p < 0.0001	p < 0.0001	68	-6	p > 0.05	470

Примечание здесь и в табл. 3, 4. M – медианная продолжительность жизни, 90 % – возраст смертности 90 % выборки (максимальная продолжительность жизни), dM (%) – разница в медианной продолжительности жизни, d90% (%) – разница в возрасте 90 % смертности, N – количество мух, ♂ – самцы, ♀ – самки, n/a – не применимо.

Таблица 3. Влияние SLE, применяемого в возрасте 1–2 недель на продолжительность жизни *D. melanogaster*

Вариант (мг/мл)	Пол	M (сут)	dM (%)	Тест Мантея – Кокса	Тест Гехана – Бреслоу – Вилкоксона	90 % (сут)	d90% (%)	Тест Ванг – Аллисона	N
Контроль	♂	56	n/a	n/a	n/a	68	n/a	n/a	471
0.01	♂	51	-9	p < 0.0001	p < 0.0001	63	-7	p < 0.0001	488
0.1	♂	52	-7	p < 0.0001	p < 0.0001	64	-6	p < 0.0001	472
1	♂	51	-9	p < 0.0001	p < 0.0001	63	-7	p < 0.0001	486
5	♂	51	-9	p < 0.0001	p < 0.0001	65	-5	p < 0.0001	485
Контроль	♀	64	n/a	n/a	n/a	71	n/a	n/a	473
0.01	♀	64	0	p > 0.05	p > 0.05	71	0	p > 0.05	469
0.1	♀	64	0	p > 0.05	p > 0.05	72	1	p > 0.05	467
1	♀	64	0	p < 0.01	p < 0.05	71	0	p < 0.05	474
5	♀	64	0	p > 0.05	p > 0.05	72	1	p > 0.05	468

Таблица 4. Влияние SLE, применяемого в возрасте 4–5 недель, на продолжительность жизни *D. melanogaster*

Вариант (мг/мл)	Пол	M (сут)	dM (%)	Тест Мантея – Кокса	Тест Гехана – Бреслоу – Вилкоксона	90 % (сут)	d90% (%)	Тест Ванг – Аллисона	N
Контроль	♂	61	n/a	n/a	n/a	71	n/a	n/a	495
0.01	♂	60	-2	p > 0.05	p > 0.05	71	0	p > 0.05	495
0.1	♂	59	-3	p < 0.01	p > 0.05	71	0	p > 0.05	491
1	♂	64	5	p > 0.05	p > 0.05	71	0	p > 0.05	491
5	♂	58	-5	p < 0.0001	p < 0.001	68	-4	p < 0.01	487
Контроль	♀	65	n/a	n/a	n/a	72	n/a	n/a	478
0.01	♀	65	0	p > 0.05	p > 0.05	72	0	p < 0.0001	472
0.1	♀	65	0	p > 0.05	p > 0.05	72	0	p > 0.05	473
1	♀	64	-2	p > 0.05	p > 0.05	72	0	p > 0.05	499
5	♀	64	-2	p < 0.001	p > 0.05	71	-1	p > 0.05	465

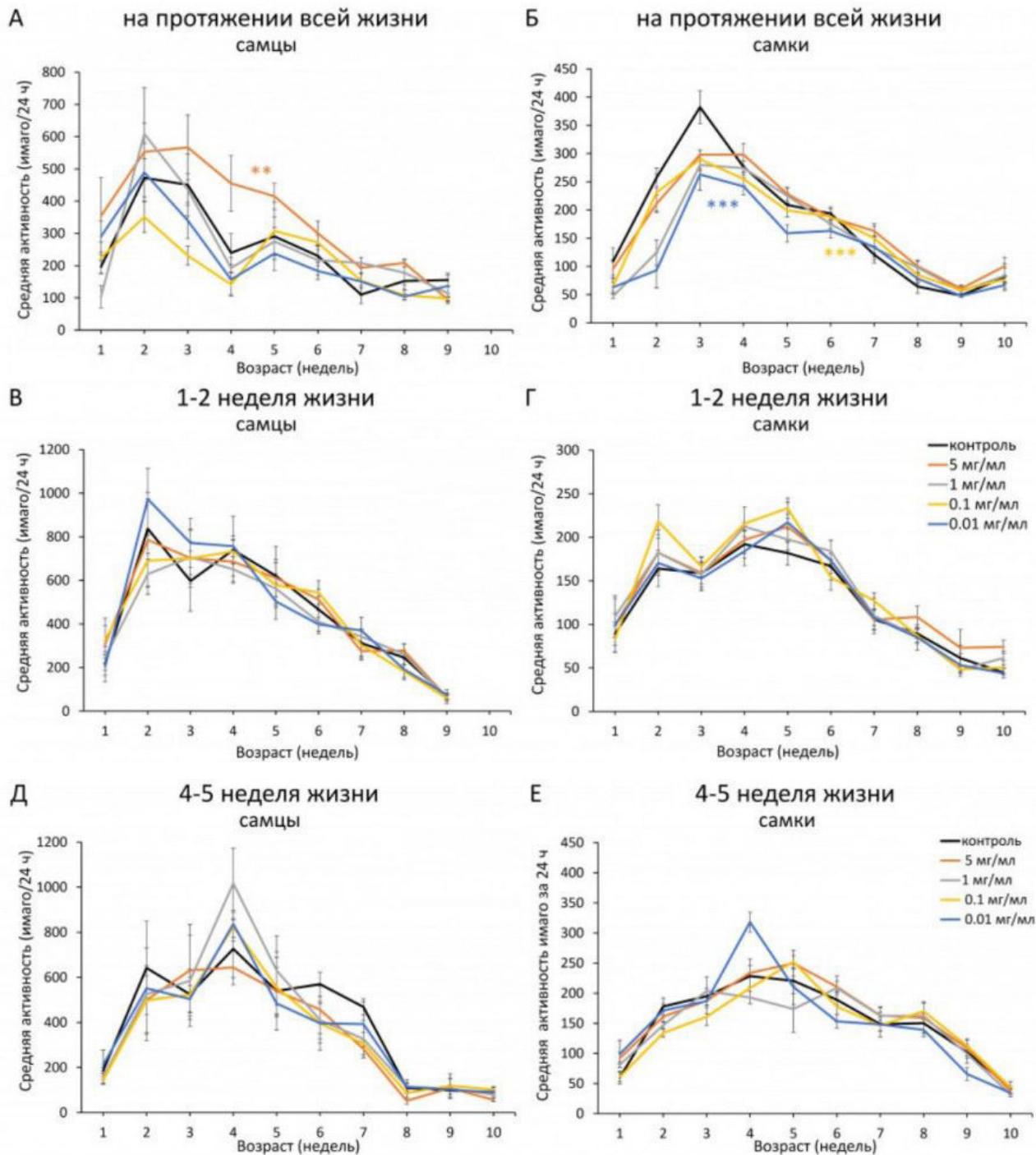


Рис. 4. Влияние SLE на возрастные изменения двигательной активности самцов (А, В, Д) и самок (Б, Г, Е) в зависимости от концентрации экстракта. Добавление SLE проводилось на протяжении всей жизни имаго (А, Б), в течение первых двух недель (В, Г) и на 4–5-й неделе (Д, Е) жизни имаго. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, статистический анализ проводился с использованием двухфакторного дисперсионного анализа с последующими апостериорными тестами Тьюки HSD для попарных сравнений

Fig. 4. Effect of SLE on age-related changes in motor activity of males (A, B, D) and females (Б, Г, Е) depending on the concentration of the extract. SLE was added throughout the life of the imago (A, B), during the first two weeks (B, Г) and at 4–5 weeks (Д, Е) of the life of the imago. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, statistical analysis was performed using two-way ANOVA followed by Tukey's HSD post hoc tests for pairwise comparisons

Таблица 5. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа локомоторной активности с учетом возраста мух и кормления SLE. Добавление SLE проводилось на протяжении всей жизни имаго

Фактор	SS	DF	MS	F	p
Самцы					
Экстракт	59561441.77	4	14890360.44	9.102	7.80E-07
Возраст	333716377	8	41714547.13	25.499	8.20E-28
Экстракт × Возраст	49369494.8	32	1542796.71	0.943	0.5596
Ошибка	368081509.1	225	1635917.82		
Итого	810728822.7	269			
Самки					
Экстракт	7420935.66	4	1855233.92	12.668	2.10E-09
Возраст	193758000.7	9	21528666.75	147.001	1.60E-94
Экстракт × Возраст	4022897.72	36	111747.16	0.763	0.8343
Ошибка	36613096.3	250	146452.39		
Итого	241814930.4	299			

Примечание здесь и в табл. 6, 7, 10, 11, 12. SS – сумма квадратов, DF – степени свободы, MS – средние квадраты. Результат теста Фишера: F – F-значение и p – p-значение.

Таблица 6. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа локомоторной активности с учетом возраста мух и обработки SLE. Добавление SLE проводилось в течение первых двух недель жизни имаго

Фактор	SS	DF	MS	F	p
Самцы					
Экстракт	12387314	4	3096828	0.680	0.6066
Возраст	1388525317	9	154280591	33.872	0.00000
Экстракт × Возраст	109232167	36	3034227	0.666	0.9264
Ошибка	910972542	200	4554863		
Итого	2421117340	249			
Самки					
Экстракт	1083712	4	270928	2.068	0.08640
Возраст	84909908	9	9434434	72.000	0.00000
Экстракт × Возраст	11235182	36	312088	2.382	0.00010
Ошибка	26206591	200	131033		
Итого	123435393	249			

увеличение потребления пищи в 3 раза с SLE в концентрациях 0.1 и 1 мг/мл в возрасте 15 суток. В зрелом возрасте (35 сут) у самок увеличилось потребление пищи в 4 раза с добавлением экстракта в концентрации 1 мг/мл (см. рис. 6) по сравнению с контрольными мухами.

Влияние SLE на экспрессию генов

Для исследования влияния экстракта листьев аронии Мичурина на механизмы жизнеспособности и стресс-ответа у *D. melanogaster* были оценены уровни экспрессии генов с помощью qRT-PCR. Исследовали экспрессию генов, ассоциированных с ключевыми процессами старения, включая регуляцию энергетического баланса (*akh*),

автофагию (*atg1* и *atg5*), защиту от окислительного стресса (*cat*, *sod1* и *sod2*), реакцию на тепловой шок (*hsp26*, *hsp27* и *hsp68*), сигнализацию инсулина (*ilp5*), липидный метаболизм (*lip3*), а также рост и метаболизм клеток (*mTor*, *tsc1* и *tsc2*).

Большинство проанализированных генов не показали значительных изменений ($p > 0.05$) в экспрессии в ответ на добавление SLE. Однако обработка экстрактом повлияла на экспрессию нескольких конкретных генов.

Двухфакторный дисперсионный анализ (экстракт × ген) с последующими множественными попарными сравнениями с использованием апостериорного теста Тьюки

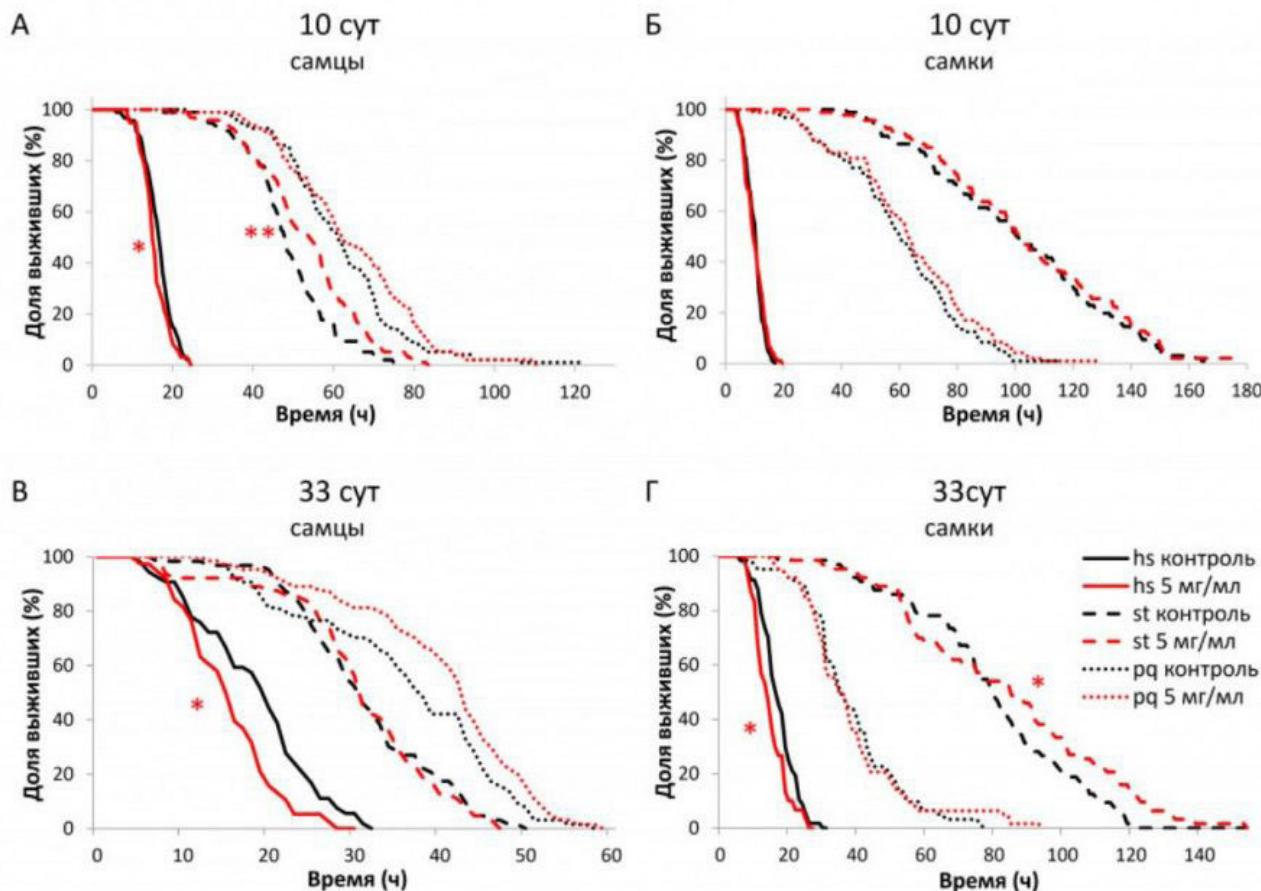


Рис. 5. Влияние SLE в концентрации 5 мг/мл на устойчивость самцов (А, В) и самок (Б, Г) к возрасте 10 суток (А, Б) и 33 суток (В, Г) к гипертермии (hs), голоданию (st) и параквату (pq). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Fig. 5. The effect of SLE at a concentration of 5 mg/ml on the resistance of males (A, B) and females (Б, Г) at the age of 10 days (А, Б) and 33 days (В, Г) to hyperthermia (hs), starvation (st) and paraquat (pq). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Таблица 8. Влияние SLE (5 мг/мл) на устойчивость самцов и самок в возрасте 10 суток к гипертермии, голоданию и параквату

Вариант	Стресс-фактор	Пол	50 % (ч)	d50% (%)	WA	90 % (ч)	d90% (%)	WA	LR _{bf}	N
контроль	гипертермия	♂	17	n/a	n/a	22	n/a	n/a	n/a	93
SLE (5 мг/мл)	гипертермия	♂	15	-11.8	0.0006	20	-9.1	0.1972	0.0418	96
контроль	голодание	♂	48	n/a	n/a	63	n/a	n/a	n/a	96
SLE (5 мг/мл)	голодание	♂	55	14.6	0.0485	70	11.1	0.0862	0.0029	96
контроль	паракват	♂	62	n/a	n/a	79	n/a	n/a	n/a	96
SLE (5 мг/мл)	паракват	♂	63	1.6	0.7743	83	5.1	0.3769	0.1664	95
контроль	гипертермия	♀	11	n/a	n/a	14	n/a	n/a	n/a	95
SLE (5 мг/мл)	гипертермия	♀	10	-9.1	0.9754	15	7.1	0.7529	0.5102	96
контроль	голодание	♀	102	n/a	n/a	144	n/a	n/a	n/a	96
SLE (5 мг/мл)	голодание	♀	102	0.0	0.8164	148	2.8	0.8083	0.5049	94
контроль	паракват	♀	61	n/a	n/a	88	n/a	n/a	n/a	96
SLE (5 мг/мл)	паракват	♀	63	3.3	0.5984	93	5.7	0.3564	0.2053	94

Примечание здесь и в табл. 9. n/a – не применимо; ♂ – самцы; ♀ – самки; 50 % – медианное значение выживаемости, d50% (%) – разница в медианном значении выживаемости, 90 % – максимальное значение выживаемости, d90% (%) – разница в максимальном значении выживаемости, WA – тест Ванга – Аллисона, LR_{bf} – логранговый тест с поправкой Бонферрони для множественных сравнений, N – количество мух.

Таблица 9. Влияние SLE (5 мг/мл) на устойчивость самцов и самок в возрасте 33 суток к гипертермии, голоданию и параквату

Вариант	Стресс фактор	Пол	50 % (ч)	d50% (%)	WA	90 % (ч)	d90% (%)	WA	LR _{bf}	N
контроль	гипертермия	♂	20	n/a	n/a	28	n/a	n/a	n/a	54
SLE (5 мг/мл)	гипертермия	♂	16	-20	0.015	28	0	0.3938	0.005	38
контроль	голодание	♂	31	n/a	n/a	43	n/a	n/a	n/a	63
SLE (5 мг/мл)	голодание	♂	31	0	0.9831	43	0	0.9398	0.8193	64
контроль	паракват	♂	38	n/a	n/a	49	n/a	n/a	n/a	64
SLE (5 мг/мл)	паракват	♂	43	13.1	0.175	52	6.1	0.101	0.053	64
контроль	гипертермия	♀	16	n/a	n/a	23	n/a	n/a	n/a	57
SLE (5 мг/мл)	гипертермия	♀	13	-11.8	0.0923	19	-11.4	0.7331	0.0482	30
контроль	голодание	♀	80	n/a	n/a	112	n/a	n/a	n/a	64
SLE (5 мг/мл)	голодание	♀	85	6.25	0.2575	123	9.8	0.0356	0.0438	63
контроль	паракват	♀	35	n/a	n/a	55	n/a	n/a	n/a	62
SLE (5 мг/мл)	паракват	♀	35	0	0.9341	55	0	0.9999	0.9929	63

Таблица 10. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния возраста и SLE на частоту фенотипа «Smurf» у самцов и самок *D. melanogaster*

Пол	Фактор	SS	DF	MS	F	p
Самцы	Возраст	0.0421	1	0.0421	3.48	0.062
	Экстракт	0.0627	4	0.0157	1.30	0.269
	Возраст × Экстракт	0.0100	4	0.0025	0.21	0.935
	Ошибка	25.5672	2117	0.0121		
Самки	Возраст	0.2109	1	0.2109	3.30	0.069
	Экстракт	0.0474	4	0.0119	0.19	0.946
	Возраст × Экстракт	0.0495	4	0.0124	0.19	0.942
	Ошибка	128.2603	2007	0.0639		

HSD показал, что экспрессия *lip5* и *lip3* была снижена ($p < 0.05$) у самок после добавления SLE в концентрации 5 мг/мл. У самцов также наблюдали снижение экспрессии *lip3* ($p < 0.05$) (рис. 7). Эти результаты свидетельствуют о влиянии SLE на экспрессию генов, связанных с метаболизмом липидов (*lip3*), у обоих полов и на сигнализацию инсулина (*lip5*) у самок.

Обсуждение

В данной работе мы исследовали влияние этанолового экстракта листьев аронии Мичурина на адаптивную способность обоих полов *D. melanogaster* как в оптимальных, так и в стрессовых условиях. Исследуемый экстракт листьев продемонстрировал

токсическое воздействие на продолжительность жизни обоих полов *D. melanogaster* при применении в разном возрасте и концентрациях (0.01, 0.1, 1 и 5 мг/мл), причем наиболее значительное сокращение продолжительности жизни наблюдалось при более высоких концентрациях.

Согласно опубликованным исследованиям, общее содержание фенолов в экстракте листьев *Aronia melanocarpa* составляет 131.5 мг эквивалентов хлорогеновой кислоты/г экстракта (ванилиновая кислота, кофейная кислота, феруловая кислота, рутин, розмариновая кислота, кверцетин, лютеолин, нарингенин, кемпферол) (Cvetanović et al., 2018), а общее количество флавоноидов – 88.6 мг эквивалента рутина/г экс-

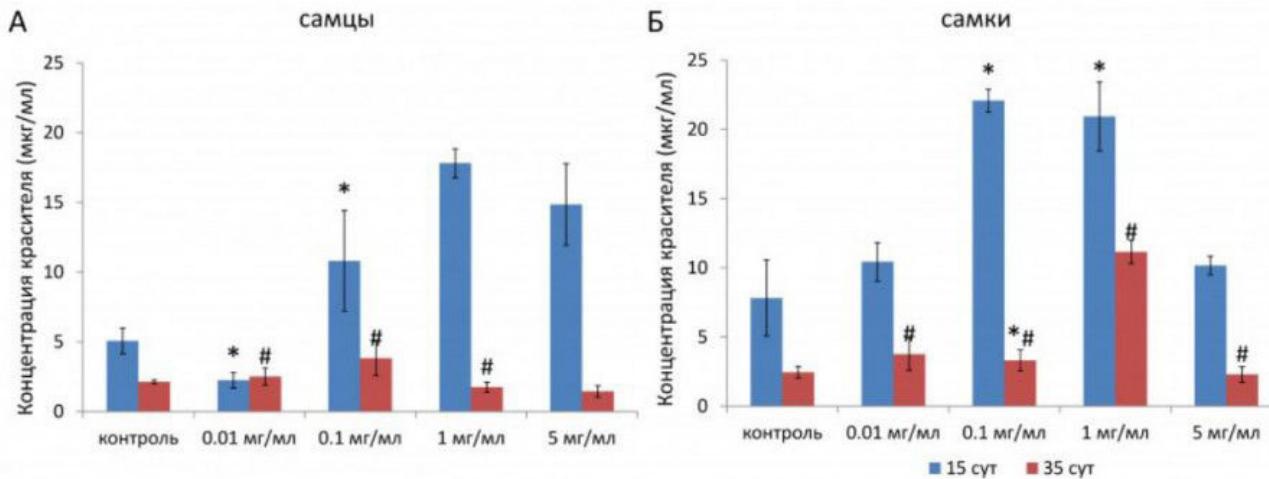


Рис. 6. Влияние SLE на уровень потребления пищи у самцов (А) и самок (Б) в зависимости от возраста особи и концентрации экстракта. Показаны различия между контролем и опытом в зависимости от концентрации экстракта (* $p < 0.05$) и возраста обработки экстрактом (# $p < 0.05$). Статистическая обработка проводилась с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с последующими post-hoc тестами Тьюки HSD для попарных сравнений

Fig. 6. Effect of SLE on food consumption in males (A) and females (B) depending on the age of the individual and the extract concentration. Differences between the control and the experiment depending on the extract concentration (* $p < 0.05$) and the age of treatment with the extract (# $p < 0.05$) are shown. Statistical processing was performed using two-way analysis of variance followed by Tukey's HSD post-hoc tests for pairwise comparisons

Таблица 11. Результаты дисперсионного анализа потребления пищи в зависимости от возраста мух и кормления SLE

Фактор	SS	DF	MS	F	p
Самцы					
Экстракт	390.143	4	97.536	7.5046	0.00014
Возраст	746.964	1	746.964	57.473	0.00000
Экстракт×Возраст	472.697	4	118.174	9.0926	0.00003
Ошибка	506.873	39	12.997		
Самки					
Экстракт	836.915	4	209.229	20.708	0.00000
Возраст	1145.401	1	1145.401	113.362	0.00000
Экстракт×Возраст	284.490	4	71.122	7.039	0.00023
Ошибка	394.055	39			

тракта (Cvetanović et al., 2018). Экстракт листьев аронии Мичурина, использованный в данном исследовании, содержит галловую кислоту, рутин (рутозид, витамин P), изо-кверцетин и кемпферол, что согласуется с результатами более ранних исследований фенольного состава экстракта листьев аронии (*Aronia melanocarpa*) (Cvetanović et al., 2018; Owczarek et al., 2022; Saracila et al., 2024). Было обнаружено, что содержание полифенолов и антиоксидантные свойства метанольных экстрактов листьев аронии черноплодной (*Aronia melanocarpa*), собранных в разном возрасте (молодые (2 недели),

зрелые (2 месяца) и старые листья (4 месяца)), могут отличаться друг от друга (Lee et al., 2014). Высокоэффективная жидкостная хроматография (ВЭЖХ) показала, что молодые листья аронии черноплодной (*Aronia melanocarpa*) содержат наибольшее количество полифенолов, чем двух- и четырехмесячные листья, кроме того, молодые листья проявляют более высокую антиоксидантную активность, чем листья, собранные в позднем возрасте (Lee et al., 2014). Ранее было установлено, что на состав биологически активных веществ, содержащихся в листьях аронии, влияют место произрастания, кли-

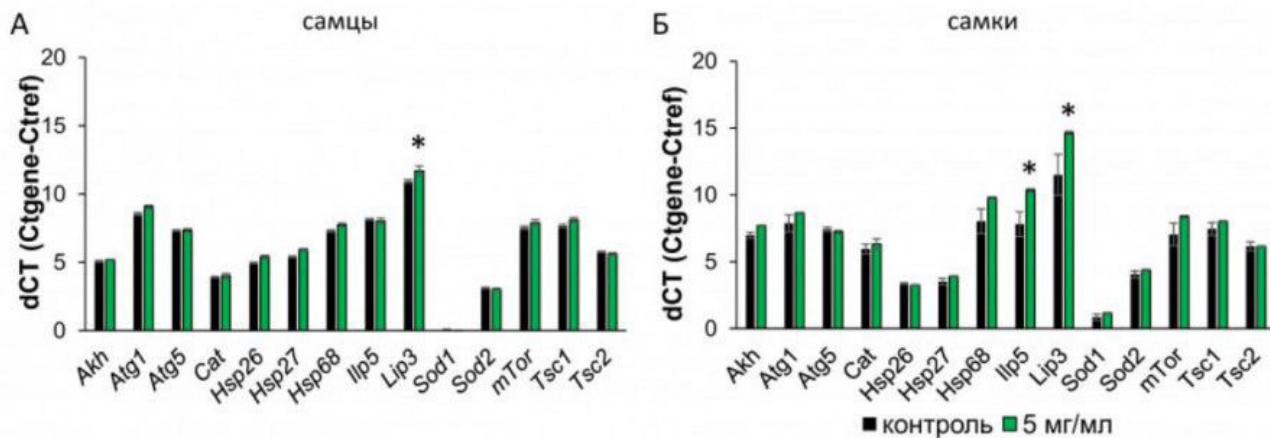


Рис. 7. Влияние SLE на уровень экспрессии генов, связанных со старением, у самцов (А) и самок (Б) мух в возрасте 14 дней. Значения Ct (пороги цикла) обратно пропорциональны уровням транскриптов мРНК. Значения дельта Ct (dCt) рассчитывались как разница между значениями Ct для целевых генов и референтных генов (β -тубулин, eEF1 α 2 и RpL32). Более высокие значения dCt соответствуют более низким уровням экспрессии. Графики представляют среднее значение трех биологических повторностей, по три технических в каждой. Планки погрешностей представляют стандартную ошибку среднего. * $p < 0.05$, значимость определялась с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с последующими апостериорными тестами Тьюки HSD для попарных сравнений

Fig. 7. Effect of SLE on expression levels of aging-related genes in 14-day-old male (A) and female (B) flies. Ct values (cycle thresholds) are inversely related to mRNA transcript levels. Delta Ct (dCt) values were calculated as the difference between Ct values for target genes and reference genes (β -tubulin, eEF1 α 2, and RpL32). Higher dCt values correspond to lower expression levels. Graphs represent the average of three biological replicates, three technical replicates each. Error bars represent standard error of the average. * $p < 0.05$, significance was determined by two-way ANOVA followed by Tukey HSD post hoc tests for pairwise comparisons

Таблица 12. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа эффектов SLE на уровень экспрессии генов, связанных со старением

Фактор	SS	DF	MS	F	p
Самцы					
Ген	1802.92	13	138.686	871.28	0.00000
Экстракт	3.229	1	3.229	20.29	0.000011
Экстракт \times Ген	4.944	13	0.380	2.39	0.005105
Ошибка	34.700	218	0.159		
Самки					
Ген	2086.21	13	160.48	79.661	0.00000
Экстракт	44.12	1	44.12	21.899	0.000005
Экстракт \times Ген	57.20	13	4.40	2.184	0.011062
Ошибка	447.22	222	2.01		

матическая зона, дата сбора, способ сушки и дальнейший вид экстракции (Cvetanović et al., 2018; Jurendić, Ščetar, 2021; Negreanu-Pirjol et al., 2023; Platonova et al., 2021; Saracila et al., 2024; Thi, Hwang, 2014).

Ранее биодоступность полифенолов из плодов и листьев аронии (*Aronia melanocarpa*) изучалась *in vitro* с использованием моделей пищеварительных жидкостей человека: имитированной слюнной, желудочной и кишечной сред на основе стандартных электролитных растворов (Minekus

et al., 2014; Saracila et al., 2024). Результаты показали, что полифенолы из листьев аронии демонстрируют наибольшую биодоступность в желудочной фазе, тогда как полифенолы из плодов активнее высвобождаются в кишечной фазе (Saracila et al., 2024).

Для дальнейшего изучения физиологических эффектов листьев аронии мы провели эксперимент на *Drosophila melanogaster*. Установлено, что добавление экстракта (0.1 и 1 мг/мл) вызвало повышение потребление питательной среды как у молодых (15 суток),

так и у зрелых (35 суток) особей обоего пола, что свидетельствует о его пищевой привлекательности для мух. При этом экстракт листьев аронии, несмотря на стимуляцию потребления пищи, не нарушает целостность кишечного барьера даже при длительном воздействии (6 и 8 недель). Также важно отметить, что исследуемый экстракт не оказывал статистически значимого влияния на двигательную активность *D. melanogaster* ни в одном из возрастных периодов, что свидетельствует об отсутствии токсического воздействия на базовые двигательные функции.

Кроме того, мы исследовали воздействие влияние экстракта листьев аронии (5 мг/мл) на выживаемость плодовых мушек в неблагоприятных условиях окружающей среды (окислительный стресс, гипертермия, голодание). В нашем исследовании окислительный стресс, вызванный прооксидантом паракватом, не оказал статистически значимого воздействия на медианную и максимальную выживаемость особей обоих полов *D. melanogaster* в возрасте 10 и 33 суток при предварительной обработке SLE (5 мг/мл). По всей видимости, изученный нами экстракт в данной концентрации обладает меньшей антиоксидантной активностью. Однако известны исследования, в которых листья аронии проявляют высокий антиоксидантный потенциал, при этом молодые листья обладают более высоким содержанием полифенолов и флавоноидов, чем старые листья (Cvetanović et al., 2018; Thi, Hwang, 2014), что, теоретически, может повысить устойчивость организма в неблагоприятных условиях, вызванных окислительным стрессом. Предобработка SLE в концентрации 5 мг/мл снижала медианную выживаемость в условиях гипертермии у самцов на 12 % в молодом возрасте (10 суток) и на 20 % во взрослом (33 суток), а у взрослых самок на 12 %. Также нами установлено, что экстракт листьев аронии Мичурина (5 мг/мл), который мы исследовали, увеличил медианную выживаемость на 15 %, а максимальную выживаемость на 11 % у молодых самцов (10 сут), а у взрослых (33 сут) самок *D. melanogaster* на 6 % в условиях голодания. В условиях голодания, возможно, выживаемость *D. melanogaster* обусловлена общим снижением скорости метаболизма липидов, белков и углеводов в организме (Marron et al., 2003). Кроме того, рутин (который также присутствует в нашем экстракте) в концентрации 400 мкМ повышал устойчивость к го-

лоданию, тепловому и холодовому стрессу *Drosophila melanogaster*, содержащихся на питательной среде с высоким содержанием жиров (Chattopadhyay, Thirumurugan, 2020).

Известно, что в условиях краткосрочного голодания увеличивается выживаемость организма, но при длительном голодании происходит максимальное использование всех внутренних ресурсов организма (Hänschke et al., 2022). Согласно исследованию, повышение уровня липазы оказывает положительное влияние на общее состояние здоровья организма, в частности за счет усиления обменных процессов и улучшения общего состояния здоровья (Chandra et al., 2020). Как было установлено в наших предыдущих исследованиях, динамика общего содержания липидов в контрольной линии w/w и долгоживущих мутантных мухах *E(z)/w* имела сходную тенденцию к постепенному увеличению до возраста 100 суток с последующим снижением по мере старения и приближения к концу жизни (Shaposhnikov et al., 2022). Lea Hänschke et al. продемонстрировали, что *lip3* играет важную роль в липидном обмене веществ и значительно активируется в ответ на нехватку питательных веществ и у старых мух (Hänschke et al., 2022). Более того, обнаружено, что самцы-мутанты *lip3* проявляют повышенную чувствительность к голоданию, но при этом демонстрируют увеличение продолжительности жизни, что подчеркивает существование потенциальных половых различий в регуляции липидного метаболизма и реакции на стресс (Hänschke et al., 2022). Кроме того, изменение липидного обмена приводит к изменениям в липидных профилях, которые могут увеличить риск возрастных заболеваний и повлиять на общее состояние здоровья. Многочисленные исследования свидетельствуют, что экстракты листьев содержат биологически активные соединения, способные модулировать липидный метаболизм и влиять на липидный профиль в различных биологических системах (Angiolillo et al., 2021; Simões et al., 2022).

Iip5 – инсулиноподобный пептид, за счет которого вырабатывается инсулин клетками в мозге человека, у дрозофилы он обнаружен после личиночной стадии и является одним из главных регуляторов липидного обмена (Toprak, 2020). У *Drosophila melanogaster* жировое тело играет ключевую роль в энергетическом обмене, выполняя функцию депо триглицеридов, а также участвуя в их метаболизме и регуляции обмена глюкозы (Chatterjee, Perrimon, 2021).

Поддержание жизнедеятельности взрослых особей *Drosophila melanogaster* в условиях голодаия обеспечивается секреторными клетками энокитами, которые метаболизируют липиды, поступающие из жирового тела (Chatterjee, Perrimon, 2021). Вероятно, благодаря активации этих механизмов организм плодовой мушки адаптируется и приобретает устойчивость к условиям голодаия.

В нашем исследовании экстракт листьев аронии Мичурина (5 мг/мл) статистически значимо снижал экспрессию генов метаболизма липидов (*lip3*) у особей обоих полов, а также снижал экспрессию сигнализации инсулина (*ilp5*) у самок *Drosophila melanogaster* в возрасте 14 суток. Эти результаты сопоставимы с полученными нами негативными эффектами на продолжительность жизни особей обоих полов при применении экстракта на протяжении всей жизни (5 мг/мл). Вероятно, необходимо дальнейшее изучение влияния экстракта листьев аронии в концентрациях 0.01, 0.1 и 1 мг/мл на адаптацию особей обоих полов *Drosophila melanogaster* к неблагоприятным условиям окружающей среды, сопоставимых с исследованиями на продолжительность жизни.

Таким образом, изучение экологических функций растений позволяет понять взаимодействия между различными видами в экосистемах, а также рассмотреть перспективы разработок более безопасных и экологически устойчивых методов борьбы с вредителями (Rajput et al., 2023).

В данном исследовании мы всесторонне изучили воздействие экстракта листьев аронии Мичурина, рассматривая его через призму двух взаимосвязанных аспектов. В экологическом контексте мы оценили влияние данного биотического фактора на модельный организм *D. melanogaster*, что позволило проанализировать взаимодействие растительных метаболитов с насекомыми в искусственно созданной экосистеме. С физиологической точки зрения мы исследовали адаптационный потенциал и показатели жизнеспособности плодовых мушек при воздействии экстракта в различных стрессовых условиях, что дает возможность понять механизмы физиологического ответа на данный фитокомпонент.

Заключение

В настоящем исследовании мы изучили краткосрочные и долгосрочные эффекты экстракта листьев аронии Мичурина *xSorbaronia mitschurinii* на жизнеспособность *D. melanogaster*. Мы обнаружили, что в краткосрочной перспективе самая высокая концентрация экстракта листьев оказывала адаптивное действие на дрозофилу в неблагоприятных условиях окружающей среды (гипертермия и голодаия), что может быть обусловлено активацией защитных клеточных систем через механизм гормезиса. Однако различные концентрации экстрактов листьев аронии Мичурина оказывали долгосрочное токсическое действие на мух, что приводило к сокращению продолжительности жизни у обоих полов. Отсроченное токсическое действие экстракта, по-видимому, связано с истощением защитных резервов и сопутствующим сокращением продолжительности жизни. Кроме того, изучение инсектицидных свойств растительных экстрактов может дать представление о сложной динамике взаимоотношений травоядных и растений. Эти знания необходимы для понимания экологического баланса и роли, которую различные виды играют в поддержании здоровых экосистем.

Результаты нашего исследования могут быть использованы для разработки более безопасных и экологически устойчивых методов борьбы с вредителями. Известно, что обычные химические пестициды оказывают пагубное воздействие на нецелевые организмы и окружающую среду, что приводит к таким проблемам, как загрязнение почвы и воды, потеря биоразнообразия и развитие устойчивости к пестицидам у популяций вредителей. Напротив, инсектициды растительного происхождения, как правило, более биоразлагаемы и менее вредны для полезных насекомых и других диких животных. Использование природных соединений позволяет сделать сельскохозяйственные методы более устойчивыми, тем самым снижая воздействие на окружающую среду и эффективно управляя популяциями вредителей. Применение биологически активных соединений, полученных из растений, для борьбы с вредителями может снизить токсический эффект и побочное воздействие на здоровье человека при употреблении обработанных продуктов питания.

Библиография

- Платонова Е. Ю., Голубев Д. А., Земская Н. В., Михайлова Д. В., Пакшина Н. Р., Тимушева Н. С., Шапошников М. В., Москалев А. А. Влияние экстрактов листьев и ягод аронии Мичурина (*xSorbaronia mitschurinii*) на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* // Принципы экологии. 2025. № 2. Р. 71–83. DOI: 10.15393/j1.art.2025.16042
- Angiolillo A., Leccese D., Palazzo M., Vizzarri F., Casamassima D., Corino C., Di Costanzo A. Effects of Lippia citriodora Leaf Extract on Lipid and Oxidative Blood Profile of Volunteers with Hypercholesterolemia: A Preliminary Study // Antioxidants (Basel). 2021. Vol. 4. DOI: 10.3390/antiox10040521
- Cantwell-Jones A., Ball J., Collar D., Diazgranados M., Douglas R., Forest F., Hawkins J., Howes M. R., Ulian T., Vaithla B., Pironon S. Global plant diversity as a reservoir of micronutrients for humanity // Nat Plants. 2022. Vol. 3. P. 225–232. DOI: 10.1038/s41477-022-01100-6
- Chandra P., Enespa, Singh R., Arora P. K. Microbial lipases and their industrial applications: a comprehensive review // Microbial Cell Factories. 2020. Vol. 1. P. 1–42. DOI: 10.1186/s12934-020-01428-8
- Chatterjee N., Perrimon N. What fuels the fly: Energy metabolism in *Drosophila* and its application to the study of obesity and diabetes // Science Advances. 2021. Vol. 7 (24). P. eabg4336. DOI: 10.1126/sciadv.abg4336
- Chattopadhyay D., Thirumurugan K. Longevity-promoting efficacies of rutin in high fat diet fed *Drosophila melanogaster* // Biogerontology. 2020. Vol. 5. P. 653–668. DOI: 10.1007/s10522-020-09882-y
- Cvetanović A., Zengin G., Žeković Z., Švarc-Gajić J., Ražić S., Damjanović A., Mašković P., Mitić M. Comparative in vitro studies of the biological potential and chemical composition of stems, leaves and berries Aronia melanocarpa's extracts obtained by subcritical water extraction // Food Chem Toxicol. 2018. Vol. 121. P. 458–466. DOI: 10.1016/j.fct.2018.09.045
- Dhaouadi F., Bargougui A., Maamer S., Amri I., Msaad Guerfali M., Hamrouni L., Flaminio G., Mejri N. Chemical composition and insecticidal activity of two *Eucalyptus* essential oils against the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) // Journal of Plant Diseases and Protection. 2023. Vol. 3. P. 483–493. DOI: 10.1007/s41348-022-00702-8
- Ferlemi A. V., Lamari F. N. Berry Leaves: An Alternative Source of Bioactive Natural Products of Nutritional and Medicinal Value // Antioxidants (Basel). 2016. Vol. 2. DOI: 10.3390/antiox5020017
- Fleming T. R., O'Fallon J. R., O'Brien P. C., Harrington D. P. Modified Kolmogorov-Smirnov Test Procedures with Application to Arbitrarily Right-Censored Data // Biometrics. 1980. Vol. 4. P. 607–625. DOI: 10.2307/2556114
- Foster N., Bhatti J. Forest Ecosystems: Nutrient Cycling // Encyclopedia of Soil Science. New York, 2006. P. 718–721.
- Gao G., Wan W., Zhang S., Redden D. T., Allison D. B. Testing for differences in distribution tails to test for differences in 'maximum' lifespan // BMC medical research methodology. 2008. Vol. 8 (1). P. 1–10. DOI: 10.1186/1471-2288-8-49
- Han S. K., Kwon H. C., Yang J.-S., Kim S., Lee S.-J. V. OASIS portable: User-friendly offline suite for secure survival analysis // Molecules and Cells. 2024. Vol. 2. P. 100011. DOI: 10.1016/j.mocell.2024.100011
- Hänschke L., Heier C., Maya Palacios S. J., Özak H. E., Thiele C., Bauer R., Kühnlein R. P., Bülow M. H. *Drosophila* Lipase 3 Mediates the Metabolic Response to Starvation and Aging // Front Aging. 2022. Vol. 14 (3). P. 800153. DOI: 10.3389/fragi.2022.800153
- Harrington D. P., Fleming T. R. A Class of Rank Test Procedures for Censored Survival Data // Biometrika. 1982. Vol. 3. P. 553–566. DOI: 10.2307/2335991
- Hart A. Mann-Whitney test is not just a test of medians: differences in spread can be important // Bmj. 2001. Vol. 7309. P. 391–393. DOI: 10.1136/bmj.323.7309.391
- Hertel A. G., Steyaert S. M., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H. K., Gelink H. W., Kindberg J., Swenson J. E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape // Behav Ecol Sociobiol. 2016. Vol. 70. P. 831–842. DOI: 10.1007/s00265-016-2106-2
- Hikal W. M., S. B. R., and Said-Al Ahl H. A. H. Botanical insecticide as simple extractives for pest control // Cogent Biology. 2017. Vol. 1. P. 1404274. DOI: 10.1080/23312025.2017.1404274
- Hupp J., Michael B., Kira W., and Williamson J. How are your berries? Perspectives of Alaska's environmental managers on trends in wild berry abundance // International Journal of Circumpolar Health. 2015. Vol. 1. P. 28704. DOI: 10.3402/ijch.v74.28704
- Jurendić T., Ščetar M. Aronia melanocarpa Products and By-Products for Health and Nutrition: A Review // Antioxidants. 2021. Vol. 7. P. 1052.
- Krishna M. P., Mohan M. Litter decomposition in forest ecosystems: a review // Energy, Ecology and Environment. 2017. Vol. 4. P. 236–249. DOI: 10.1007/s40974-017-0064-9
- Kulling S. E., Rawel H. M. Chokeberry (Aronia melanocarpa) – A review on the characteristic components and potential health effects // Planta Med. 2008. Vol. 13. P. 1625–1634. DOI: 10.1055/s-0028-1088306

- Lee J. E., Kim G.-S., Park S., Kim Y.-H., Kim M.-B., Lee W. S., Jeong S. W., Lee S. J., Jin J. S., Shin S. C. Determination of chokeberry (*Aronia melanocarpa*) polyphenol components using liquid chromatography–tandem mass spectrometry: Overall contribution to antioxidant activity // Food Chemistry. 2014. Vol. 146. P. 1–5. DOI: 10.1016/j.foodchem.2013.09.029
- Leri M., Scuto M., Ontario M. L., Calabrese V., Calabrese E. J., Bucciantini M., Stefani M. Healthy Effects of Plant Polyphenols: Molecular Mechanisms // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21. P. 1–39.
- Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the 2- $\Delta\Delta$ Ct Method // Methods. 2001. Vol. 4. P. 402–408. DOI: 10.1006/meth.2001.1262
- Lopez-Ortiz C., Gracia-Rodriguez C., Belcher S., Flores-Iga G., Das A., Nimmakayala P., Balagurusamy N., Reddy U. K. *Drosophila melanogaster* as a Translational Model System to Explore the Impact of Phytochemicals on Human Health // International Journal of Molecular Sciences. 2023. Vol. 17. P. 13365.
- Marron M. T., Markow T. A., Kain K. J., Gibbs A. G. Effects of starvation and desiccation on energy metabolism in desert and mesic *Drosophila* // J Insect Physiol. 2003. Vol. 3. P. 261–270. DOI: 10.1016/s0022-1910(02)00287-1
- Mehta C. R., Patel N. R., Tsiatis A. A. Exact significance testing to establish treatment equivalence with ordered categorical data // Biometrics. 1984. Vol. 3. P. 819–825.
- Minekus M., Alminger M., Alvito P., Ballance S., Bohn T., Bourlieu C., Carrière F., Boutrou R., Corredig M., Dupont D., Dufour C., Egger L., Golding M., Karakaya S., Kirkhus B., Le Feunteun S., Lesmes U., Macierzanka A., Mackie A., Marze S., McClements D. J., Ménard O., Recio I., Santos C. N., Singh R. P., Vegarud G. E., Wickham M. S., Weitschies W., Brodkorb A. A standardised static in vitro digestion method suitable for food - an international consensus // Food Funct. 2014. Vol. 6. P. 1113–1124. DOI: 10.1039/c3fo60702j
- Moskalev A., Chernyagina E., de Magalhães J. P., Barardo D., Thoppil H., Shaposhnikov M., Budovsky A., Fraifeld V. E., Garazha A., Tsvetkov V., Bronovitsky E., Bogomolov V., Scerbacov A., Kuryan O., Gurinovich R., Jellen L. C., Kennedy B., Mamoshina P., Dobrovolskaya E., Aliper A., Kaminsky D., Zhavoronkov A. Geroprotectors.org: a new, structured and curated database of current therapeutic interventions in aging and age-related disease // Aging (Albany NY). 2015. Vol. 9. P. 616–628. DOI: 10.1863/aging.100799
- Nanda A., Mahapatra A., Mohapatra B., mahapatra a. Multiple comparison test by Tukey's honestly significant difference (HSD): Do the confident level control type I error // International Journal of Applied Mathematics and Statistics. 2021. Vol. 6 (1). P. 59–65. DOI: 10.22271/math.2021.v6.i1a.636
- Negreanu-Pirjol B. S., Oprea O. C., Negreanu-Pirjol T., Roncea F. N., Prelipcean A. M., Craciunescu O., Iosageanu A., Artem V., Ranca A., Motelica L., Lepadatu A. C., Cosma M., Popoviciu D. R. Health Benefits of Antioxidant Bioactive Compounds in the Fruits and Leaves of *Lonicera caerulea* L. and *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot // Antioxidants (Basel). 2023. Vol. 12 (4). DOI: 10.3390/antiox12040951
- Owczarek K., Sosnowska D., Kajszczak D., Lewandowska U. Evaluation of phenolic composition, antioxidant and cytotoxic activity of *Aronia melanocarpa* leaf extracts // J. Physiol Pharmacol. 2022. Vol. 73 (2). P. 233–243. DOI: 10.26402/jpp.2022.2.06
- Platonova E. Y., Shaposhnikov M. V., Lee H.-Y., Lee J.-H., Min K.-J., Moskalev A. Black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) extracts in terms of geroprotector criteria // Trends in Food Science & Technology. 2021. Vol. P. 570–584. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.06.020
- Platonova E. Y., Zemskaya N. V., Shaposhnikov M. V., Golubev D. A., Kukuman D. V., Pakshina N. R., Ulyasheva N. S., Punegov V. V., Patov S. A., Moskalev A. Geroprotective effects of *xSorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* // Journal of Berry Research. 2022. Vol. 1. P. 73–92. DOI: 10.3233/jbr-211502
- Proshkina E., Koval L., Platonova E., Golubev D., Ulyasheva N., Babak T., Shaposhnikov M., Moskalev A. Polyphenols as Potential Geroprotectors // Antioxidants & Redox Signaling. 2024. Vol. 40 (7–9). P. 564–593. DOI: 10.1089/ars.2023.0247
- Proshkina E., Plyusnin S., Babak T., Lashmanova E., Maganova F., Koval L., Platonova E., Shaposhnikov M., Moskalev A. Terpenoids as Potential Geroprotectors // Antioxidants. 2020. Vol. 9 (6). DOI: 10.3390/antiox9060529
- Rajput S., Sharma P., Malviya R. Utilization of Herbal Components as Insecticidal and Repellent Effects // Recent Adv Food Nutr Agric. 2023. Vol. 3. P. 144–154. DOI: 10.2174/2772574x14666230804102104
- Rera M., Clark R. I., Walker D. W. Intestinal barrier dysfunction links metabolic and inflammatory markers of aging to death in *Drosophila* // Proc Natl Acad Sci USA. 2012. Vol. 52. P. 21528–21533. DOI: 10.1073/pnas.1215849110
- Ripple W. J., Beschta R. L., Fortin J. K., Robbins C. T. Wolves trigger a trophic cascade to berries as alternative

- food for grizzly bears // Journal of Animal Ecology. 2015. Vol. 3. P. 652–654. DOI: 10.1111/1365-2656.12339
- Rizzo R., Lo Verde G., Sinacori M., Maggi F., Cappellacci L., Petrelli R., Vittori S., Morshedloo M. R., Fofie N. G. B. Y., Benelli G. Developing green insecticides to manage olive fruit flies? Ingestion toxicity of four essential oils in protein baits on *Bactrocera oleae* // Industrial Crops and Products. 2020. Vol. P. 111884. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.111884
- Saracila M., Untea A. E., Oancea A. G., Varzaru I., Vlaicu P. A. Comparative Analysis of Black Chokeberry (*Aronia melanocarpa* L.) Fruit, Leaves, and Pomace for Their Phytochemical Composition, Antioxidant Potential, and Polyphenol Bioaccessibility // Foods. 2024. Vol. 13 (12). P. 1856. DOI: 10.3390/foods13121856
- Shaposhnikov M. V., Guvatova Z. G., Zemskaya N. V., Koval L. A., Schegoleva E. V., Gorbunova A. A., Golubev D. A., Pakshina N. R., Ulyasheva N. S., Solovev I. A., Bobrovskikh M. A., Grunenko N. E., Menshanov P. N., Krasnov G. S., Kudryavseva A. V., Moskalev A. A. Molecular mechanisms of exceptional lifespan increase of *Drosophila melanogaster* with different genotypes after combinations of pro-longevity interventions // Commun Biol. 2022. Vol. 1. P. 566. DOI: 10.1038/s42003-022-03524-4
- Simões M., Salles B., Duarte S., Silva M., Viana A., Moraes G., Figueiredo S., Ferreira E., Rodrigues M., Paula F. Leaf extract of *Coffea arabica* L. reduces lipid peroxidation and has anti-platelet effect in a rat dyslipidemia model // Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences. 2022. Vol. 58 (1). P. 1–13. DOI: 10.1590/s2175-97902022e19562
- Staats S., Lüersen K., Wagner A. E., Rimbach G. *Drosophila melanogaster* as a Versatile Model Organism in Food and Nutrition Research // J Agric Food Chem. 2018. Vol. 15. P. 3737–3753. DOI: 10.1021/acs.jafc.7b05900
- Thi N. D., Hwang E. S. Bioactive Compound Contents and Antioxidant Activity in Aronia (*Aronia melanocarpa*) Leaves Collected at Different Growth Stages // Prev Nutr Food Sci. 2014. Vol. 3. P. 204–212. DOI: 10.3746/pnf.2014.19.3.204
- Toprak U. The Role of Peptide Hormones in Insect Lipid Metabolism // Front Physiol. 2020. Vol. 11. P. 434. DOI: 10.3389/fphys.2020.00434
- Wang C., Li Q., Redden D. T., Weindruch R., Allison D. B. Statistical methods for testing effects on "maximum lifespan" // Mech Ageing Dev. 2004. Vol. 9. P. 629–632. DOI: 10.1016/j.mad.2004.07.003
- Wang S. Y., Lin H. S. Antioxidant activity in fruits and leaves of blackberry, raspberry, and strawberry varies with cultivar and developmental stage // J. Agric. Food Chem. 2000. Vol. 2. P. 140–146. DOI: 10.1021/jf9908345
- Williams B. K. The use of analysis of variance procedures in biological studies // Applied Stochastic Models and Data Analysis. 1987. Vol. 4. P. 207–226. DOI: 10.1002/asm.3150030403
- Wu Q., Yu G., Park S. J., Gao Y., Ja W. W., Yang M. Excreta Quantification (EX-Q) for Longitudinal Measurements of Food Intake in *Drosophila* // iScience. 2020. Vol. 1. P. 100776. DOI: 10.1016/j.isci.2019.100776
- Zhao Y.-Y., Li Z.-T., Xu T., Lou A.-r. Leaf litter decomposition characteristics and controlling factors across two contrasting forest types // Journal of Plant Ecology. 2022. Vol. 6. P. 1285–1301. DOI: 10.1093/jpe/rtac073

Благодарности

Выражаем благодарность Институту химии Кomi НЦ РАН за помощь в анализе состава экстракта.

Выражаем благодарность Ботаническому саду Института биологии Кomi НЦ УрО РАН за сбор листьев аронии Мичурина (Научная коллекция живых растений, № 507428).

Образцы РНК и кДНК готовили с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Молекулярная биология» (ИБ ФИЦ Кomi НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия).

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

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Кomi 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.

COMPREHENSIVE STUDY OF THE ADAPTOGENIC AND INSECTICIDAL POTENTIAL OF THE EXTRACT OF ARONIA MICHURINII LEAVES (*×SORBARONIA MITSCHURINII*) ON THE *DROSOPHILA MELANOGASTER* MODEL

PLATONOVA
Elena Yuryevna

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167982 Russia Komi Republic Syktyvkar Kommunisticheskaya St., 28, Dega37@yandex.ru

GOLUBEV
Denis Anatolyevich

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167982 Russia Komi Republic Syktyvkar Kommunisticheskaya St., 28, denismeatboy@gmail.com

ZEMSKAYA
Nadezhda Vladimirovna

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

TIMUSHEVA
Natalia Sergeevna

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167982 Russia Komi Republic Syktyvkar Kommunisticheskaya St., 28, uliasheva.n.s@ib.komisc.ru

PAKSHINA
Natalya Rishatovna

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167982 Russia Komi Republic Syktyvkar Kommunisticheskaya St., 28, pakshina.n.r@ib.komisc.ru

MIKHAILOVA
Daria Vladimirovna

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167982 Russia Komi Republic Syktyvkar Kommunisticheskaya St., 28, kukuman@ib.komisc.ru

PATOV
Sergey Alexandrovich

PhD, Institute of Chemistry of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 167000 Russia Komi Republic Syktyvkar Pervomayskaya St., 48., ser-patov@yandex.ru

SHAPOSHNIKOV
Mikhail Vyacheslavovich

PhD, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 16798 Russia Komi Republic Syktyvkar Kommunisticheskaya St., 28, shaposhnikov@ib.komisc.ru

MOSKALEV
Aleksey Alexandrovich

DSc, B.V.Petrovsky Institute of Longevity with a Clinic of Rehabilitation and Preventive Medicine the Russian Scientific Center of Surgery, 119435 Russia Moscow, amoskalev@list.ru

Key words:
extract of aronia
Michurin leaves
stress resistance
plant insecticides
adaptation
Drosophila
melanogaster

Summary: The fruits of black chokeberry, represented by the species *Aronia melanocarpa* and *>Sorbaronia mitschurinii*, are widely distributed throughout the world as a source of a wide range of biologically active substances, macro- and micro-molecules. Although, there is little data on the study of leaves, especially on their possible toxic effects on the viability of model organisms. We analyzed the composition of the extract of aronia Michurin leaves, which showed the presence of flavonoids and phenolic compounds in it, including gallic acid, rutin (rutoside, vitamin P), isoquercetin, and kaempferol. The addition of leaf extract throughout the lifespan, at 1-2 and 4-5 weeks, resulted in a reduction in lifespan of individuals of both sexes of *Drosophila melanogaster*. The leaf extract had no statistically significant effect on the functional integrity of the intestinal barrier in both sexes of fruit flies. There were also no adverse effects on the motor activity of fruit flies. The study showed that pre-feeding with the extract as part of a nutrient medium resulted in a 15 % increase in the median survival rate of males under fasting conditions at a young age and a 6 % increase in the survival rate of females under the same conditions at an adult age. However, under hyperthermia conditions, pre-treatment with the extract reduced the survival rate of males at 10 days (by 12 %) and 33 days (by 20 %), as well as decreased the survival rate of females at 33 days (by 12 %). In addition, leaf extract of aronia Michurin reduced the expression of genes associated with lipid metabolism (lip3), insulin signaling (lip5) in both sexes of *Drosophila melanogaster*. This may indicate the effect of extract on energy homeostasis and the signaling pathway of insulin in the body. Further research on the biological effects of extract of aronia Michurin leaves may contribute to the development of a natural insecticide that does not have a detrimental effect on the environment.

Received on: 10 June 2025

Published on: 01 October 2025

References

- Angiolillo A., Leccese D., Palazzo M., Vizzarri F., Casamassima D., Corino C., Di Costanzo A. Effects of *Lippia citriodora* Leaf Extract on Lipid and Oxidative Blood Profile of Volunteers with Hypercholesterolemia: A Preliminary Study, *Antioxidants* (Basel). 2021. Vol. 4. DOI: 10.3390/antiox10040521
- Cantwell-Jones A., Ball J., Collar D., Diazgranados M., Douglas R., Forest F., Hawkins J., Howes M. R., Ulian T., Vaithla B., Pironon S. Global plant diversity as a reservoir of micronutrients for humanity, *Nat Plants*. 2022. Vol. 3. P. 225–232. DOI: 10.1038/s41477-022-01100-6
- Chandra P., Enespa, Singh R., Arora P. K. Microbial lipases and their industrial applications: a comprehensive review, *Microbial Cell Factories*. 2020. Vol. 1. P. 1–42. DOI: 10.1186/s12934-020-01428-8
- Chatterjee N., Perrimon N. What fuels the fly: Energy metabolism in *Drosophila* and its application to the study of obesity and diabetes, *Science Advances*. 2021. Vol. 7 (24). P. eabg4336. DOI: 10.1126/sciadv.abg4336
- Chattopadhyay D., Thirumurugan K. Longevity-promoting efficacies of rutin in high fat diet fed *Drosophila melanogaster*, *Biogerontology*. 2020. Vol. 5. P. 653–668. DOI: 10.1007/s10522-020-09882-y
- Cvetanović A., Zengin G., Zeković Z., Švarc-Gajić J., Ražić S., Damjanović A., Mašković P., Mitić M. Comparative in vitro studies of the biological potential and chemical composition of stems, leaves and berries *Aronia melanocarpa*'s extracts obtained by subcritical water extraction, *Food Chem Toxicol*. 2018. Vol. 121. P. 458–466. DOI: 10.1016/j.fct.2018.09.045
- Dhaouadi F., Bargougui A., Maamer S., Amri I., Msaad Guerfali M., Hamrouni L., Flamini G., Mejri N. Chemical composition and insecticidal activity of two *Eucalyptus* essential oils against the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae), *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2023. Vol. 3. P. 483–493. DOI: 10.1007/s41348-022-00702-8
- Ferlemi A. V., Lamari F. N. Berry Leaves: An Alternative Source of Bioactive Natural Products of Nutritional and Medicinal Value, *Antioxidants* (Basel). 2016. Vol. 2. DOI: 10.3390/antiox5020017
- Fleming T. R., O'Fallon J. R., O'Brien P. C., Harrington D. P. Modified Kolmogorov-Smirnov Test Procedures with Application to Arbitrarily Right-Censored Data, *Biometrics*. 1980. Vol. 4. P. 607–625. DOI: 10.2307/2556114
- Foster N., Bhatti J. Forest Ecosystems: Nutrient Cycling, *Encyclopedia of Soil Science*. New York, 2006. P. 718–721.
- Gao G., Wan W., Zhang S., Redden D. T., Allison D. B. Testing for differences in distribution tails to test for differences in 'maximum' lifespan, *BMC medical research methodology*. 2008. Vol. 8 (1). P. 1–10. DOI: 10.1186/1471-2288-8-49
- Hänschke L., Heier C., Maya Palacios S. J., Özak H. E., Thiele C., Bauer R., Kühnlein R. P., Bülow M. H. *Drosophila* Lipase 3 Mediates the Metabolic Response to Starvation and Aging, *Front Aging*. 2022.

- Vol. 14 (3). P. 800153. DOI: 10.3389/fragi.2022.800153
- Han S. K., Kwon H. C., Yang J. S., Kim S., Lee S. J. V. OASIS portable: User-friendly offline suite for secure survival analysis, *Molecules and Cells*. 2024. Vol. 2. P. 100011. DOI: 10/1016/j.mocell.2024.100011
- Harrington D. P., Fleming T. R. A Class of Rank Test Procedures for Censored Survival Data, *Biometrika*. 1982. Vol. 3. P. 553–566. DOI: 10.2307/2335991
- Hart A. Mann-Whitney test is not just a test of medians: differences in spread can be important, *Bmj*. 2001. Vol. 7309. P. 391–393. DOI: 10.1136/bmj.323.7309.391
- Hertel A. G., Steyaert S. M., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H. K., Gelink H. W., Kindberg J., Swenson J. E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape, *Behav Ecol Sociobiol*. 2016. Vol. 70. P. 831–842. DOI: 10.1007/s00265-016-2106-2
- Hikal W. M., S. B. R., and Said-Al Ahl H. A. H. Botanical insecticide as simple extractives for pest control, *Cogent Biology*. 2017. Vol. 1. P. 1404274. DOI: 10.1080/23312025.2017.1404274
- Hupp J., Michael B., Kira W., and Williamson J. How are your berries? Perspectives of Alaska's environmental managers on trends in wild berry abundance, *International Journal of Circumpolar Health*. 2015. Vol. 1. P. 28704. DOI: 10.3402/ijch.v74.28704
- Jurendić T., Ščetar M. Aronia melanocarpa Products and By-Products for Health and Nutrition: A Review, *Antioxidants*. 2021. Vol. 7. P. 1052.
- Krishna M. P., Mohan M. Litter decomposition in forest ecosystems: a review, *Energy, Ecology and Environment*. 2017. Vol. 4. P. 236–249. DOI: 10.1007/s40974-017-0064-9
- Kulling S. E., Rawel H. M. Chokeberry (Aronia melanocarpa) – A review on the characteristic components and potential health effects, *Planta Med*. 2008. Vol. 13. P. 1625–1634. DOI: 10.1055/s-0028-1088306
- Lee J. E., Kim G. S., Park S., Kim Y. H., Kim M. B., Lee W. S., Jeong S. W., Lee S. J., Jin J. S., Shin S. C. Determination of chokeberry (Aronia melanocarpa) polyphenol components using liquid chromatography-tandem mass spectrometry: Overall contribution to antioxidant activity, *Food Chemistry*. 2014. Vol. 146. P. 1–5. DOI: 10.1016/j.foodchem.2013.09.029
- Leri M., Scuto M., Ontario M. L., Calabrese V., Calabrese E. J., Bucciantini M., Stefani M. Healthy Effects of Plant Polyphenols: Molecular Mechanisms, *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21. P. 1–39.
- Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ Method, *Methods*. 2001. Vol. 4. P. 402–408. DOI: 10.1006/meth.2001.1262
- Lopez-Ortiz C., Gracia-Rodriguez C., Belcher S., Flores-Iga G., Das A., Nimmakayala P., Balagurusamy N., Reddy U. K. *Drosophila melanogaster* as a Translational Model System to Explore the Impact of Phytochemicals on Human Health, *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 17. P. 13365.
- Marron M. T., Markow T. A., Kain K. J., Gibbs A. G. Effects of starvation and desiccation on energy metabolism in desert and mesic *Drosophila*, *J Insect Physiol*. 2003. Vol. 3. P. 261–270. DOI: 10.1016/s0022-1910(02)00287-1
- Mehta C. R., Patel N. R., Tsiatis A. A. Exact significance testing to establish treatment equivalence with ordered categorical data, *Biometrics*. 1984. Vol. 3. P. 819–825.
- Minekus M., Alminger M., Alvito P., Ballance S., Bohn T., Bourlieu C., Carrière F., Boutrou R., Corredig M., Dupont D., Dufour C., Egger L., Golding M., Karakaya S., Kirkhus B., Le Feunteun S., Lesmes U., Macierzanka A., Mackie A., Marze S., McClements D. J., Ménard O., Recio I., Santos C. N., Singh R. P., Vegarud G. E., Wickham M. S., Weitschies W., Brodkorb A. A standardised static in vitro digestion method suitable for food - an international consensus, *Food Funct*. 2014. Vol. 6. P. 1113–1124. DOI: 10.1039/c3fo60702j
- Moskalev A., Chernyagina E., de Magalhães J. P., Barardo D., Thoppil H., Shaposhnikov M., Budovsky A., Fraifeld V. E., Garazha A., Tsvetkov V., Bronovitsky E., Bogomolov V., Scerbacov A., Kuryan O., Gurinovich R., Jellen L. C., Kennedy B., Mamoshina P., Dobrovolskaya E., Aliper A., Kaminsky D., Zhavoronkov A. Geroprotectors.org: a new, structured and curated database of current therapeutic interventions in aging and age-related disease, *Aging (Albany NY)*. 2015. Vol. 9. P. 616–628. DOI: 10.18632/aging.100799
- Nanda A., Mahapatra A., Mahapatra B., mahapatra a. Multiple comparison test by Tukey's honestly significant difference (HSD): Do the confident level control type I error, *International Journal of Applied Mathematics and Statistics*. 2021. Vol. 6 (1). P. 59–65. DOI: 10.22271/math.2021.v6.i1a.636
- Negreanu-Pirjol B. S., Oprea O. C., Negreanu-Pirjol T., Roncea F. N., Prelipcean A. M., Craciunescu O., losageanu A., Artem V., Ranca A., Motelica L., Lepadatu A. C., Cosma M., Popoviciu D. R. Health Benefits of Antioxidant Bioactive Compounds in the Fruits and Leaves of *Lonicera caerulea* L. and *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot, *Antioxidants (Basel)*. 2023. Vol. 12 (4). DOI: 10.3390/antiox12040951

- Owczarek K., Sosnowska D., Kajszczak D., Lewandowska U. Evaluation of phenolic composition, antioxidant and cytotoxic activity of Aronia melanocarpa leaf extracts, J. Physiol Pharmacol. 2022. Vol. 73 (2). P. 233–243. DOI: 10.26402/jpp.2022.2.06
- Platonova E. Y., Shaposhnikov M. V., Lee H. Y., Lee J. H., Min K. J., Moskalev A. Black chokeberry (Aronia melanocarpa) extracts in terms of geroprotector criteria, Trends in Food Science & Technology. 2021. Vol. P. 570–584. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.06.020
- Platonova E. Y., Zemskaya N. V., Shaposhnikov M. V., Golubev D. A., Kukuman D. V., Pakshina N. R., Ulyasheva N. S., Punegov V. V., Patov S. A., Moskalev A. Geroprotective effects of *>Sorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster*, Journal of Berry Research. 2022. Vol. 1. P. 73–92. DOI: 10.3233/jbr-211502
- Platonova E. Yu., Golubev D. A., Zemskaya N. V., Mihaylova D. V., Pakshina N. R., Timusheva N. S., Shaposhnikov M. V., Moskalev A. A. The effect of extracts of leaves and berries of Aronia Michurin (*>Sorbaronia mitschurinii*) on the lifespan of *Drosophila melanogaster*, Principy ekologii. 2025. No. 2. P. 71–83. DOI: 10.15393/j1.art.2025.16042
- Proshkina E., Koval L., Platonova E., Golubev D., Ulyasheva N., Babak T., Shaposhnikov M., Moskalev A. Polyphenols as Potential Geroprotectors, Antioxidants & Redox Signaling. 2024. Vol. 40 (7–9). P. 564–593. DOI: 10.1089/ars.2023.0247
- Proshkina E., Plyusnin S., Babak T., Lashmanova E., Maganova F., Koval L., Platonova E., Shaposhnikov M., Moskalev A. Terpenoids as Potential Geroprotectors, Antioxidants. 2020. Vol. 9 (6). DOI: 10.3390/antiox9060529
- Rajput S., Sharma P., Malviya R. Utilization of Herbal Components as Insecticidal and Repellent Effects, Recent Adv Food Nutr Agric. 2023. Vol. 3. P. 144–154. DOI: 10.2174/2772574x14666230804102104
- Rera M., Clark R. I., Walker D. W. Intestinal barrier dysfunction links metabolic and inflammatory markers of aging to death in *Drosophila*, Proc Natl Acad Sci USA. 2012. Vol. 52. P. 21528–21533. DOI: 10.1073/pnas.1215849110
- Ripple W. J., Beschta R. L., Fortin J. K., Robbins C. T. Wolves trigger a trophic cascade to berries as alternative food for grizzly bears, Journal of Animal Ecology. 2015. Vol. 3. P. 652–654. DOI: 10.1111/1365-2656.12339
- Rizzo R., Lo Verde G., Sinacori M., Maggi F., Cappellacci L., Petrelli R., Vittori S., Morshedloo M. R., Fofie N. G. B. Y., Benelli G. Developing green insecticides to manage olive fruit flies? Ingestion toxicity of four essential oils in protein baits on *Bactrocera oleae*, Industrial Crops and Products. 2020. Vol. P. 111884. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.111884
- Saracila M., Untea A. E., Oancea A. G., Varzaru I., Vlaicu P. A. Comparative Analysis of Black Chokeberry (Aronia melanocarpa L.) Fruit, Leaves, and Pomace for Their Phytochemical Composition, Antioxidant Potential, and Polyphenol Bioaccessibility, Foods. 2024. Vol. 13 (12). P. 1856. DOI: 10.3390/foods13121856
- Shaposhnikov M. V., Guvatova Z. G., Zemskaya N. V., Koval L. A., Schegoleva E. V., Gorbunova A. A., Golubev D. A., Pakshina N. R., Ulyasheva N. S., Solovev I. A., Bobrovskikh M. A., Grunenko N. E., Menshanov P. N., Krasnov G. S., Kudryavseva A. V., Moskalev A. A. Molecular mechanisms of exceptional lifespan increase of *Drosophila melanogaster* with different genotypes after combinations of pro-longevity interventions, Commun Biol. 2022. Vol. 1. P. 566. DOI: 10.1038/s42003-022-03524-4
- Simões M., Salles B., Duarte S., Silva M., Viana A., Moraes G., Figueiredo S., Ferreira E., Rodrigues M., Paula F. Leaf extract of Coffea arabica L. reduces lipid peroxidation and has anti-platelet effect in a rat dyslipidemia model, Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences. 2022. Vol. 58 (1). P. 1–13. DOI: 10.1590/s2175-97902022e19562
- Staats S., Lüersen K., Wagner A. E., Rimbach G. *Drosophila melanogaster* as a Versatile Model Organism in Food and Nutrition Research, J Agric Food Chem. 2018. Vol. 15. P. 3737–3753. DOI: 10.1021/acs.jafc.7b05900
- Thi N. D., Hwang E. S. Bioactive Compound Contents and Antioxidant Activity in Aronia (Aronia melanocarpa) Leaves Collected at Different Growth Stages, Prev Nutr Food Sci. 2014. Vol. 3. P. 204–212. DOI: 10.3746/pnf.2014.19.3.204
- Toprak U. The Role of Peptide Hormones in Insect Lipid Metabolism, Front Physiol. 2020. Vol. 11. P. 434. DOI: 10.3389/fphys.2020.00434
- Wang C., Li Q., Redden D. T., Weindruch R., Allison D. B. Statistical methods for testing effects on «maximum lifespan», Mech Ageing Dev. 2004. Vol. 9. P. 629–632. DOI: 10.1016/j.mad.2004.07.003
- Wang S. Y., Lin H. S. Antioxidant activity in fruits and leaves of blackberry, raspberry, and strawberry varies with cultivar and developmental stage, J. Agric. Food Chem. 2000. Vol. 2. P. 140–146. DOI: 10.1021/jf9908345
- Williams B. K. The use of analysis of variance procedures in biological studies, Applied Stochastic Models and Data Analysis. 1987. Vol. 4. P. 207–226. DOI: 10.1002/asm.3150030403
- Wu Q., Yu G., Park S. J., Gao Y., Ja W. W., Yang M. Excreta Quantification (EX-Q) for Longitudinal Measurements

Platonova, E., Golubev, D., Zemskaya, N., Timusheva, N., Pakshina, N., Mikhailova, D., Patov, S., Shaposhnikov, M., Moskalev, A. Comprehensive study of the adaptogenic and insecticidal potential of the extract of aronia Michurinii leaves (*>Sorbaronia mitschurinii*) on the *Drosophila melanogaster* model. // Principy èkologii. . P. 55–80.
DOI: 10.15393/1.art.2025.16242

of Food Intake in *Drosophila*, iScience. 2020. Vol. 1. P. 100776. DOI: 10.1016/j.isci.2019.100776
Zhao Y, Y., Li Z, T., Xu T, Lou A, r. Leaf litter decomposition characteristics and controlling factors across two contrasting forest types, Journal of Plant Ecology. 2022. Vol. 6. P. 1285–1301. DOI: 10.1093/jpe/rtac073



УДК 581.552:581.524

БИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ САХАЛИНА

РОЖКОВА-ТИМИНА
Инна Олеговна

кандидат биологических наук, ФГБОУ Сахалинский государственный университет, г. Южно-Сахалинск, ул. Ленина, 290,
inna.timina@mail.ru

ПАВЛОВ
Максим Викторович

ФГБОУ Сахалинский государственный университет, г. Южно-Сахалинск, ул. Ленина, 290, *max12.43@mail.ru*

ШЕПЕЛЕВА
Людмила Федоровна

доктор биологических наук, Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, пр. Ленина, 36,
shepeleva@yandex.ru

Ключевые слова:
видовой состав
луг
продуктивность
фитомасса
Сахалин

Аннотация: Изучение видового состава и продуктивности лугов важно с фундаментальной и прикладной точек зрения. На острове Сахалин луга, используемые как сенокосы и пастбища, часто имеют вторичное происхождение. Исследование динамики видового состава и продуктивности лугов проводили на четырех ключевых площадках (сельскохозяйственных и естественном лугах) в южной части о. Сахалин в 2022–2024 гг. Были выполнены геоботанические описания, анализ биологической и экологической структуры и отбор надземной фитомассы (зеленая масса и мортмасса, включающая подстилку и ветошь). Укосы были высушены на воздухе, взвешены; результаты проанализированы с учетом погодных условий соответствующих лет. Было получено, что видовой состав находится в постоянной динамике: периодически происходит смена доминантных видов или идет увеличение количества видов за счет роста засоренности лугов. В травостое всех ключевых площадок зафиксирован низкий процент бобовых трав, что приводит к недостаточному содержанию протеина в кормах. Отмечается отсутствие Carex sp. на сельскохозяйственных лугах. Все сообщества маловидовые, количество видов варьирует от 8 до 22. Из представленных экологических групп наиболее распространены эумезофиты. Луга представлены также видами ксеромезофитов, гидромезофитов, гемигидрофитов, гипогидрофитов. Продуктивность луговых сообществ высокая (значения зеленой массы варьируют от 281.14 до 721.89 г/м², ветоши – от 116.28 до 645.88 г/м², максимум значений подстилки составил 406.56 г/м²), однако травостой неравномерный, что приводит к большим значениям стандартного отклонения. Значения надземной фитомассы могут значительно меняться в разные годы, что подтверждено статистическими методами.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. В. Бондарева

Получена: 09 апреля 2025 года

Подписана к печати: 19 сентября 2025 года

Введение

Изучение биологии и экологии травянистых растений необходимо для получения фундаментальных знаний о фитоценозах. При этом оценка продуктивности травяных экосистем важна как с позиций оценки успешности сельскохозяйственной деятельности, так и для понимания их вклада в глобальный углеродный цикл (Баишева и др., 2023; Шепелева и др., 2023; Meetei et al., 2025). Запас фитомассы является одним из основных элементов круговорота углерода. Научные исследования процессов образования растительного вещества и его деструкции необходимы для развития понимания динамики экосистем. Нами на четырех постоянных пробных площадках проводились исследования разногодичных изменений продуктивности луговых фитоценозов с целью изучения структуры растительного вещества и продукции фитомассы для оценки биологического круговорота луговых экосистем южной части Сахалина.

В задачи работы входило:

- на основе ранее проведенных исследований выбрать наиболее типичные луговые фитоценозы южной части Сахалина;
- определить биолого-экологическую структуру травостоя луговых сообществ;
- оценить межгодовую динамику изменения видового состава фитоценозов и их биолого-экологической структуры;
- статистически выявить различия в динамике изменения надземной фитомассы, включая мортмассу, на каждом участке в контексте погодных условий.

Материалы

Исследования проводились в южной части острова Сахалин. Рельеф территории преимущественно горный, остальную часть занимают долины рек и низменности. Многие из них защищены от господствующих ветров горами, что способствует развитию лугов, в т. ч. для использования в сельском хозяйстве (Агроклиматические ресурсы, 1973).

В растительном покрове острова Сахалин луга как тип растительности занимают небольшое место и находятся в подчиненном положении. По своему происхождению они чаще вторичные – возникающие на месте уничтоженных лесов в результате рубок и пожаров (Степанова, 1961). К первичным лугам можно отнести волоснецовые фитоценозы с доминантным видом *Leymus mollis*, формирующиеся на дюнах морских побережий, и

крупнотравные сообщества, развитые по берегам рек и ручьев и в пониженных частях долин (Степанова, 1961; Рожкова-Тимина и др., 2024). Вторичные луга используются как сенокосы и пастбища. В Сахалинской области на 1 января 2024 г. площадь сельскохозяйственных угодий составила 202.9 тыс. га (2.7 % общей площади земель), из них под сенокосы отведено 74.6 тыс. га, под пастбища – 69.1 тыс. га (Государственный доклад..., 2024).

Климатические условия Сахалина крайне неоднородны. Существуют значимые различия между северной и южной частями, восточным и западным побережьями, а также между внутренними частями острова и побережьями на одной и той же широте. Разнообразие климатических условий острова определяется большой его протяженностью с севера на юг, влиянием холодных и теплых течений окружающих морей и проливов, сложным горным рельефом. К характерным чертам климата Сахалина относятся частая повторяемость штормовых ветров, продолжительные метели, выпадение значительных осадков. На юге острова снежный покров устанавливается в декабре, максимальной высоты достигает в феврале и составляет 70–100 см. Весна затяжная, холодная и ветреная; накопление тепла идет медленнее, чем на соответствующих широтах на материке, медленнее просыхает и прогревается почва. Лето прохладное, с частыми туманами, самый теплый месяц – август. Большие водные пространства, окружающие остров, и ветры, дующие летом с океана, создают повышенную влажность воздуха. В июле и августе среднемесячные значения относительной влажности достигают 80–90 % (Агроклиматические ресурсы, 1973; Архив погоды, 2025).

Исследования проводили летом 2022–2024 гг. на четырех ключевых площадках в южной части о. Сахалин (рис. 1). На врезке показан весь остров.

Характеристика ключевых площадок

Площадка № 1 – луг в окрестностях с. Новая Деревня, Южно-Сахалинский район (N 47°02'43"; E 142°40'32"). По данным ФГБУ ГЦАС «Сахалинский», территория относится к сенокосам, однако за период исследований покосов не проводилось; при этом соседние луговые участки скашиваются ежегодно. ТERRитория луга отделена от автомобильной дороги и от соседних лугов дренажными канавами.

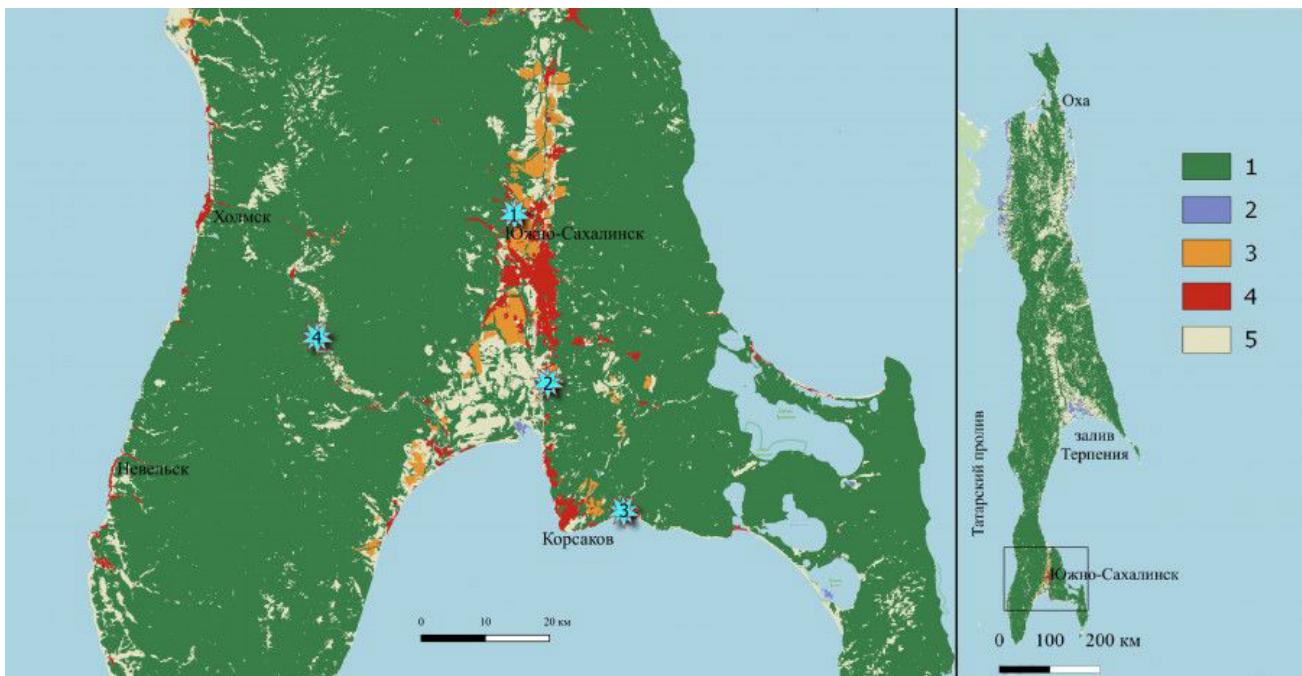


Рис. 1. Карта объектов исследования: 1 – древесная растительность, 2 – подтопленная растительность, 3 – сельскохозяйственные угодья, 4 – застроенные территории, 5 – травяная растительность

Fig. 1. Map of the study objects: 1 – woody vegetation, 2 – flooded vegetation, 3 – agricultural land, 4 – built-up areas, 5 - grassy vegetation

Площадка № 2 – луг в окрестностях с. Мицулёвка, Анивский район ($N 46^{\circ}48'43.6''$; $E 142^{\circ}44'34.8''$). По данным ФГБУ ГЦАС «Сахалинский», территория относится к сенокосам, однако за период исследований покосов не проводилось. Относительно автомобильной дороги луг находится в понижении рельефа.

Площадка № 3 – естественный неиспользуемый луг в окрестностях производственного комплекса «Пригородное», Корсаковский район ($N 46^{\circ}38'02.5''$; $E 142^{\circ}53'43.9''$). Территория луга отделена от автомобильной дороги дренажной канавой.

Площадка № 4 – луг в окрестностях с. Пожарское, Холмский район ($N 46^{\circ}52'30.3''$; $E 142^{\circ}16'32.0''$). По данным ФГБУ ГЦАС «Сахалинский», территория относится к пастбищам, однако за период исследований следов выпаса скота замечено не было. На соседних участках наблюдалось сенокошение. Территория луга отделена от автомобильной дороги дренажной канавой и находится на одном уровне рельефа с соседними лугами.

Методы

Для оценки динамики продуктивности травяных экосистем было важно выбрать фитоценозы, относящиеся к разным растительным группировкам. Ранее мы проводили оценку экологических условий луговых

сообществ острова Сахалин и приводили их классификацию по доминантному принципу (Рожкова-Тимина и др., 2023, 2024). На основе этих данных были выбраны ключевые площади для долгосрочных исследований. Сбор полевых материалов основывался на общих методических руководствах (Полевая геоботаника, 1959–1972). На пробных площадях в fazu максимального развития травостоя были выполнены геоботанические описания и отбор укосов для определения величины надземной фитомассы. Описания проводили на площади 100 m^2 ; номенклатура растений приведена соответственно чек-листву С. К. Черепанова (1995). В работе проводилось глазомерное определение высоты травостоя и его общего проективного покрытия (ОПП).

Укосы брали с квадратов площадью 0.25 m^2 в пятнадцатикратной повторности с последующим перерасчетом в g/m^2 . Отдельно учитывались отмершая часть надземной фитомассы – надземная мортмасса, включающая отмершую часть растений, стоящую на корню (ветошь) и отмершие и опавшие части растений (подстилку) (Титлянова и др., 1988). Растения срезали на уровне почвы; укосы разбирали по видам, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали на электронных лабораторных весах.

При описании погодных условий в соответствующие периоды использовались релевантные онлайн-ресурсы (Летопись погоды..., 2025), был рассчитан гидротермический коэффициент увлажнения Г. Т. Селянинова за вегетационный период (ГТК) (Селянинов, 1928).

Для определения экологических групп растений использовались шкалы Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и И. А. Цаценкина (Цаценкин и др., 1978). При отсутствии вида в таблицах вышеназванных авторов принадлежность к экогруппе определялась авторами самостоятельно на основе анализа геоботанических описаний луговой растительности.

Статистическая обработка данных проводилась при помощи пакета Statistica 7.0. Поскольку в исследуемых выборках не были соблюдены условия нормального распределения, при обработке использовались методы непараметрической статистики (критерий Краскелла – Уоллиса при $p < 0.05$).

Результаты

Погодные условия

Для понимания и анализа фитомассы и состава лугов необходимо знание погодных условий соответствующих лет, а также более раннего периода времени. В табл. 1 приведены данные о погодных условиях с 2021 по 2024 г. (Летопись погоды, 2025).

2021 г. был относительно сухим, без зимних метелей и летних циклонов, характеризовался жарким летом. В этот период исследования не проводились, однако засушливое лето оказало влияние на продуктивность лугов в следующем году.

В 2022 г. выпало большое количество осадков, при этом он был теплым. Количество выпадающих осадков было равномерным в течение года.

2023 г. также характеризовался большим количеством осадков, пик пришелся на август и сентябрь. В августе южная часть Сахалина подверглась воздействию трех циклонов. В ночь на 1 сентября по югу Сахалина прошел очень сильный циклон: за ночь выпала месячная норма осадков (104 мм за 12 часов), реки выходили на пойму и в некоторых случаях прокладывали себе новые русла, из-за чего многие территории, включая сельскохозяйственные угодья, оказались полностью затоплены. Следующие циклоны имели место 20 сентября (42 мм осадков за 12 часов) и 6 октября (71 мм за 12 часов). Всего за август выпало 265 мм осадков, за сентябрь – 212 мм, за октябрь – 134 мм. К сожалению, у нас нет данных, как сильно были затоплены или подтоплены наши ключевые площадки, однако безусловно, обильные осадки и высокая температура оказали влияние на процессы перемещения и разложения растительного материала, а также формирование влаголюбивых видов трав в травостое. Среднегодовая температура и годовая сумма осадков превышают среднестатистические показатели.

2024 г. на юге Сахалина был немного менее теплым и влажным, чем предыдущие годы исследования. Большое количество снега выпало в январе (1054 см снега, или 117 мм в водном эквиваленте). Следующий сильный циклон (284 мм осадков) прошел в июле, за несколько дней до отбора укосов.

Таблица 1. Погодные условия в период проведения исследований

Год	Температура среднегодовая	Годовая сумма осадков	ГТК за вегетационный период	ГТК за сентябрь
2021	4.15	875	1.45	3.10
2022	4.20	1003	1.85	2.54
2023	4.36	1217	2.83	1.42
2024	3.70	973	2.47	1.09

Обобщая вышеизложенное, необходимо подчеркнуть важное наблюдение: ГТК за вегетационный период растет от 2021 до 2023 г., и в 2024 наблюдается небольшой спад. Но ГТК за сентябрь (важный месяц для злаковых, у которых осенью закладываются почки возобновления) снижается на протяжении этих четырех лет.

Геоботаническая характеристика пробных площадей по результатам их изучения в 2022–2024 гг.

Все изученные луговые сообщества мало-видовые, количество видов варьирует от 8 до 22. Общее проектное покрытие в основном 85–100 %, хотя иногда встречается

более редкий травостой (табл. 2). Плотность травостоя очень неравномерна. На всех площадках, кроме точки 1, были отмечены не- значительные колебания количества видов, а также изменения доминирующих видов.

Таблица 2. Характеристика ключевых площадок

Пло-щадка	Год	Кол-во видов	Виды	ОПП	Ве-тошь	Под-стилка
	2022	8	<i>Phalaroides arundinacea</i> (90.51 %), <i>Poa pratensis</i> (4.03 %), <i>Dactylis glomerata</i> (2.24 %), <i>Elytrigia repens</i> (1.53 %), <i>Phleum pratense</i> (0.82 %), <i>Equisetum pratense</i> (0.44 %), <i>Pilosella aurantiaca</i> (0.25 %), <i>Taraxacum officinale</i> (0.18 %)	70	+	+
№ 1	2023	10	<i>P. arundinacea</i> (80.28 %), <i>D. glomerata</i> (6.43 %), <i>P. pratense</i> (4.02 %), <i>P. pratensis</i> (3.01 %), <i>Poa palustris</i> (2.58 %), <i>E. repens</i> (1.77 %), <i>P. aurantiaca</i> (1.11 %), <i>Equisetum arvense</i> (0.52 %), <i>Festuca pratensis</i> (0.17 %), <i>T. officinale</i> (0.12 %)	80	+	+
	2024	15	<i>P. arundinacea</i> (78.92 %), <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (8.79 %), <i>P. pratense</i> (4.86 %), <i>D. glomerata</i> (2.66 %), <i>P. pratensis</i> (2.14 %), <i>E. pratense</i> (1.17 %), <i>E. repens</i> (0.69 %), <i>P. aurantiaca</i> (0.28 %), <i>E. arvense</i> (0.24 %), <i>F. pratensis</i> (0.17 %), <i>Agrostis tenuis</i> (0.03 %), <i>Juncus decipiens</i> (0.02 %), <i>Ranunculus acris</i> (0.01 %), <i>Fallopia convolvulus</i> (0.01 %), <i>Hieracium umbellatum</i> (0.01 %)	50	+	-
	2022	19	<i>P. pratensis</i> (21.79 %), <i>Trifolium pratense</i> (21.51 %), <i>P. pratense</i> (20.51 %), <i>D. glomerata</i> (9.64 %), <i>A. tenuis</i> (9.14 %), <i>R. acris</i> (4.48 %), <i>P. palustris</i> (3.15 %), <i>Amoria repens</i> (2.45 %), <i>E. repens</i> (2.30 %), <i>F. pratensis</i> (1.98 %), <i>Stellaria longifolia</i> (1.05 %), <i>P. arundinacea</i> (0.55 %), <i>Rosa</i> sp. (0.45 %), <i>Galium verum</i> (0.30 %), <i>Pilosella floribunda</i> (0.21 %), <i>T. officinale</i> (0.17 %), <i>Botrychium robustum</i> (0.17 %), <i>Hypericum erectum</i> (0.09 %), <i>Luzula capitata</i> (0.06 %)	100	+	+
№ 2	2023	18	<i>P. pratense</i> (47.95 %), <i>P. palustris</i> (10.72 %), <i>R. acris</i> (10.13 %), <i>A. tenuis</i> (8.47 %), <i>P. pratensis</i> (8.13 %), <i>D. glomerata</i> (3.38 %), <i>E. repens</i> (3.11 %), <i>A. repens</i> (2.83 %), <i>F. pratensis</i> (2.58 %), <i>S. longifolia</i> (1.01 %), <i>Amoria hybrida</i> (0.78 %), <i>G. verum</i> (0.37 %), <i>P. floribunda</i> (0.33 %), <i>L. capitata</i> (0.12 %), <i>Cichorium intybus</i> (0.06 %), <i>T. officinale</i> (0.01 %), <i>B. robustum</i> (0.01 %), <i>T. pratense</i> (0.01 %)	95	+	+
	2024	22	<i>P. pratensis</i> (26.80 %), <i>P. pratense</i> (16.36 %), <i>P. arundinacea</i> (12.76 %), <i>D. glomerata</i> (9.30 %), <i>R. acris</i> (9.11 %), <i>F. pratensis</i> (5.30 %), <i>Polytrichum</i> sp. (3.87 %), <i>Cerastium fischerianum</i> (2.98 %), <i>T. officinale</i> (2.67 %), <i>A. repens</i> (2.57 %), <i>A. tenuis</i> (2.10 %), <i>T. pratense</i> (1.84 %), <i>S. longifolia</i> (0.96 %), <i>Rhinanthus minor</i> (0.91 %), <i>Veronica chamaedrys</i> (0.88 %), <i>G. verum</i> (0.85 %), <i>C. langsdorffii</i> (0.46 %), <i>B. robustum</i> (0.15 %), <i>L. capitata</i> (0.13 %), <i>P. palustris</i> (0.08 %), <i>Moehringia lateriflora</i> (0.01 %), <i>Juncus filiformis</i> (0.01 %)	90	+	-

Таблица 2. Продолжение

Пло- щадка	Год	Кол-во видов	Виды	ОПП	Ве- тошь	Под- стилка
			<i>Hemerocallis middendorffii</i> (30.85 %), <i>Sanguisorba tenuifolia</i> (19.71%), <i>Festuca gigantea</i> (17.62 %), <i>C. langsdorffii</i> (11.06 %), <i>Phragmites australis</i> (10.77 %), <i>Thermopsis lupinoides</i> (2.76 %), <i>Carex cryptocarpa</i> (2.16 %), <i>Lathyrus pilosus</i> (1.53 %), <i>Adenophora triphylla</i> (1.19 %), <i>P. pratensis</i> (1.05 %), <i>Angelica genuflexa</i> (0.43 %), <i>Rubus arcticus</i> (0.40 %), <i>Cirsium schantarensse</i> (0.29 %), <i>Veronica chamaedrys</i> (0.15 %), <i>Moehringia lateriflora</i> (0.03 %), <i>Galium triflorum</i> (0.05 %)			
2022	16		<i>H. middendorffii</i> (54.18 %), <i>C. langsdorffii</i> (16.87 %), <i>P. australis</i> (7.21 %), <i>D. glomerata</i> (6.00 %), <i>Adenophora triphylla</i> (4.89 %), <i>C. cryptocarpa</i> (3.36 %), <i>R. arcticus</i> (2.71 %), <i>Cicuta virosa</i> (1.76 %), <i>S. tenuifolia</i> (1.44 %), <i>G. triflorum</i> (0.68 %), <i>L. pilosus</i> (0.39 %), <i>P. pratensis</i> (0.28 %), <i>C. intybus</i> (0.24 %)	85	+	+
№ 3	2023	13	<i>P. australis</i> (29.75 %), <i>C. langsdorffii</i> (16.53 %), <i>S. tenuifolia</i> (16.14 %), <i>D. glomerata</i> (10.58 %), <i>C. cryptocarpa</i> (9.80 %), <i>Artemisia vulgaris</i> (5.41 %), <i>H. middendorffii</i> (4.85 %), <i>Solidago dahurica</i> (1.89 %), <i>Lobelia sessilifolia</i> (1.02 %), <i>P. pratensis</i> (0.94 %), <i>A. genuflexa</i> (0.74 %), <i>Rubia jesoensis</i> (0.71 %), <i>Cacalia kamtschatica</i> (0.69 %), <i>R. arcticus</i> (0.65 %), <i>Stachys palustris</i> (0.14 %), <i>Maianthemum bifolium</i> (0.05 %), <i>L. pilosus</i> (0.04 %), <i>T. officinale</i> (0.03 %), <i>M. lateriflora</i> (0.03 %), <i>Senecio nemorensis</i> (0.01 %)	50	+	+
			<i>D. glomerata</i> (39.48 %), <i>P. pratense</i> (12.09 %), <i>A. repens</i> (11.91 %), <i>S. longifolia</i> (8.95 %), <i>P. arundinacea</i> (8.91%), <i>R. acris</i> (7.95%), <i>R. minor</i> (4.34 %), <i>P. floribunda</i> (2.21 %), <i>T. pratense</i> (1.90 %), <i>P. pratensis</i> (1.01 %), <i>T. officinale</i> (0.69 %), <i>Cephalanthera longibracteata</i> (0.28 %), <i>V. chamaedrys</i> (0.21 %), <i>C. langsdorffii</i> (0.04 %), <i>S. palustris</i> (0.02 %)	90	+	+
2024	20		<i>P. arundinacea</i> (39.11 %), <i>D. glomerata</i> (25.21 %), <i>P. pratensis</i> (10.64 %), <i>S. longifolia</i> (5.72 %), <i>R. acris</i> (5.08 %), <i>P. floribunda</i> (4.66 %), <i>T. officinale</i> (2.05 %), <i>T. pratense</i> (1.81 %), <i>R. minor</i> (1.67 %), <i>V. chamaedrys</i> (1.00 %), <i>Sonchus arvensis</i> (0.81 %), <i>A. repens</i> (0.79 %), <i>P. aurantiaca</i> (0.67 %), <i>Alopecurus pratensis</i> (0.42 %), <i>E. repens</i> (0.35 %)			
№ 4	2022	15	<i>T. pratense</i> (26.20 %), <i>D. glomerata</i> (22.18 %), <i>R. acris</i> (13.14 %), <i>P. pratense</i> (11.93 %), <i>P. arundinacea</i> (8.83 %), <i>Fimbrripetalum radians</i> (5.79 %), <i>V. chamaedrys</i> (4.75%), <i>A. repens</i> (2.76%), <i>Pilosella</i> sp. (1.47 %), <i>P. pratensis</i> (1.33 %), <i>R. minor</i> (0.54 %), <i>F. pratensis</i> (0.46 %), <i>T. officinale</i> (0.43 %), <i>C. langsdorffii</i> (0.16 %), <i>S. palustris</i> (0.05 %)	100	+	-
№ 4	2023	15		90	+	-
2024	15			90	+	-

Исследуемые луга сложены в основном эумезофитными травами, имеют преимущественно злаковый состав (табл. 3). Значительно ниже доля бобовых растений и разнотравья, еще реже встречаются осоки. Единственное исключение – площадка 3, на которой в течение двух лет доминировала группа разнотравья с видами *H. middendorffii* и *S. tenuifolia*. После сильных циклонов осени 2023 г. разнотравье уступило место влаголюбивым злакам *P. australis* и *C. langsdownii*. Параллельно в табл. 3 показано, как на этой площадке в 2024 г. увеличилась доля гипоги-

дрофитов за счет снижения биомассы эумезофитов. Травостой площадки 1 состоит из гемигидрофитного злака *P. arundinacea*. Площадки 2 и 4 имеют схожую биологическую и экологическую структуру (доминант – эумезофиты, злаковые травы с высокой долей разнотравья и бобовых). В них мы можем наблюдать максимальное количество бобовых растений, отмеченное при переходе от сухих 2021 и 2022 гг. к влажному 2023 г. Содержание злаков на этих площадках сначала увеличилось, потом существенно снизилось.

Таблица 3. Структурные показатели надземной фитомассы лугов юга о. Сахалин в 2022–2024 гг.

Фитоценоз	Год	Биогруппы, %					Экогруппы, %				
		злаки	бобовые	разнотравье	осоки	другое*	КМ	ЭМ	ГМ	ГемГ	ГипГ
№ 1	2022	99.13	0.00	0.87	0.00	0.00	0.25	9.24	0.00	90.51	0.00
	2023	98.25	0.00	1.75	0.00	0.00	1.11	16.04	2.58	80.28	0.00
	2024	98.27	0.00	1.73	0.00	0.00	0.30	20.77	0.00	78.92	0.00
№ 2	2022	69.05	23.96	6.54	0.00	0.45	0.61	95.52	3.32	0.55	0.00
	2023	84.34	3.62	12.04	0.00	0.00	0.76	88.51	10.73	0.00	0.00
	2024	73.09	4.41	18.63	0.00	3.87	0.85	83.27	0.24	12.76	0.00
№ 3	2022	40.50	4.29	53.05	2.16	0.00	2.76	84.94	1.53	0.00	10.77
	2023	30.35	0.39	65.90	3.36	0.00	0.24	90.41	2.15	0.00	7.21
	2024	57.81	0.04	32.35	9.80	0.00	5.41	62.93	3.66	0.14	29.75
№ 4	2022	61.54	13.81	24.65	0.00	0.00	2.21	88.85	0.00	8.94	0.00
	2023	75.73	2.61	21.66	0.00	0.00	4.66	55.38	0.81	39.11	0.00
	2024	44.89	28.96	26.16	0.00	0.00	1.47	89.67	0.00	8.88	0.00

Примечание. Другое* – в 2022 г. – молодой побег *Rosa* sp., в 2024 г. – *Polytrichum* sp. Жирным шрифтом выделены доминантные группы. Экогруппы: ЭМ – эумезофиты; ГМ – гидромезофиты; КМ – ксеромезофиты; ГемГ – гемигидрофиты; ГипГ – гипогидрофиты.

В целом обращает на себя внимание небольшое участие бобовых в травостое сельскохозяйственных лугов, особенно в точках 1 и 2. В 2022 г. мы оценивали кормовые качества этих лугов (Рожкова-Тимина и др., 2023), сделав вывод об очень низком содержании протеина и завышенном проценте клетчатки. Исходя из анализа динамики видового состава, этот недостаток сохранится и даже усугубится. Также отмечается отсутствие осок на сельскохозяйственных лугах (фитоценозы 1, 2, 4). Ниже представлен подробный анализ динамики видового состава и биомассы каждой ключевой площадки.

Площадка 1. В монодоминантном двукисточниковом фитоценозе (см. табл. 3) на протяжении трех лет исследований полностью доминирует группа злаков, большей частью состоящая из *P. arundinacea*. Это крупный злак, который дает большое коли-

чество биомассы. Из табл. 2 и 3 мы видим, что его процентное содержание в травостое уменьшается с каждым годом (соответственно, снижается доля гемигидрофитов на этой точке). В табл. 2 показано, что количество видов на этой площадке за годы исследования почти удвоилось. Таким образом, сокращение доли *P. arundinacea* произошло за счет появления на лугу сорных видов, таких как *E. arvense*, *F. convolvulus*, *H. umbellatum*, *J. decipiens*, *R. acris*. Однако абсолютная масса этого влаголюбивого злака увеличилась после влажной осени 2023 г. Все три года отмечалось отсутствие бобовых, осоковых, мохообразных.

Динамика зеленой массы выражена слабо, в 2022 г. значения составили $480.05 \pm 356.11 \text{ г/м}^2$, в 2023 г. – $379.62 \pm 160.3 \text{ г/м}^2$ (рис. 2). Составляющие мортмассы показали в течение трех лет противоположные друг

другу тенденции: масса ветоши увеличилась с 358.52 ± 62.38 до 642.34 ± 223.13 г/м² (статистическая значимость не доказана), масса подстилки, напротив, уменьшилась с 335.56 ± 144.8 г/м² до полного отсутствия, что статистически значимо при $p = 0.5$.

Площадка 2. На этом сенокосе также доминирует группа злаков (см. табл. 3). Доля бобовых существенно снизилась после 2022 г., за счет этого выросла доля разнотравья. Группа гидромезофитов, достигшая максимума в 2023 г., в 2024 г. уступила место гемигидрофитам за счет увеличения массы *P. arundinacea*. Видов рода *Carex* не зарегистрировано ни в один год, зато этот луг единственный, где при укосе были взяты растения нетравянистых форм: молодой побег *Rosa* sp. (2022 г.) и мох *Polytrichum* sp. (2024 г.). Также это единственная площадка с представителем папоротникообразных (*V. robustum*, доля в укосе от 0.01 до 0.17 %). Доминантные виды не менялись на протяжении всех лет исследований, несмотря на колебания процентного участия видов в сообществе.

Зеленая масса и подстилка сокращались на протяжении трех лет с 721.89 ± 207.39 до 327.47 ± 29.68 г/м² и с 82.38 ± 18.09 до 0 г/м² соответственно (рис. 2). Статистические расчеты подтвердили значимость этих изменений. Количество ветоши с 2022 до 2023 г. сократилось в три раза (с 370.52 ± 105.12 до 116.28 ± 44.88 г/м²; значимость статистически подтверждена), что связано с достаточной влажностью почвы и воздуха, а также активными процессами разложения. Как и на первой точке, плотность травостоя неравномерна.

Площадка 3. На естественном лугу доминируют группы разнотравья, которые сменяются злаками в 2024 г. за счет *P. australis* (см. табл. 2, 3). Бобовые представлены в небольшом обилии, и их доля сокращается. Параллельно наблюдается рост доли осоковых, представленных *C. cryptocarpa*. К 2024 г. произошла смена доминантного вида. Причина этого процесса лежит во влажной осени 2023 г.: отмечено существенное снижение доли эумезофитов и увеличение доли более влаголюбивых видов. При этом значимость изменений статистически не подтверждена.

У зеленой массы не прослеживается ярко выраженной динамики; количество ветоши и подстилки, резко сократившись после 2022 г., к 2024 г. вновь увеличилось (см. рис. 2). Причиной этого может быть активное разложение растительных остатков осенью 2022 г.

и летом 2023 г. с последующим накоплением материала, принесенного во время циклонов осенью 2023 г. Статистически значимо подтверждено только резкое снижение количества подстилки в 2023 г.

Площадка 4. Биологическая и экологическая структура травостоя схожи с площадкой 2. Здесь также преобладает группа злаков. Доля бобовых снизилась в 2023 г., но существенно возросла в 2024 г. (см. табл. 3). Доля разнотравья стабильна во все годы исследований. Здесь не было зарегистрировано представителей осоковых и мохообразных. На протяжении трех лет наблюдается снижение участия *D. glomerata* с итоговой сменой доминантного вида в сообществе.

Продуктивность зеленой массы в 2023 г. статистически значимо уменьшилась (с 684.61 ± 111.8 до 281.14 ± 60.80 г/м²), закономерно годом позже понизилось количество ветоши, однако уже без доказанной статистической значимости (с 413.90 ± 190.07 до 175.42 ± 122.36 г/м²). Подстилка в данной точке отсутствует во все годы проведения исследования (см. рис. 2).

Явная тенденция, которая прослеживается в динамике надземной фитомассы на всех исследуемых площадках, – постепенное исчезновение подстилки на сельскохозяйственных лугах вплоть до полного отсутствия (в точке 4 – все годы, в точках 1 и 2 – только в 2024 г.). Мы предполагаем несколько вариантов причин этого явления. 1. Это не связано с естественным разложением трав, т. к. на более влажных территориях (точка 3) подстилка сохранилась; следовательно, это результат антропогенного воздействия в рамках сельскохозяйственной деятельности. 2. Отсутствие подстилки во все годы наблюдений в точке 4 можно объяснить искусственными причинами (сельскохозяйственная обработка луга) или сочетанием экологических факторов (ежегодная полная деструкция материала), при этом возможен и комбинированный вариант. В точках 1 и 2 в 2022 г. наблюдалось максимальное количество подстилки, т. к. 2021 г. был сухим и ранее отмершие растения не успели разложить. 2022 и 2023 гг. выдались более влажными, что ускорило процессы деструкции и способствовало полному разложению скопившейся подстилки. Что касается точки 3, то это луговое сообщество отличается от остальных точек: во-первых, он не используется, во-вторых, это пойменно-маршевая территория в устье р. Мерея, которая находится в непосредственной близости моря и

подвержена более сильному влиянию погодных явлений. Сокращение количества подстилки в 2023 г. по сравнению с 2022 г. связано с активным процессом разложения, а последующее увеличение ее количества – с наносом отмерших трав рекой, морем и

текущими водами во время циклонов осени 2023 г. З. Подстилка в точках 1 и 2 исчезла в результате агротехнической обработки после циклонов, когда сенокосы и пастбище очищали от наносов.

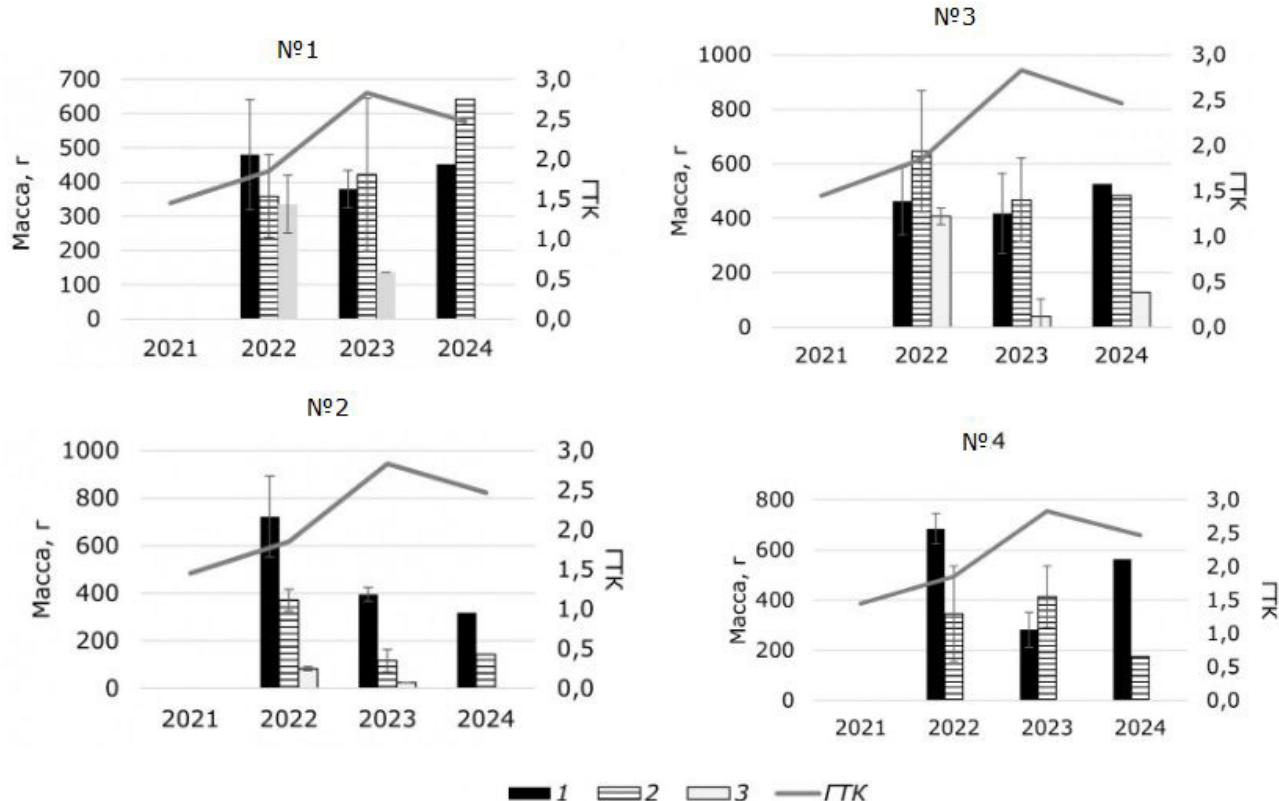


Рис. 2. Динамика надземной фитомассы лугов юга о. Сахалин (среднее значение ± стандартное отклонение). 1 – зеленая масса; 2 – ветошь; 3 – подстилка

Fig. 2. Dynamic of the aboveground meadow phytomass on the southern Sakhalin (average value ± standard deviation). 1 – green phytomass; 2 – standing dead plant biomass; 3 – mulch

Обсуждение

Для более полной интерпретации данных было решено сравнить полученные результаты продуктивности с аналогичными данными по пойме среднего течения р. Оби в период 2019–2021 гг. (Томская область, Кайбасовский участок Томского карбонового полигона) (Shepeleva et al., 2022; Шепелева и др., 2024).

Доминантными видами в мезофитных сообществах среднего течения поймы Оби являются *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum simplex*. Сахалинские мезофитные луга, обсуждаемые в данной работе, имеют в составе те же самые или викариантные виды трав. Также в пойме Оби зарегистрированы гидромезофитные и субгидрофитные сообщества с доми-

nantными видами *Calamagrostis purpurea*, *Carex atherodes*, *Carex cespitosa*, *Phalaroides arundinacea*. В наших исследованиях юга Сахалина мы не обнаружили аналогичных фитоценозов, однако выделили тростниково-водвукисточниковое гемигидрофитное сообщество. В пойме Оби выделено также ксеромезофитное сообщество с доминантами *Elytrigia repens*, *Inula salicina*, *Poa angustifolia*. Таким образом, экологические группы луговых растений на лугах поймы среднего течения р. Обь представлены шире, чем в южной части о. Сахалин. Кроме того, пойменные луга содержат большее количество видов.

Продуктивность зеленой массы лугов южного Сахалина и поймы среднего течения Оби показала сопоставимые значения (табл. 4). При этом количество мортмассы меньше на Сахалине.

Таблица 4. Сравнение продуктивности зеленой фитомассы и мортмассы лугов южного Сахалина и поймы среднего течения Оби

Пойма Оби (2019–2021)	Юг Сахалина (2022–2024)
Зеленая масса, г/м ²	
От 292.4 ± 5.1 до 389.1 ± 41.0	От 462.5 ± 176.6 до 721.9 ± 207.4
От 221.4 ± 11.1 до 667.8 ± 73.1	От 281.1 ± 60.8 до 417.8 ± 123.7
От 223.4 ± 64.2 до 592.5 ± 163.3	От 317.7 ± 29.7 до 562.9 ± 70.3
Мортмасса, г/м ²	
От 533.4 ± 49.4 до 864.6 ± 68.6	От 226.5 ± 167.7 до 526.2 ± 189.0
От 284.1 ± 20.2 до 406.4 ± 54.3	От 70.6 ± 57.0 до 413.9 ± 190.1
От 440.0 ± 50.2 до 1237.6 ± 261.9	От 71.3 ± 81.4 до 321.2 ± 369.8

Процессы разложения растительного вещества на Сахалине протекают активнее благодаря более высокой влажности воздуха и ГТК. Плотность травостоя на юге Сахалина более неравномерна, что привело к большим значениям стандартного отклонения, чем в пойме среднего течения р. Оби.

Заключение

Луговые сообщества южной части Сахалина в основном маловидовые (от 8 до 22 видов). Травостой изученных площадок представлен преимущественно злаками и разнотравьем. Доля бобовых растений в большинстве случаев невелика, осоки зарегистрированы только на лугах, не используемых в сельском хозяйстве.

Из представленных экологических групп наиболее распространены эумезофиты. Также луга представлены видами ксеромезофитов, гидромезофитов, гемигидрофитов, гипогидрофитов.

Видовой состав лугов находится в постоянной динамике: в сообществах меняются доминанты и/или появляются сорные виды. Это может быть связано как с сельскохозяйственной обработкой луга (или ее отсутствием), так и с природными явлениями: после влажной осени с большим количеством осадков увеличилась масса влаголюбивых трав.

Сравнение экологической структуры и продуктивности лугов южного Сахалина в период 2022–2024 гг. с аналогичными опубликованными показателями по пойме среднего течения р. Оби (2019–2021 гг.) показало, что растительность пойменных лугов Оби представлена большим количеством экологических групп, чем у лугов южного Сахалина. Значения зеленой массы оказались близки, а надземной мортмассы – выше, чем на сахалинских лугах, что, вероятно, напрямую связано с климатическими условиями.

Продуктивность луговых сообществ высокая (значения зеленой массы варьируют от 281.14 до 721.89 г/м², ветоши – от 116.28 до 645.88 г/м², максимум значений подстилки составил 406.56 г/м²), однако травостой неравномерный, что приводит к большим значениям стандартного отклонения. Значения надземной фитомассы могут значительно меняться в разные годы, что подтверждено статистическими методами.

Библиография

- Агроклиматические ресурсы Сахалинской области / Отв. ред. А. И. Худякова. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 103 с.
- Архив погоды // Rp5. URL: [https://rp5.ru/Arxiv_pogody_v_Yuzhno-Sakhalinske,_im._A._P._Chekova_\(aeroport\),_METAR](https://rp5.ru/Arxiv_pogody_v_Yuzhno-Sakhalinske,_im._A._P._Chekova_(aeroport),_METAR) (дата обращения: 28.02.2025).
- Баишева Э. З., Федоров Н. И., Жигунова С. Н., Широких П. С., Комиссаров М. А., Габбасова И. М., Мулдашев А. А., Бикбаев И. Г., Туктамышев И. Р., Шендель Г. В., Сулейманов Р. Р., Гарипов Т. Т. Продуктивность растительности и запасы углерода в луговой степи на залежи в Башкирском Предуралье (Южно-Уральский регион) // Юг России: экология, развитие. 2023. Т. 18, № 4. С. 64–73. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-4-64-73
- Государственный (национальный) доклад о состоянии и использовании земель в Российской Федерации в 2023 году . М.: Росреестр, 2024. 187 с.
- Летопись погоды в Южно-Сахалинске // Pogodaiklimat. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/history/32150.htm> (дата обращения: 28.02.2025).
- Полевая геоботаника . М.; Л., 1959–1972. Т. 1–4.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову . М., 1956. 472 с.

- Рожкова-Тимина И. О., Зверев А. А., Шепелева Л. Ф. Экологическая оценка луговых фитоценозов южной части Сахалина // Сибирский экологический журнал. 2024. Т. 31, № 2. С. 317–328. DOI: 10.15372/SEJ20240211
- Рожкова-Тимина И. О., Павлов М. В., Шепелева Л. Ф. Особенности луговой растительности южной части о. Сахалин // Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2023. Т. 8, № 3 (33). С. 72–80. DOI: 10.25744/genb.2023.33.3.011
- Селянинов Г. Т. О сельскохозяйственной оценке климата // Труды по сельскохозяйственной метеорологии. 1928. Вып. 20. С. 165–177.
- Степанова К. Д. Луга острова Сахалина и вопросы их улучшения . М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 100 с.
- Титлянова А. А., Базилевич Н. И., Снытко В. А., Ильин В. Б. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности . Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 131 с.
- Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову . М.: ВНИИК им. В. Р. Вильямса, 1978. 302 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) . СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шепелева Л. Ф., Пудова М. С., Леденева Е. А., Колесниченко Л. Г. Надземная и подземная фитомассы луговых сообществ поймы Средней Оби (Кривошеинский район Томской области) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2023. Т. 16, № 4. С. 454–470.
- Шепелева Л. Ф., Колесниченко Л. Г., Чураков Е. Е., Пудова М. С., Рожкова-Тимина И. О., Воробьев С. Н. Динамика фитомассы лугов поймы средней Оби в течение вегетационного сезона // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. Т. 68, № 4. С. 198–216. DOI: 10.17223/19988591/68/11
- Shepeleva L. F., Kolesnichenko L. G., Pudova M. S. Dynamics of the aboveground phytomass of the Ob floodplain meadows in the area of the Tomsk carbon polygon (Kaibasovo) // Environmental Dynamics and Global Climate Change. 2022. Vol. 13, No 2. P. 104–119. DOI: 10.18822/edgcc119054
- Meetei K. B., Tsopoe M., Chandra G., Mukhopadhyay D., Giri K. Ecosystem productivity and carbon dynamics in Keibul Lamjao National Park, Manipur, India: a gray relational analysis perspective // Environmental Monitoring and Assessment. 2025. Vol. 197, article number 140. DOI: 10.1007/s10661-024-13608-9

BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL STRUCTURE AND DYNAMICS OF MEADOW COMMUNITIES IN THE SOUTH OF SAKHALIN ISLAND

ROZHKOVA-TIMINA *PhD, Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Lenin St. 290,
Inna Olegovna* *inna.timina@mail.ru*

PAVLOV
Maxim Victorovich *Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Lenin St., 290,
max12.43@mail.ru*

SHEPELEVA
Lyudmila Fedorovna *DSc, National Research Tomsk State University, Tomsk, Lenin Ave., 36,
shepelevalf@mail.ru*

Key words:
species composition
meadow
productivity
phytomass
Sakhalin

Summary: The study of the species composition and productivity of meadows is important from a fundamental and applied point of view. On Sakhalin Island, meadows used as hayfields and pastures are often of secondary origin. The study of the dynamics of the species composition and productivity of meadows was carried out at four key sites (agricultural and natural meadows) in the southern part of Sakhalin Island in 2022–2024. Geobotanical descriptions, analysis of the biological and ecological structure, and selection of aboveground phytomass (green mass and mortmass, including mulch and dead grass) were performed. The hay harvest was air-dried and weighed; the results were analyzed taking into account the weather conditions of the respective years. It was found that the species composition is in constant dynamics, periodically there is a change of dominant species or there is an increase in the number of species due to an increase in the contamination of meadows. A low percentage of leguminous crops was recorded in the herbage of all key sites, which leads to an insufficient protein content in the feed. The absence of Carex sp. is also noted on agricultural meadows. Of the ecological groups represented, eumesophytes are the most common. Meadows are also represented by species of xeromesophytes, hydromesophytes, hemihydrophytes, and hypohydrophytes. The productivity of grassland communities is high (values of green mass vary from 281.14 to 721.89 g/m², dead grass – from 116.28 to 645.88 g/m², the maximum mulch value was 406.56 g/m²). However, the herbage is uneven, which leads to large values of standard deviation. The values of aboveground phytomass can vary significantly from year to year, which is confirmed by statistical methods.

Received on: 31 May 2025

Published on: 25 September 2025

Reviewer: V. V. Bondareva

References

- Agroclimatic resources of the Sakhalin region, Otv. red. A. I. Hudyakova. L.: Gidrometeoizdat, 1973. 103 p.
- Baisheva E. Z. Fedorov N. I. Zhigunova S. N. Shirokih P. S. Komissarov M. A. Gabbasova I. M. Muldashev A. A. Bikbaev I. G. Tuktamyshev I. R. Shendel' G. V. Suleymanov R. R. Garipov T. T. Productivity of vegetation and carbon stock in meadow steppe on fallow areas in the Bashkir Cis-Urals (Southern Urals region), Russia, Yug Rossii: ekologiya, razvitiye. 2023. T. 18, No. 4. C. 64–73. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-4-64-73
- Cacenkin I. A. Savchenko I. V. Dmitrieva S. I. Guidelines for the environmental assessment of forage lands in the tundra and forest zones of Siberia and the Far East by vegetation cover. M.: VNIIK im. V. R. Vil'yamsa, 1978. 302 p.
- Cherepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent countries (within the former USSR). CPb.: Mir i sem'ya, 1995. 992 p.

Field geobotany. M.; L., 1959–1972. T. 1–4.

Meetei K. B., Tsopoe M., Chandra G., Mukhopadhyay D., Giri K. Ecosystem productivity and carbon dynamics in Keibul Lamjao National Park, Manipur, India: a gray relational analysis perspective, Environmental Monitoring and Assessment. 2025. Vol. 197, article number 140. DOI: 10.1007/s10661-024-13608-9

Ramenskiy L. G. Cacenkin I. A. Chizhikov O. N. Antipin N. A. Ecological assessment of forage lands by vegetation cover. M., 1956. 472 p.

Selyaninov G. T. On the agricultural climate assessment, Trudy po sel'skohozyaystvennoy meteorologii. 1928. Vyp. 20. P. 165–177.

Shepeleva L. F. Kolesnichenko L. G. Churakov E. E. Pudova M. S. Timina I. O. Vorob'ev S. N. Dynamics in the phytomass of meadows in the Middle Ob floodplain during the growing season, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2024. T. 68, No. 4. P. 198–216. DOI: 10.17223/19988591/68/11

Shepeleva L. F. Pudova M. S. Ledeneva E. A. Kolesnichenko L. G. Aboveground and belowground phytomass of meadow communities of the middle Ob floodplain (the Krivosheinsky district of the Tomsk region), Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universita. Biologiya. 2023. T. 16, No. 4. P. 454–470.

Shepeleva L. F., Kolesnichenko L. G., Pudova M. S. Dynamics of the aboveground phytomass of the Ob floodplain meadows in the area of the Tomsk carbon polygon (Kaibasovo), Environmental Dynamics and Global Climate Change. 2022. Vol. 13, No 2. P. 104–119. DOI: 10.18822/edgcc119054

State (national) report on the state and use of land in the Russian Federation in 2023. M.: Rosreestr, 2024. 187 p.

Stepanova K. D. Meadows of Sakhalin Island and issues of their improvement. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1961. 100 p.

Timina I. O. Pavlov M. V. Shepeleva L. F. Features of meadow vegetation and agrochemical properties of soils in the southern part of Sakhalin, Groznenskiy estestvenno-nauchnyy byulleten'. 2023. T. 8, No. 3 (33). P. 72–80. DOI: 10.25744/genb.2023.33.3.011

Timina I. O. Zverev A. A. Shepeleva L. F. Ecological assessment of the meadow phytocoenoses in the southern part of Sakhalin, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2024. T. 31, No. 2. P. 317–328. DOI: 10.15372/SEJ20240211

Titlyanova A. A. Bazilevich N. I. Snytko V. A. Il'in V. B. Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and ecological features. Novosibirsk: Nauka. Sibirskoe otdelenie, 1988. 131 p.

Weather Chronicle in Yuzhno-Sakhalinsk, Pogodaiklimat. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/history/32150.htm> (data obrascheniya: 28.02.2025).

Weather archive, Rp5. URL: [https://rp5.ru/Arhiv_pogody_v_Yuzhno-Sakhalinske,_im._A._P._Chehova_\(aeroport\),_METAR](https://rp5.ru/Arhiv_pogody_v_Yuzhno-Sakhalinske,_im._A._P._Chehova_(aeroport),_METAR) (data obrascheniya: 28.02.2025).



УДК 598.132.4:591.111.1

ЦИТОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ ЭРИТРОЦИТОВ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ЧЕРЕПАХИ НИКОЛЬСКОГО *TESTUDO* *GRAECA NIKOLSKII* СКХИКВАДЗЕ ЕТ TUNIYEV, 1986 (TESTUDINIDAE, REPTILIA) ПРИ ЗАРАЖЕНИИ ГЕМОГРЕГАРИНАМИ

РОМАНОВА
Елена Борисовна

доктор биологических наук, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, 603950, Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23,
romanova@ibbm.ippn.ru

НЕЧУПЕЙ
Екатерина Юрьевна

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, 603950, Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23,
ekaterinanechipei@yandex.ru

ГОРЕЛОВ
Роман Андреевич

кандидат биологических наук, Жигулёвский государственный природный биосферный заповедник им. И. И. Спрыгина, Россия, 445362, Самарская обл., с. Бахилова Поляна, ул. Жигулёвская, д. 1,
gorelov.roman@mail.ru

БАКИЕВ
Андрей Геннадьевич

кандидат биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, 445003, Тольятти, ул. Комзина, 10,
herpetology@list.ru

Ключевые слова:
Testudo graeca nikolskii
Наэтомогрегарина
морфология эритроцитов

Аннотация: Проведен анализ цитометрических, кариометрических параметров и морфологических аномалий эритроцитов средиземноморской черепахи Никольского *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 при заражении паразитами рода Наэтомогрегарина spp. Морфологические показатели эритроцитов незараженных самок и самцов были сопоставимы. Межполовые различия затронули линейные размеры ядер эритроцитов. Малая ось ядра у самок больше, а индекс удлинения ядра меньше по сравнению с самцами. Пораженные гемопаразитами эритроциты имели меньшую площадь ядра, более короткую малую ось и более низкое ядерно-цитоплазматическое отношение по сравнению с непораженными эритроцитами. Доля микроядер у неинфицированных и инфицированных особей была одинаковой, доля морфологических аномалий клеток и их ядер была выше в эритроцитах неинфицированных особей. Установлена корреляционная связь и зависимость возрастания морфологических аномалий ядер при увеличении ядерно-цитоплазматического отношения в эритроцитах, свидетельствующая о возрастании доли аномалий при нарушении регуляции формообразовательных процессов в клетке. Полученные результаты свидетельствуют о влиянии паразитарных

стадий внутриклеточных паразитов на размерные параметры эритроцитов и интенсивность клеточного метаболизма. Относительно высокий уровень морфологических и цитогенетических патологий в клетках крови иллюстрирует неблагоприятное воздействие комплекса факторов среды на организм черепах находящегося под угрозой исчезновения подвида *T. g. nikolskii*.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 25 сентября 2025 года

Получена: 31 Мая 2025 года

Введение

Внутриклеточные гемопаразиты рода *Haemogregarina* встречаются в крови у черепах по всему миру (Siddall, Desser, 1992; Adl et al., 2012), имеют сложные жизненные циклы, включающие мерогонию и образование гаметоцитов в хозяине – позвоночном животном (черепахе), гамогонию и спорогонию в кишечнике переносчика – беспозвоночного животного (пиявки) (Hawkey, Dennet, 1989; Telford, 2008). Биология, векторы и пути передачи гемогрегарин в основном неизвестны (Desser, 1993); еще недостаточно данных о таксономии, эволюционных связях, биogeографии и влиянии гемогрегарин на организм хозяина (Dvořáková et al., 2014).

Эритроциты рептилий вследствие их интенсивной метаболической активности за счет наличия ядра служат на клеточном уровне прекрасным модельным объектом для изучения взаимоотношений в системе «паразит – хозяин» (Бейер, Сидоренко, 1972). В опубликованной нами ранее работе при анализе зараженности внутриэрритроцитарными гемопаразитами *Haemogregarina* spp. средиземноморских черепах Никольского *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986, содержащихся в питомнике пос. Супсех (Краснодарский край), выявлены высокие показатели экстенсивности и интенсивности инвазии, свидетельствующие о большей склонности самок к инфицированию гемогрегаринами по сравнению с самцами (Романова и др., 2024). С целью изучения влияния *Haemogregarina* spp. на организм хозяина была проведена оценка линейных параметров и доли морфологических и ядерных аномалий эритроцитов *T. g. nikolskii* при заражении гемогрегаринами.

Материалы

Исследованные особи *T. g. nikolskii* (6 самцов и 16 самок) содержались в питомнике пос. Супсех, расположенным в 2 км на юго-восток от центра г. Анапы, и доставлены сюда из окрестностей Анапы в 2023–2024 гг. Забор крови у черепах проведен в один день (19.04.2024) путем прокола яремной

вены. Мазки крови (по два от каждой особи) готовили с помощью гематологического штапеля, высушивали на воздухе, затем фиксировали в спиртоэфирной смеси (1:1). Зафиксированные мазки хранили до окрашивания при комнатной температуре. Мазки окрашивали в течение 20 минут красителем Гимза азур-эозин по Романовскому (10–12-кратный раствор, фирма «Биолот», Россия), приготовленном на фосфатном буфере (рН 6.8–7.2). Готовые мазки просматривали на микроскопе Meiji Techno серии MT 4000 с иммерсией (Meiji Techno, Japan), при увеличении ×1500, с дифференцированным подсчетом размерных характеристик неинфицированных и инфицированных эритроцитов *T. g. nikolskii*.

Методы

Учет морфологических аномалий клеток и их ядер проводили на 500 эритроцитов у каждой особи. Определение величины большой и малой оси клеток и их ядер (в мкм) проводили с помощью окуляр-микрометра cross-line (0.1 mm). Площадь поверхности клеток S_k и ядер S_y (в мкм^2) рассчитывали по формуле эллипса: $S = \pi \times a \times b$, где $\pi = 3.14$; a – длина большой полуоси эллипса, мкм; b – длина малой полуоси эллипса, мкм. Индекс удлинения клеток (E) и их ядер (e) рассчитывали как частное от деления длинного диаметра на короткий. Ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) определяли как отношение площади ядра к площади клетки.

Цифровые изображения морфологических аномалий ядер эритроцитов выполняли камерой Vision CAM (Vision, Japan) для трилокулярного микроскопа Meiji Techno (увеличение ×1500).

Оценку нормальности распределения размеров клеток осуществляли с помощью критерия Шапиро – Уилка. С учетом вида распределения центральные тенденции и рассеяние изученных показателей описывали медианой (Me) и интерквартильным размахом (IQR) (значения 25-го и 75-го процентилей). При сравнении двух групп применяли непараметрический критерий Манна – Уитни (U). Для сравнения долей использо-

зовали z -критерий. Корреляцию морфометрических показателей клеток с видами клеточных и ядерных аномалий оценивали коэффициентом корреляции Спирмена (ρ) в пакете прикладных программ «STATISTICA v.8». За величину уровня статистической значимости принимали $\alpha = 0.05$.

Результаты

Основные размерные характеристики эритроцитов незараженной средиземно-

морской черепахи Никольского (длина большой, $u = 0.49$, $p = 0.61$ и малой, $u = 0.04$, $p = 0.96$ осей), а также интегральные показатели (индекс удлинения клеток, E , $u = 0.31$, $p = 0.56$; ядерно-цитоплазматическое отношение, ЯЦО, $u = 0.92$, $p = 0.35$) у самцов и самок были сопоставимы. Но выявлены значимые различия по длине малой оси ядра и по индексу удлинения ядра, e , $u = 3.36$, $p < 0.001$ (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические показатели (Ме/IQR) эритроцитов средиземноморской черепахи Никольского

Показатели	Пол		Статистические показатели	
	самки	самцы	критерий Манна – Уитни (u)	p -значение
A , мкм	18.0/2.0	18.0/3.0	0.49	0.61
B , мкм	10.0/1.0	10.0/1.0	0.04	0.96
E , отн. ед.	1.7/0.3	1.8/0.2	0.31	0.56
a , мкм	8.0/1.0	8.0/2.0	1.35	0.17
b , мкм	5.4/1.0	5.1/1.0	2.30	0.02
e , отн. ед.	1.4/0.3	1.6/0.3	3.36	0.0007
$Sk.$, мкм ²	149.2/36.1	155.5/22.7	0.56	0.74
$Sя.$, мкм ²	32.9/10.2	31.4/10.2	3.36	0.35
ЯЦО	0.2/0.07	0.2/0.04	0.92	0.35

Примечание. A – большая ось клетки, мкм; B – малая ось клетки, мкм; E – индекс удлинения клетки, отн. ед.; a – большая ось ядра, мкм; b – малая ось ядра, мкм; e – индекс удлинения ядра, отн. ед.; $Sk.$ – площадь клетки, мкм²; $Sя.$ – площадь ядра, мкм²; ЯЦО – ядерно-цитоплазматическое отношение.

Анализ размерных показателей показал увеличение длины малой оси ядра, но уменьшение индекса удлинения ядра самок средиземноморской черепахи по сравнению с самцами (рис. 1).

Сравнительный анализ размерных характеристик непораженных и пораженных гемогрегаринами эритроцитов проводили по гематологическим препаратам самок средиземноморской черепахи, зараженных *Naetogregarina* spp. Индексы удлинения клеток и их ядер непораженных и пораженных эритроцитов не различались, как и линейные размеры клеток (табл. 2). Площадь ядра ($u = 3.71$, $p = 0.0002$), длина его малой оси ($u = 3.44$, $p = 0.0005$) и ядерно-цитоплазматическое отношение ($u = 2.80$, $p = 0.004$) пораженных гемопаразитами клеток были меньше по сравнению с непораженными эритроцитами (рис. 2).

Как известно, при воздействии на организм различных внутренних и внешних стрессовых факторов отмечаются аномалии морфологии как самих клеток, так и их ядер (Крюков, 2023). Нормальные эритро-

циты средиземноморской черепахи имели овальную форму с округлым несегментированным ядром, расположенным в центре клетки (рис. 3А). Распространенным видом цитогенетических аномалий считаются микроядра, которые возникают в анафазе митоза в результате отставания ацентрических фрагментов или целых хромосом. В эритроцитах средиземноморской черепахи чаще встречались микроядра каплевидной формы (рис. 3Б), хвостатые (рис. 3В) и прикрепленные (рис. 3Г). Другим видом аномалий являлись морфологические изменения клеток: эритроциты вытянутой формы (рис. 3Д) и со смещенным ядром (рис. 3Ж).

Морфологические аномалии ядер в эритроцитах средиземноморской черепахи были представлены лопастными ядрами с обособленным перетяжкой участком гетерохроматина, сохранившим связь с основной его частью (рис. 3З); ядрами с впадинами, обусловленными нарушением правильной эллипсовидной формы ядра и представляющими собой явно различимую вогнутость (инвагинацию) ядерной оболочки со

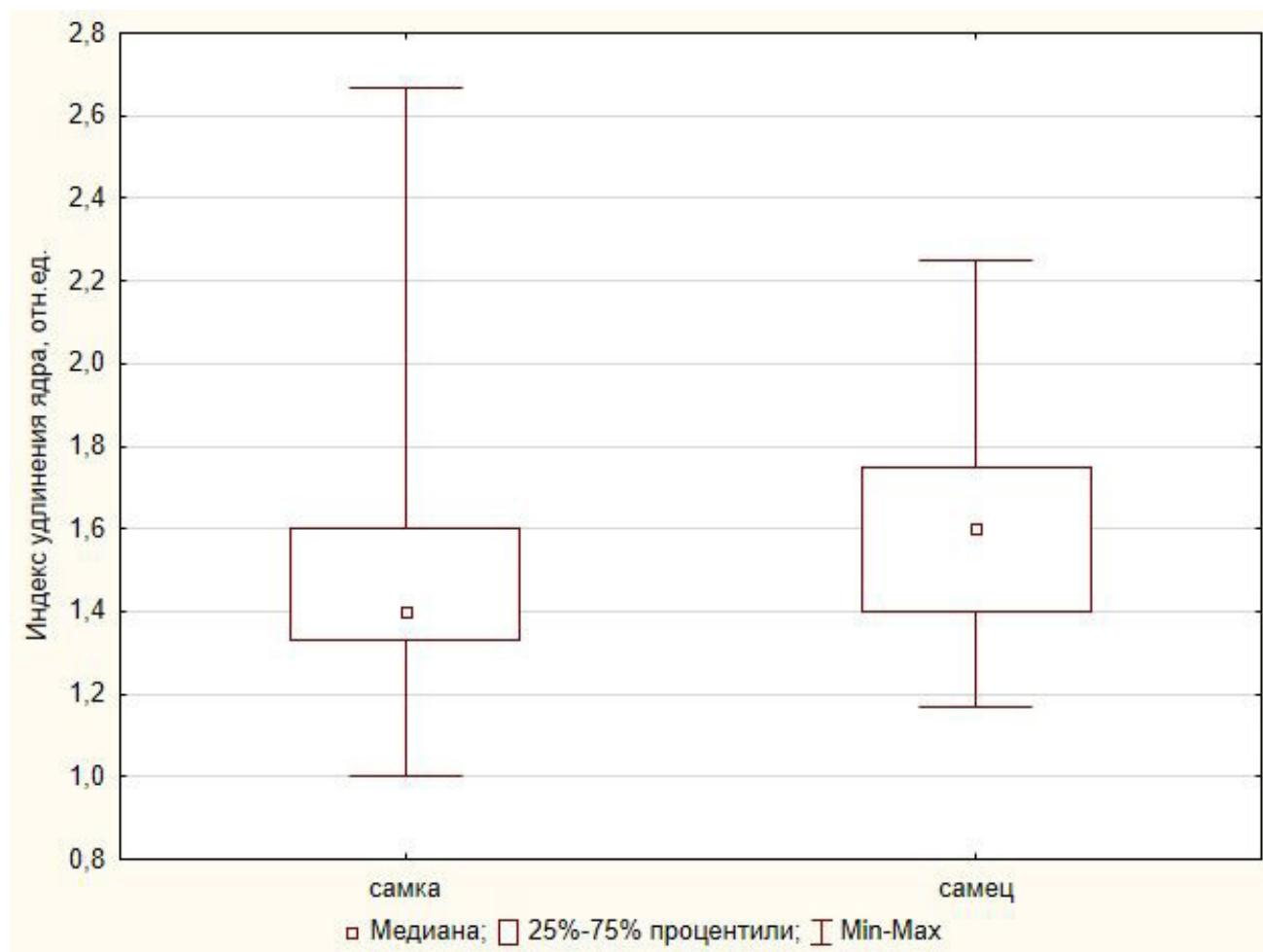


Рис. 1. Индекс удлинения ядра эритроцитов самцов и самок *T. g. nikolskii*
 Fig. 1 Index of elongation of the erythrocyte nucleus in males and females of *T. g. nikolskii*

Таблица 2. Сравнительный анализ морфометрических показателей (Me/IQR) непораженных и пораженных эритроцитов самок средиземноморской черепахи Никольского, зараженных *Haemogregarina* spp.

Параметры	Эритроциты		Статистические показатели	
	непораженные	пораженные	критерий Манна – Уитни (<i>u</i>)	<i>p</i> -значение
<i>A</i> , мкм	18.0/3.0	18.0/3.0	0.66	0.50
<i>B</i> , мкм	12.0/1.0	11.0/2.0	0.78	0.44
<i>E</i> , относ. ед.	1.5/0.2	1.6/0.3	0.47	0.63
<i>a</i> , мкм	7.0/1.0	7.0/2.0	1.25	0.21
<i>b</i> , мкм	5.0/1.0	4.6/1.0	3.44	0.0005
<i>e</i> , относ. ед.	1.5/0.2	1.5/0.3	1.73	0.08
<i>Sk.</i> , мкм ²	169.6/6.9	160.2/24.3	1.23	0.21
<i>Sя.</i> , мкм ²	27.4/6.6	25.1/7.8	3.71	0.0002
ЯЦО	0.17/0.04	0.15/0.04	2.80	0.004

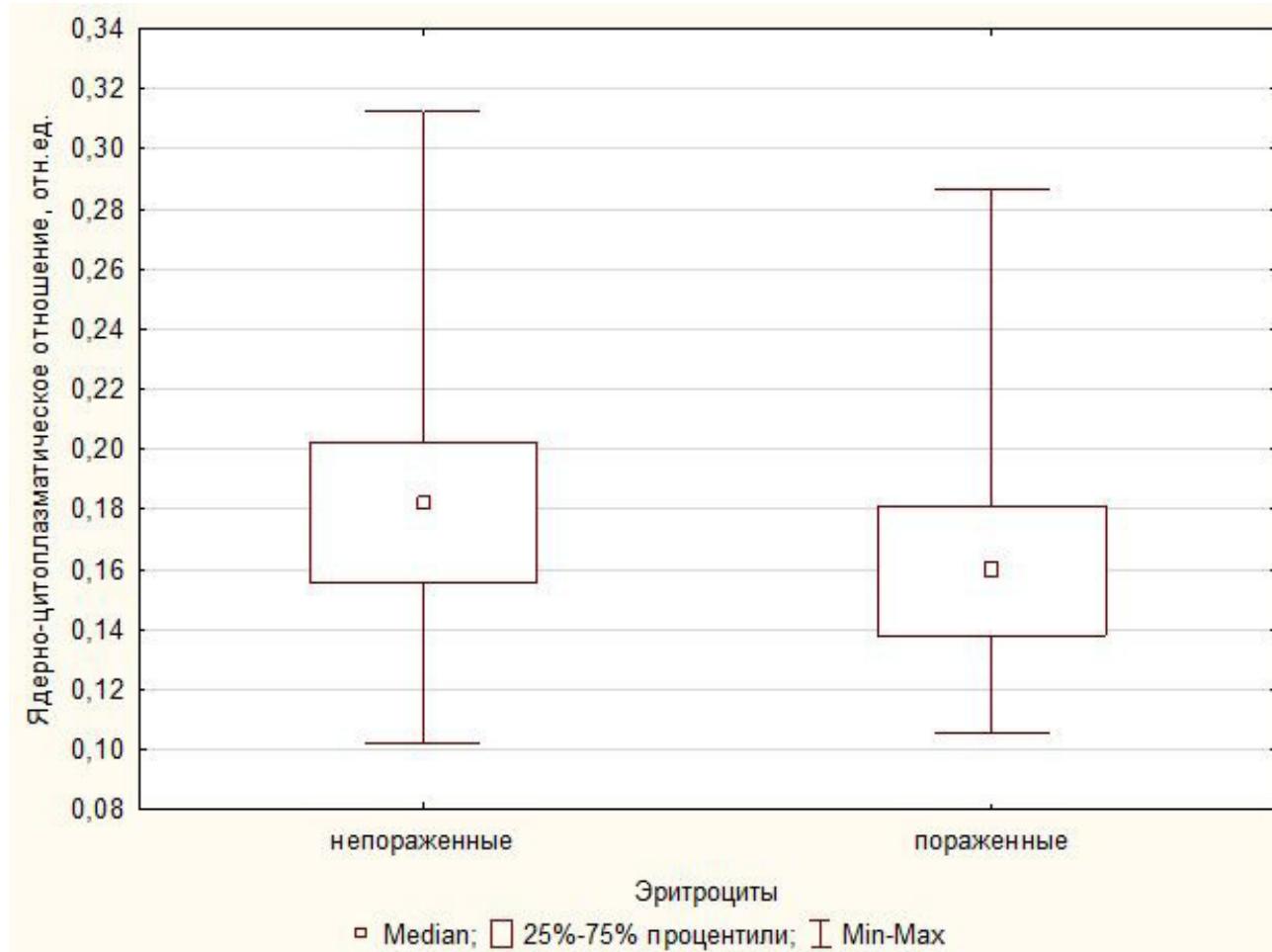


Рис. 2. Ядерно-цитоплазматическое отношение непораженных и пораженных гемопаразитами эритроцитов самок *T. g. nikolskii*

Fig. 2. Nuclear-cytoplasmic ratio of uninfected and hemoparasite-affected erythrocytes of female *T. g. nikolskii*

сравнительно пологими скатами (рис. 3И); зазубренными ядрами, имеющими клинообразную инвагинацию ядерной оболочки (рис. 3К); почкующимися ядрами, у которых имелись характерные выпячивания ядерной оболочки, заполненные хроматином, сохраняющим тесную связь с хроматином ядра (рис. 3Л), и пузырящимися ядрами, часть оболочки которых имела множественные мелкие выпячивания (рис. 3М). Реже встречались двухлопастные ядра, или ядра в форме восьмерки с перетяжкой (рис. 3Н).

Частота встречаемости микроядер у незараженных и инфицированных особей была одинаковой, доли морфологических аномалий клеток и их ядер были выше в эритроцитах здоровых особей (табл. 3).

Выявлена взаимосвязь возрастания морфологических аномалий клеток ($\rho = 0.38$, $p < 0.001$) и их ядер ($\rho = 0.51$, $p < 0.001$) при увеличение ядерно-цитоплазматического отношения в эритроцитах. Уравнение регрессии, аппроксимирующее линейную

зависимость числа ядерных аномалий от величины ядерно-цитоплазматического отношения в клетках, имело вид: $y = 0.129 + 0.7153x$ ($R^2 = 0.20$, $r = 0.45$, $p < 0.001$). Результат анализа зависимости показал, что примерно на 20 % (показатель детерминации $R^2 = 0.20$) дисперсия числа морфологических аномалий ядер объясняется дисперсией показателя ядерно-цитоплазматического отношения в эритроцитах, с увеличением которого количество ядерных аномалий в клетке возрастает (рис. 4).

Для визуализации различий по совокупности изученных показателей между незараженными и зараженными средиземноморскими черепахами мы воспользовались методом главных компонент. Участие главных компонент, выделенных при помощи графика каменистой осыпи, с общим качеством презентации 99.43 %, в дифференциации было неодинаково. Первая главная компонента (факторная ось), соответствующая собственному значению 27.39, описы-

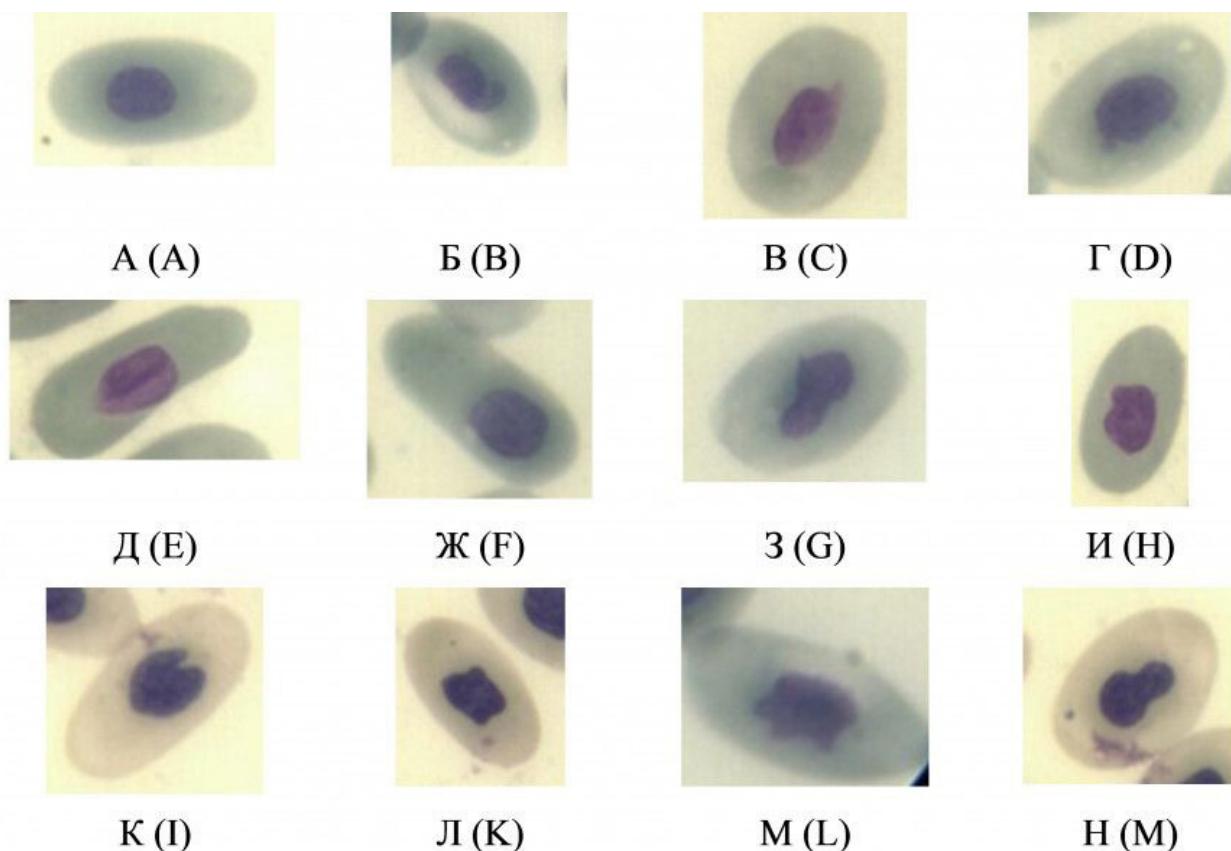


Рис. 3. Эритроциты средиземноморской черепахи Никольского с морфологическими и ядерными аномалиями: А – нормальный эритроцит; Б – эритроцит с примыкающим микроядром каплевидной формы; В – эритроцит с хвостатым микроядром; Г – эритроцит с прикрепленным микроядром; Д – эритроцит вытянутой формы; Ж – эритроцит со смещенным ядром; З – эритроцит с лопастным ядром; И – ядро эритроцита с впадиной; К – эритроцит с зазубренным ядром; Л – эритроцит с почкующимся ядром; М – эритроцит с пузырящимся ядром; Н – ядро эритроцита в форме восьмерки

Fig. 3. Erythrocytes of *T. g. nikolskii* with morphological and nuclear abnormalities: A – normal erythrocyte; B – erythrocyte with an adjacent teardrop-shaped micronucleus; C – erythrocyte with a caudate micronucleus; D – erythrocyte with an attached micronucleus; E – elongated erythrocyte; F – erythrocyte with a displaced nucleus; G – erythrocyte with a lobed nucleus; H – erythrocyte nucleus with a depression; I – erythrocyte with a serrated nucleus; K – erythrocyte with a budding nucleus; L – erythrocyte with a vesicular nucleus; M – the figure-of-eight erythrocyte nucleus

Таблица 3. Доля эритроцитов (на 500 клеток) с аномалиями в крови незараженных и зараженных гемопаразитами средиземноморских черепах

Виды аномалий	Незараженные особи	Зараженные особи	Статистические показатели:	
			z-критерий	p-значение
Морфологические аномалии клеток	0.06	0.196	6.25	p < 0.001
Морфологические аномалии ядер	0.207	0.325	4.22	p = 0.00001
Микроядра	0.02	0.03	1.16	p = 0.12

Примечание. Жирным выделены значимые различия.

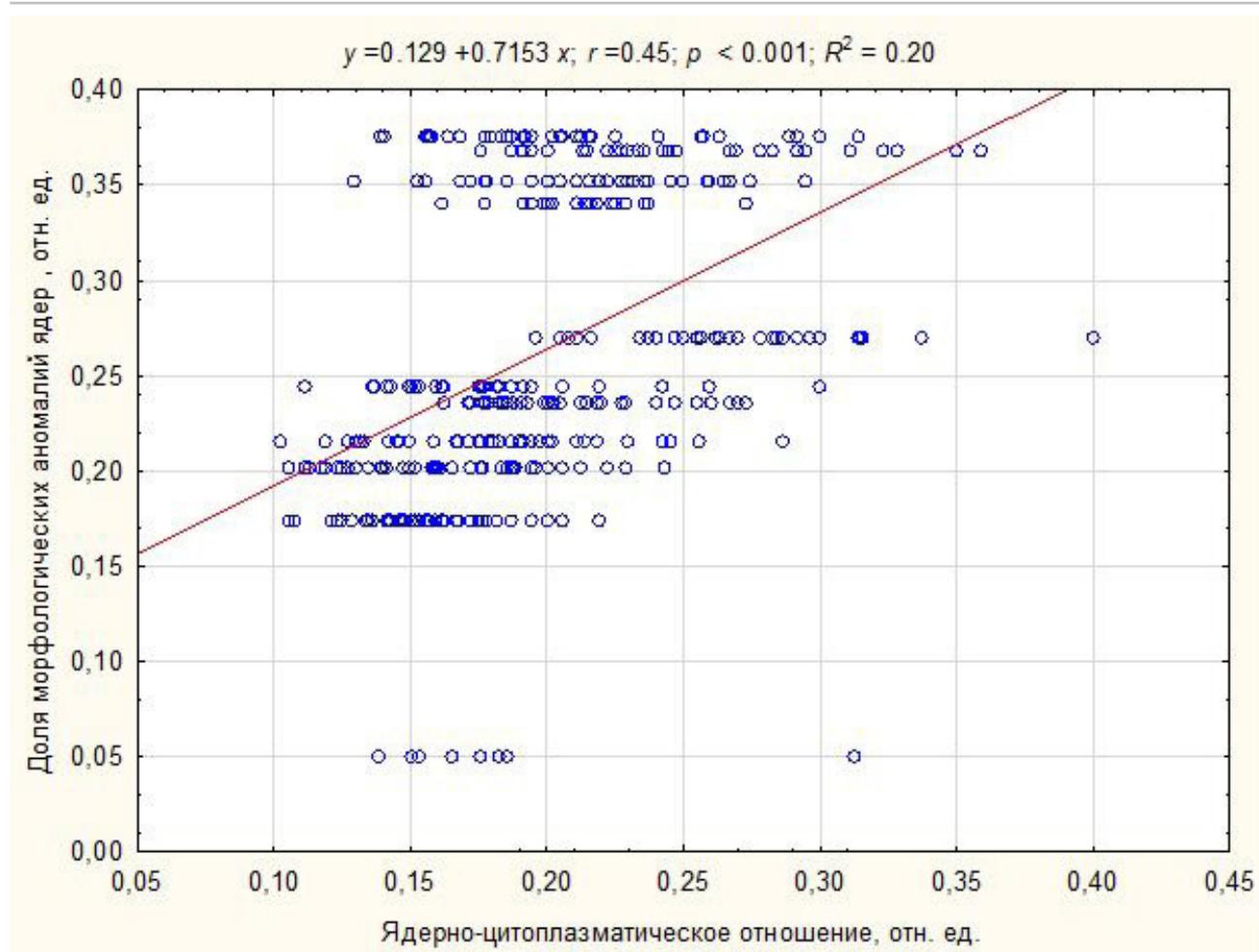


Рис. 4. Зависимость возрастания морфологических аномалий ядер эритроцитов *T. g. nikolskii* при увеличении ядерно-цитоплазматического отношения клеток

Fig. 4. Dependence of the increase in morphological anomalies of the erythrocyte nuclei of *T. g. nikolskii* with an increase in the nuclear-cytoplasmic ratio of cells

вала приблизительно 71.54 % общей дисперсии, и ее роль выше других по информационной насыщенности. Вторая компонента (факторная ось), соответствующая собственному значению 10.67, описывала 27.89 % оставшейся дисперсии, ее роль меньше по сравнению с первой компонентой. Первая факторная ось коррелировала с размерными показателями клеток и имела сильные положительные корреляции с длиной малой оси клеток (0.88), с площадью клеток (0.87), ядерно-цитоплазматическим отношением (0.79) и сильные отрицательные корреляции с индексом удлинения клеток (-0.85) и площадью ядра (-0.81). Вторая факторная ось имела сильную положительную корреляцию с морфологическими аномалиями клеток (0.71). График наблюдений в пространстве главных компонент визуализировал полученный результат (рис. 5).

Незараженные и зараженные гемогрегаринами черепахи по совокупности изученных показателей разошлись как по первой,

так и по второй главным компонентам. Зараженные особи сгруппировались в первом и четвертом квадрантах, т.е. имели положительные значения по первой главной компоненте. Незараженные занимали второй, третий и четвертый квадранты и имели как отрицательные, так и положительные значения по первой главной компоненте, объединяясь в области переменных «площадь ядра» и «площадь клетки». По второй главной компоненте незараженные черепахи группировались относительно близко друг к другу в области переменных «морфологические аномалии клеток и их ядер». Пораженные эритроциты по совокупности изученных показателей располагались ближе друг к другу по сравнению со здоровыми клетками и заметно разошлись по второй главной компоненте, которая, как уже отмечалось, дает объяснение более чем вдвое меньшей дисперсии (27.89 %) по сравнению с первой главной компонентой.

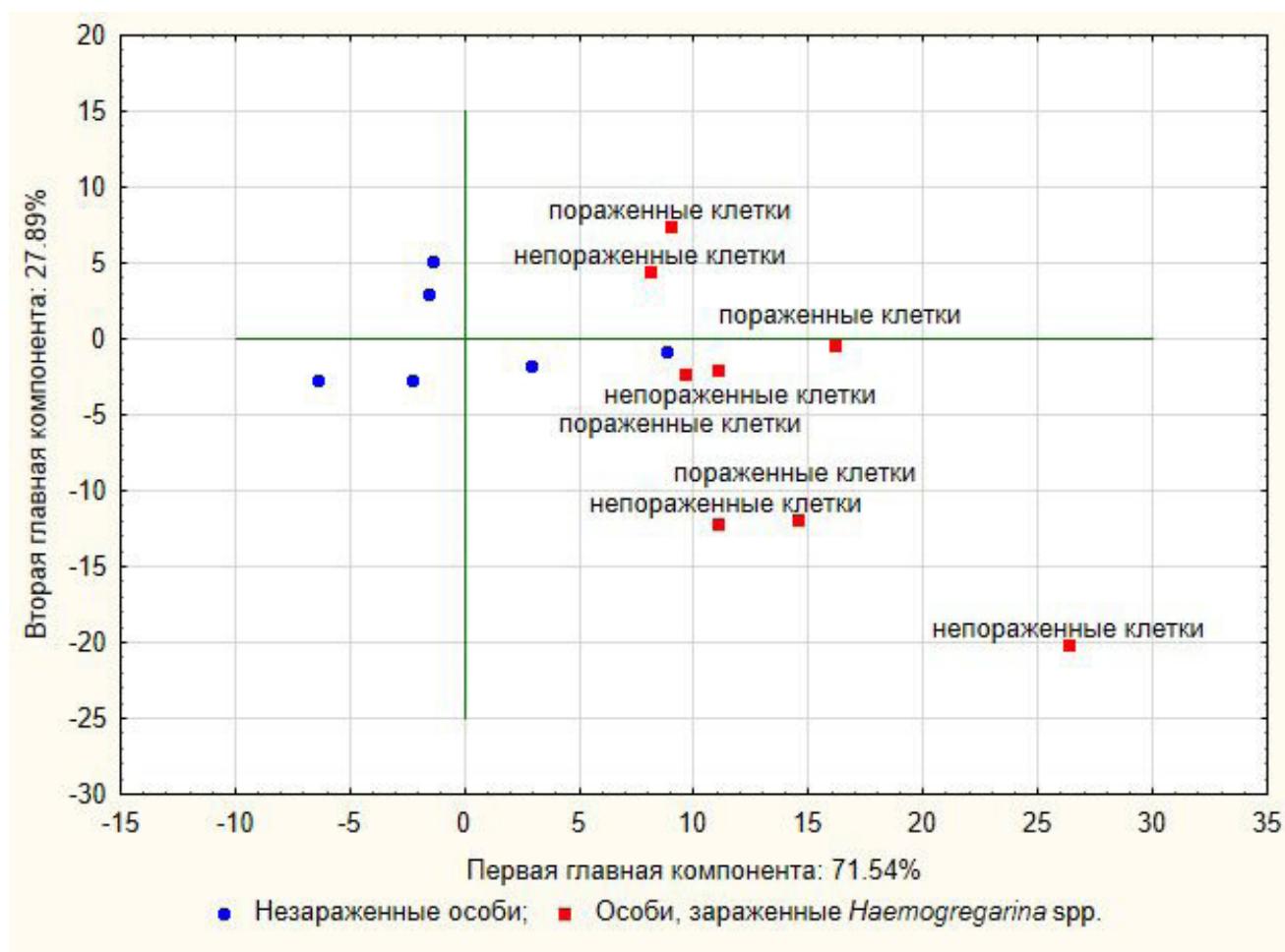


Рис. 5. График рассеивания данных об эритроцитах *T. g. nikolskii* в пространстве двух главных компонент
Fig. 5. A graph of the scattering of erythrocyte data *T. g. nikolskii* in the space of the first two main components

Обсуждение

Известно, что микроядерные образования в эритроидных клетках существуют практически у всех видов рептилий, в т.ч. и не являющихся носителями простейших (Крюков, 2023), что подтверждается полученными данными об отсутствии значимых различий по частоте встречаемости микроядер у незараженных и зараженных гемопаразитом черепах. Ядерно-цитоплазматическое отношение – объективный показатель оценки прижизненного состояния клетки и важная морфологическая характеристика, позволяющая получить определенное представление об уровне метаболизма и компенсаторных реакциях клеток крови. У незараженных самок и самцов средиземноморской черепахи этот показатель был сопоставимым. Хорошо известно, что ядро несет наследственный материал, его размер и форма являются отражением состояния клетки и позволяют судить об особенностях протекания формообразовательных и регуляторных процессов в клетке как во времени, так и в

пространстве. Эта функция осуществляется посредством ядерно-цитоплазматических взаимодействий: из ядра в цитоплазму поступают различные РНК, а из цитоплазмы в ядро – регуляторные молекулы (индукторы и супрессоры) (Ченцов, 2004). При этом количество ДНК в ядре не является фактором, определяющим его размеры и форму, но на ядерную морфологию могут влиять структура и модификация хроматина (Арешидзе, 2022), в частности, приобретение ядрами неправильной формы рассматривается как показатель высокой интенсивности метаболизма (Singla et al., 2013).

У незараженных особей размерные показатели ядер и ядерных структур эритроцитов определяются функциональным состоянием клетки за счет повышенного клеточного метаболизма (Струков, Серов, 2020), более высокое ядерно-цитоплазматическое отношение свидетельствует об активации клеток гемопоэтического ростка в красном костном мозге (Донкова, Рубай, 2017). Анализ полученных данных показал, что внедрение и

жизнедеятельность внутриэритроцитарных гемопаразитов в здоровые клетки с высоким уровнем метаболизма и синтетической активностью ядер приводит к уменьшению площади ядра и снижению процессов метаболизма, о чем свидетельствует уменьшение их ядерно-цитоплазматического отношения. Аномальные по форме и размерам эритроциты не способны полноценно выполнять основную функцию переноса кислорода (Song et al., 2021), что впоследствии может привести к развитию анемии и воспалительных заболеваний в организме черепах, инфицированных *Haemogregarina* spp.

Заключение

Выявлены межполовые различия кариометрических показателей эритроцитов здоровых средиземноморских черепах, проявляющиеся у самок увеличением длины малой оси ядра и более низким значением индекса удлинения ядра по сравнению с самцами. Установлено уменьшение малой оси ядер, площади ядер и снижение ядерно-цитоплазматического отношения пораженных эритроцитов по сравнению с неза-

раженными клетками инфицированных самок средиземноморских черепах. Выявлена корреляционная связь ($\rho = 0.38, p < 0.001$; $\rho = 0.51, p < 0.001$) и зависимость возрастания морфологических изменений ядер ($R^2 = 0.20, r = 0.45, p < 0.001$) при увеличение ядерно-цитоплазматического отношения в эритроцитах, свидетельствующая о возрастании числа аномалий при нарушении регуляции формообразовательных процессов в клетке.

Следует обратить внимание на высокую долю морфологических и ядерных аномалий в эритроцитах незараженных особей, что требует дальнейшего изучения для выявления факторов, вызывающих морфологические и цитогенетические патологии клеток организма подвида средиземноморской черепахи, который находится в России под угрозой исчезновения (Туниев, Островских, 2017; Туниев, 2021). Кроме Краснодарского края Российской Федерации, подвид *T. g. nikolskii* сохранился только в Республике Абхазия (Пестов и др., 2009), где еще сравнительно недавно (Туниев, Туниев, 2006) считался исчезнувшим.

Библиография

- Арешидзе Д. А. Механизмы поддержания и изменений формы и размеров клеточного ядра // Морфологические ведомости. 2022. Т. 30, вып. 3. С. 73–80. DOI: 10.20340/mv-mn.2022.30(3).670
- Бейер Т. В., Сидоренко Н. В. Цитохимическое исследование гемогрегарин из рептилий Армении. II. Сдвиги в содержании гемоглобина и общих белков в эритроцитах скальных ящериц, зараженных гемогрегаринами // Паразитология. 1972. Т. VI, № 4. С. 385–390.
- Донкова Н. В., Рубай А. А. Цитологические и морфометрические особенности клеток крови тритона до и после тотальной резекции конечностей // Вестник КрасГАУ. 2017. № 6. С. 57–64.
- Крюков В. И. Анализ микроядер и ядерных аномалий в эритроцитах рыб, амфибий, рептилий и птиц: критерии выявления и типирования . Красноярск: Научно-инновационный центр, 2023. 94 с. DOI: 10.12731/978-5-907608-05-4
- Пестов М. В., Маландзия В. И., Мильто К. Д., Дбар Р. С., Пестов Г. М. Средиземноморская черепаха Никольского (*Testudo graeca nikolskii*) в Абхазии // Современная герпетология. 2009. Т. 9, вып. 1/2. С. 41–51.
- Романова Е. Б., Бакиев А. Г., Горелов Р. А. Адаптивные реакции крови средиземноморской черепахи Никольского *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 (Testudinidae, Reptilia) // Современная герпетология. 2024. Т. 24, вып. 3/4. С. 163–170. DOI: 10.18500/1814-6090-2024-24-3-4-1-1
- Струков А. Л., Серов. В. В. Патологическая анатомия . М.: Литера, 2020. 880 с.
- Туниев Б. С. Средиземноморская черепаха Никольского *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 // Красная книга Российской Федерации. Том «Животные». М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. С. 429–430.
- Туниев Б. С., Островских С. В. Черепаха Никольского (средиземноморская черепаха) *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 // Красная книга Краснодарского края. Животные. Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. С. 486–487.
- Туниев Б. С., Туниев С. Б. Герпетофауна Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж, 2006. С. 195–204.
- Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию . М.: ИКЦ «Академкнига», 2004. 495 с.
- Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukes J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M.,

- Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnov A., Spiegel F. W. The revised classification of eukaryotes // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2012. Vol. 59. P. 429–514.
- Desser S. S. The Haemogregarinidae and Lankesterellidae // *Parasitic Protozoa*. 2nd Edn. Vol. 4. (ed. J. P. Kreier). New York: Academic Press, 1993. P. 247–272.
- Dvořáková N., Kvičerová J., Papoušek I., Javanbakht H., Ghoulem T. G., Kami H., Siroky P. Haemogregarines from western Palaearctic freshwater turtles (genera *Emys*, *Mauremys*) are conspecific with *Haemogregarina stepanowi* Danilewsky, 1885 // *Parasitology*. 2014. Vol. 141, Issue 4. P. 522–530. DOI: 10.1017/S0031182013001820
- Hawkey C. M., Dennet T. B. A colour atlas of comparative veterinary haematology. London, UK: Wolfe Publishing, 1989. 192 p.
- Siddall M. E., Desser S. S. Prevalence and intensity of *Haemogregarina balli* (Apicomplexa: Adeleina: Haemogregarinidae) in three turtle species from Ontario, with observations on intraerythrocytic development // *Canadian Journal of Zoology*. 1992. Vol. 70. P. 123–128.
- Singla A., Griggs N. W., Kwan R. et al. Lamin aggregation is an early sensor of porphyria-induced liver injury // *J. Cell Sci.* 2013. Vol. 126. P. 3105–3112. DOI: 10.1242/jcs.123026
- Song W., Huang P., Wang J. Red Blood Cell Classification Based on Attention Residual Feature Pyramid Network // *Front Med (Lausanne)*. 2021. Vol. 8. P. 741407. DOI: 10.3389/fmed.2021.741407
- Telford Jr. S. R. Hemoparasites of the Reptilia: Color Atlas and Text. New York: CRC Press, 2008. 376 p.

CYTOMETRIC PARAMETERS AND MORPHOLOGICAL ANOMALIES OF ERYTHROCYTES OF THE MEDITERRANEAN NIKOLSKY TURTLE *TESTUDO GRAECA NIKOLSKII CKHIKVADZE ET TUNIYEV, 1986 (TESTUDINIDAE, REPTILIA)* WHEN INFECTED WITH HAEMOGREGARINA

ROMANOVA
Elena Borisovna

DSc, Lobachevsky National Research Nizhny Novgorod State University,
23 Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603950, Russia,
romanova@ibbm.unn.ru

NECHUPEY
Ekaterina Yuryevna

Lobachevsky National Research Nizhny Novgorod State University, 23
Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603950, Russia,
ekaterinanechupei@yandex.ru

GORELOV
Roman Andreyevich

PhD, I. I. Sprygin Zhiguli State Natural Biosphere Reserve, 1 Zhigulevskaya
St., Bakhilova Polyana, Samara region, 445362, Russia,
gorelov.roman@mail.ru

BAKIEV
Andrey Gennadyevich

PhD, Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
10 Komzina St, Togliatti 445003, Russia, herpetology@list.ru

Key words:

Testudo graeca nikolskii
Haemogregarina
erythrocyte morphology

Summary: We analyzed cytometric, karyometric parameters and morphological anomalies of erythrocytes of the *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 when infected with parasites of the genus Haemogregarina spp. Morphological parameters of erythrocytes of uninfected females and males were comparable. Intersexual differences affected the linear dimensions of the erythrocyte nuclei. The minor axis of the nucleus is larger in females and the elongation index of the nucleus is smaller compared to males. The erythrocytes infected by hemoparasites had a smaller nuclear area, a shorter minor axis, and a lower nuclear-cytoplasmic ratio compared to uninfected erythrocytes. The proportion of micronuclei in uninfected and infected individuals was the same, the proportion of morphological anomalies of cells and their nuclei was higher in the erythrocytes of uninfected individuals. A correlation and dependence of the increase in morphological anomalies of the nuclei with an increase of nuclear-cytoplasmic ratio in erythrocytes was established. This indicates the increase in the proportion of anomalies when the regulation of formative processes in the cell is disrupted. The obtained results evidence the influence of parasitic stages of intracellular parasites on the size parameters of erythrocytes and the intensity of cellular metabolism. The relatively high level of morphological and cytogenetic pathologies in blood cells illustrates the adverse impact of a complex of environmental factors on the body of turtles of the endangered subspecies *T. g. nikolskii*.

Received on: 31 May 2025

Published on: 25 September 2025

References

- Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukes J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawłowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnov A., Spiegel F. W. The revised classification of eukaryotes, J. Eukaryot. Microbiol. 2012. Vol. 59. P.

429–514.

- Areshidze D. A. Mechanisms for maintaining and changing the shape and size of the cell nucleus, *Morfologicheskie vedomosti*. 2022. T. 30, vyp. 3. P. 73–80. DOI: 10.20340/mv-mn.2022.30(3).670
- Beyer T. V. Sidorenko N. V. II. Cytochemical studies on the haemogregarina of armenian reptiles II. Shifts in haemoglobin and total protein contents in the haemogregarina-infected erythrocytes of rock-lizards, *Parazitologiya*. 1972. T. VI, No. 4. P. 385–390.
- Chencov Yu. S. Introduction to Cell Biology. M.: IKC «Akademkniga», 2004. 495 p.
- Desser S. S. The Haemogregarinidae and Lankesterellidae, Parasitic Protozoa. 2nd Edn. Vol. 4. (ed. J. P. Kreier). New York: Academic Press, 1993. P. 247–272.
- Donkova N. V. Rubay A. A. Cytological and morphometric peculiarities of blood cells of triton before and after the total resection of limbs, *Vestnik KrasGAU*. 2017. No. 6. P. 57–64.
- Dvořáková N., Kvičerová J., Papoušek I., Javanbakht H., Ghoulem T. G., Kami H., Siroky P. Haemogregarines from western Palaearctic freshwater turtles (genera *Emys*, *Mauremys*) are conspecific with *Haemogregarina stepanowi* Danilewsky, 1885, *Parasitology*. 2014. Vol. 141, Issue 4. P. 522–530. DOI: 10.1017/S0031182013001820
- Hawkey C. M., Dennet T. B. A colour atlas of comparative veterinary haematology. London, UK: Wolfe Publishing, 1989. 192 p.
- Kryukov V. I. Analysis of micronuclei and nuclear anomalies in erythrocytes of fish, amphibians, reptiles and birds: criteria for detection and typing. Krasnoyarsk: Nauchno-innovacionnyy centr, 2023. 94 p. DOI: 10.12731/978-5-907608-05-4
- Pestov M. V. Malandziya V. I. Mil'to K. D. Dbar R. S. Pestov G. M. Mediterranean tortoise (*Testudo graeca nikolskii*) in Abkhazia, Sovremennaya gerpetologiya. 2009. T. 9, vyp. 1/2. P. 41–51.
- Romanova E. B. Bakiev A. G. Gorelov R. A. Adaptive blood reactions of *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 (Testudinidae, Reptilia), Sovremennaya gerpetologiya. 2024. T. 24, vyp. 3/4. P. 163–170. DOI: 10.18500/1814-6090-2024-24-3-4-1-1
- Siddall M. E., Desser S. S. Prevalence and intensity of *Haemogregarina balli* (Apicomplexa: Adeleina: Haemogregarinidae) in three turtle species from Ontario, with observations on intraerythrocytic development, *Canadian Journal of Zoology*. 1992. Vol. 70. P. 123–128.
- Singla A., Griggs N. W., Kwan R. et al. Lamin aggregation is an early sensor of porphyria-induced liver injury, *J. Cell Sci.* 2013. Vol. 126. P. 3105–3112. DOI: 10.1242/jcs.123026
- Song W., Huang P., Wang J. Red Blood Cell Classification Based on Attention Residual Feature Pyramid Network, *Front Med (Lausanne)*. 2021. Vol. 8. P. 741407. DOI: 10.3389/fmed.2021.741407
- Strukov A. L. Pathological anatomy. M.: Litera, 2020. 880 p.
- Telford Jr. S. R. Hemoparasites of the Reptilia: Color Atlas and Text. New York: CRC Press, 2008. 376 p.
- Tuniev B. S. Ostrovskih S. V. Nikolsky's tortoise (mediterranean tortoise) *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986, Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya. Zhivotnye. Krasnodar: Adm. Krasnodar. kraya, 2017. P. 486–487.
- Tuniev B. S. Tuniev S. B. Herpetofauna of Sochi National Park // Inventory of the main taxonomic groups and communities, zoological research of Sochi National Park – the first results of the first national park in Russia M.: Prestizh, 2006. P. 195–204.
- Tuniev B. S. Nikolsky's Mediterranean tortoise *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986, Krasnaya kniga Rossiyskoy Federacii. Tom «Zhivotnye». M.: FGBU «VNII Ekologiya», 2021. P. 429–430.

ОЦЕНКА ВОДНЫХ БИОРЕСУРСОВ ПРИ НЕДОСТАТКЕ ДАННЫХ В СРЕДЕ R

**БАКАНЕВ
Сергей Викторович**

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

Получена: 07 сентября 2025 года

Подписана к печати: 25 сентября 2025 года

Введение

Ко Дню знаний открылся доступ к коллекции практических занятий курса «Оценка водных биоресурсов при недостатке данных в среде R (для начинающих)», разработанного ведущим научным сотрудником Полярного филиала ГНЦ РФ «Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии» (ВНИРО) С. В. Баканевым (Баканев, 2025). Ресурс представляет собой практико-ориентированный учебный курс по оценке запасов и анализу промыслового-биологических данных в условиях ограниченной информации (data-limited). Материал организован в виде самостоятельных модулей с пошаговыми скриптами на R, подробными комментариями, диагностикой и визуализациями, что обеспечивает воспроизводимость анализов и осторожную интерпретацию результатов. Курс нацелен на начинающих ихтиологов, гидробиологов и специалистов по управлению рыболовством, нуждающихся в рабочих процедурах при неполноте данных, а также на исследователей, осваивающих современный стек R для задач от разведочного анализа и картографии до пространственно-временного моделирования и имитационных экспериментов управления.

Содержательно курс охватывает полный цикл работы с данными: загрузку, очистку, описательную статистику, выявление выбросов и проверку здравого смысла; изучение размерно-возрастной структуры (гистограммы и плотности, кластеризация, смеси нормалей, метод Бхаттачарии, модели роста фон Берталанфи, оценка огив зрелости и параметров селективности). Рассматриваются элементы машинного обучения и ней-

росетевых подходов для задач регрессии и классификации, а также пространственное моделирование с акцентом на прикладную картографию в R: от точечных и тепловых карт до картограмм промыслового усилия и карт локальной автокорреляции. Отдельный блок посвящен оценке индексов обилия и плотности с применением sdmTMB и подхода SPDE, включая учет нулей, распределение Твиди, построение сеток (mesh) и получение индексов с доверительными интервалами. Для продукционных оценок представлены инструменты SPiCT (включая диагностику, Kobe-диаграммы и сценарии управления) и JABBA (байесовская оценка с MCMC, проверка сходимости, ретроспектива, MASE). Освещены процедуры прогнозирования пополнения на основе отбора предикторов и ансамблевых методов с временной перекрестной валидацией, стандартизация CPUE с использованием GLM/GAM/GAMM и диагностика остатков, а также моделирование распределения видов (SDM) с подготовкой предикторов и ансамблированием (biomod2) с оценкой неопределенности и переносимости. Для строго data-limited сценариев включены DLM-методы (Catch-MSY, инструменты DLMtool) с оценками ориентиров управления и элементами MSE; дополнительно рассматриваются модели источника Лесли / Делури, робастные смеси для задач распознавания морфотипов, а также вопросы ресэмплинга и визуализации растровых данных.

Методический аппарат курса опирается на широкий спектр пакетов R (tidyverse, ggplot2, sf, spdep, sdmTMB, INLA, SPiCT, JABBA, biomod2, DLMtool, mgcv/gamm4, terra, marmap, rnaturalearth и др.) и сочета-

ет встроенные примеры с инструкциями по подготовке собственных данных. Особое внимание уделяется проверке допущений, явному представлению неопределенности и управлению рисками, что делает ресурс актуальным для практики принятия решений (включая оценку ориентиров, формирование ОДУ и тестирование правил управления). Благодаря пошаговой структуре, ак-

центу на воспроизводимости и реалистичному фокусу на неполноте данных курс может служить как вводным учебным материалом, так и справочником по современным методам оценки водных биоресурсов в R. Ресурс регулярно обновляется и пополняется примерами; доступ осуществляется свободно по указанному адресу.

Баканев С. В.



**Оценка водных биоресурсов
при недостатке данных в среде R
(курс практических занятий)**

<https://mombus.github.io/cRab/>

2025

Библиография

Баканев С. В. Оценка водных биоресурсов при недостатке данных в среде R (для начинающих): Курс лекций и практических занятий. 2025. URL: <https://mombus.github.io/cRab>.

ASSESSMENT OF AQUATIC BIOLOGICAL RESOURCES WITH A LACK OF DATA IN THE R ENVIRONMENT

BAKANEV
Sergey Viktorovich

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

Received on: 07 September 2025

Published on: 25 September 2025

References

Bakanev P. V. Ocenka vodnyh bioresursov pri nedostatke dannyh v srede R (dlya nachinayuschih): Kurs lekciy i prakticheskikh zanyatiy. 2025. URL: <https://mombus.github.io/cRab>.

УДК 591.522

МЕСТООБИТАНИЕ ГРЕБЕНЧАТОГО ТРИТОНА (*TRITURUS CRISTATUS*) НА СЕВЕРЕ КАРЕЛИИ

ПОНОМАРЕВА

Анна Вениаминовна

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск,
пр. Ленина, 33, nastorozennpoeho@mail.ru

Ключевые слова:

гребенчатый тритон
местообитание
вырубка
Карелия
биотоп

Аннотация: Описанию биотопов, которые заселяют гребенчатые тритоны, уделено не так много работ. В основном работы посвящаются описанию нерестилищ. Но на северной границе вида в Карелии, недалеко от поселка Малая Гомельга, было обнаружено скопление гребенчатых тритонов, нерест которых закончился тремя неделями ранее. Данное место представляет собой вырубку с сетью канав и ручьем, где ранее был зафиксирован нерест гребенчатых тритонов. С зафиксированного места нереста особи по сети канав мигрируют на север по течению, предпочитая заселять биотопы, которые претерпели антропогенное воздействие.

Получена: 25 июня 2025 года

Описанию биотопов гребенчатого тритона на севере Карелии посвящено не так много трудов. Северная граница доходит до села Сопоха ($62^{\circ}20'$ с. ш.) Кондопожского района, где численность составляет около 0.5 экз. на 1 м^2 зеркала водоема (Ивантер, Коросов, 2002). Амфибия предпочитает небольшие лесные озера, осоковые болотца и канавы с глубокими лужами, образовавшиеся на месте вырубок.

Одно из таких местообитаний обнаружено нами в мае 2025 г. недалеко от поселка Малая Гомельга (Кондопожский район, Республика Карелия, $62^{\circ}03'$ с. ш.). Здесь на месте бывшего луга образовались несколько водоемов и канав, прилегающих к трассе; ручей соединяет их в единую сеть. Около пяти лет назад сеть канав образовала небольшой разлив, густо заросший по берегам. В этом месте проходил нерест гребенчатых и обыкновенных тритонов, мигрировавших к нему через трассу. Позднее здесь поселился канадский бобр, что отразилось на месте нереста тритонов. Плотина стала разделять разлив на два небольших водоема, из которых самый близкий к трассе пересох, превратившись в скопление луж. Сам ручей был

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 26 сентября 2025 года

завален повалом. Теперь данная вырубка представляет сеть заваленных бревнами канав, поросших гигрофитами, и небольшого ручья. Вдоль него располагаются небольшие осоковые болотца, связанные с канавами, глубина которых не превышает метра. Их окружает молодой лиственный лес, который на холмах по бокам вырубки сменяется смешанным сосняком. После появления плотины частота встречаемости тритонов снизилась (рис. 1).

Вниз по течению ручья 30 мая 2025 г. было обнаружено скопление из 20 особей гребенчатого тритона (5 самцов и 15 самок), которые расположились на илистом дне, в центре слабого течения (рис. 2). Тремя днями ранее в прилегающих лужах были зафиксированы недавно вылупившиеся личинки тритонов, следовательно, нерест давно был окончен. Земноводные были найдены утром, когда температура воздуха не превышала 9°C , шел дождь. Предположительно тритоны были после ночной охоты, а низкие температуры способствовали концентрации особей в одном месте. Гребенчатый тритон является одним из самых стойких к низким температурам европейских видов



Рис. 1. Вырубка, где были обнаружены тритоны (место локализации особей отмечено красным). Космический снимок 2024 г. с сайта Google Earth Pro

Fig. 1. The area where the newts were found (the location of the newts is marked in red). The satellite image 2024 from Google Earth Pro website

амфибий, сохраняя активность при температуре, равной нулю, поэтому подобные скопления характерны только для зимовок на суше. В более южных регионах тритоны способны зимовать в воде, но по отношению к гребенчатому тритону такого выявлено не было (Фокина, Соболев, 2019; Ширяев, Терентьев, 2024). Минуя плотину, вверх по течению, было обнаружено скопление особей обыкновенного тритона (6 самок и 2 самца). Группа особей тоже располагалась в центре течения, слегка зарывшись в ил. Над местами скопления амфибий в обеих точках был завал из бревен, поэтому, возможно,

данное место является дневным убежищем. Позднее особи обоих видов были зафиксированы вдоль ручья. Они были активны как днем, перемещаясь по течению, так и в сумерках, выходя на сушу в поисках пищи. Из этого можно заключить, что данное место, подвергшееся антропогенному воздействию, осталось не только нерестилищем для двух видов тритонов, но стало также основным местом их локализации, из которого они постепенно перемещаются вдоль ручья на север, заселяя места с более быстрым течением и древесными завалами.



Рис. 2. Обнаруженное скопление гребенчатых тритонов
Fig. 2. A cluster of combed newts was found

Библиография

- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Земноводные и пресмыкающиеся . 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2002. 160 с.
- Фокина Н. Н., Соболев Н. А. Сезонные миграции гребенчатых и обыкновенных тритонов в Рыбновском районе // Современное состояние, проблемы и перспективы исследований в биологии, географии и экологии: Материалы Национальной научно-практической конференции с международным участием, посвященной 85-летию естественно-географического факультета РГУ имени С. А. Есенина и 90-летию со дня рождения профессора Леопольда Васильевича Викторова, 3–5 октября 2019 года. Рязань: Изд-во Рязанского гос. ун-та, 2019. С. 66–69.
- Ширяев К. А., Терентьев Р. А. Материалы к распространению гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Caudata, Salamandridae) в Тульской области // Современная герпетология. 2024. Т. 24, вып. 3/4. С. 184–199.

УДК 502.15

О СТРОИТЕЛЬСТВЕ МУСОРОПЕРЕРАБАТЫВАЮЩЕГО ЗАВОДА (КПО «РАХЬЯ») НА ПОБЕРЕЖЬЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

ТКАЧЕВ
Александр Николаевич

ООО «Arsenal-Kommerc», Ярославль, alecka@yandex.ru

Получена: 05 сентября 2025 года

Подписана к печати: 25 сентября 2025 года

Уважаемые товарищи! Пишут вам экологические активисты Ленинградской области. В настоящее время в Ленинградской области возможна экологическая катастрофа. Мы ознакомились со статьями известного эколога и исследователя Павла Алексеевича Пашкова и теперь уже не удивляемся так называемой законности проводимых действий. Для извлечения сверхприбыли чиновники готовы угодить бизнесу, уничтожая природу. Они готовы уничтожить систему заповедников, которая начала складываться еще при Российской империи. Они готовы выдавать лицензии на отстрел все большего количества диких животных. И так далее. Складывается стойкое ощущение, что девиз бизнеса и чиновников – «После нас хоть потоп». Экологические проблемы превращаются в угрозу национальной безопасности. И вот чиновники Ленинградской области решили построить мусорный полигон – КПО «Рахья» на расстоянии 2.7 километра от Ладожского озера. Предысторию этого можно прочитать в статье Павла Алексеевича Пашкова «Мусорный полигон "Рахья" угрожает Ладожскому озеру: когда ложь начинается с первого слова» (Пашков, 2025). Сейчас же суть заключается в том, что есть две экспертизы – Общественная экологическая экспертиза (ОЭЭ), которую заказывали экологические активисты, и Государственная экологическая экспертиза (ГЭЭ). Вывод из ОЭЭ: предоставленных сведений недостаточно для полного и всестороннего анализа воздействия на окружающую среду, однако те сведения, которые имеются, позволяют сделать вывод,

что Проект в представленном виде является нереализуемым, имеющим существенные недоделки и недооцененные опасности для экологии региона размещения.

Однако вывод Государственной экологической экспертизы противоположен (РЭО, 2025). Законодательство соблюдено. Можно строить. Обращение в Следственный комитет и другие инстанции дали один результат – законность соблюдена, можно строить (Ответ..., 2025). Как говорится, было гладко на бумаге, да забыли про овраги. Общественные слушания проходили формально. Народ в основном не знает об этой проблеме. Эта проблема может стать не проблемой Ленинградской области, а всей России, т. к. вода – стратегический ресурс. Проект предусматривает складирование мусора высотой до 37 метров. Расстояние от Ладоги по прямой – 2.7 километра. Рядом находится болото Соколье. Территория подтопливаемая. Близки грунтовые воды. Скорее всего, власти выбрали это место как удаленное от больших городов, малонаселенное, а есть участки и с девственной, нетронутой природой. Ладога – озеро пресной воды, стратегический запас страны. Жемчужина Севера России. Из Ладожского озера вытекает Нева – источник питьевой воды для Санкт-Петербурга. Даже эти данные позволяют говорить о потенциальной опасности КПО «Рахья». Даже при условии полной экологической безопасности, что сомнительно, возможны аварии. Куда потечет фильтрат при аварии? Мы не против переработки и, при необходимости, захоронения мусора. Мусора много, и его надо

перерабатывать. Но не на берегу озер и рек, т. к. вода – это жизнь. Это прописные истины. Что оставим будущим поколениям? Мы не против мусорных полигонов как таковых, но необходимо соблюсти экологическую безопасность. А также искать и внедрять новые технологии переработки мусора.

В настоящее время экологические активисты готовятся к оспариванию выводов

ГЭЭ в судах. Если суды будут проиграны, то, к сожалению, КПО «Рахья» будет построен фактически на берегу Ладожского озера. Результаты функционирования КПО «Рахья» непредсказуемы.

Пусть хоть ученые, прочитав эту статью, проанализировав ситуацию, озвучат свое мнение.

Библиография

Ответ из СК РФ: [Скан](#). 2025. С. 1.

РЭО: комплекс «Рахья» мощностью в 300 тысяч тонн прошел государственную экологическую экспертизу // 360RU. 20 мая 2025. URL: <https://360.ru/news/ekologiya/reo-kompleks-rahja-moschnostju-v-300-tysjach-tonn-proshel-gosudarstvennuju-ekologicheskiju-eksperтиzu/> (дата обращения: 12.07.2025).

Пашков П. Мусорный полигон «Рахья» угрожает Ладожскому озеру: когда ложь начинается с первого слова. URL: <https://pavel-pashkov.com/articles/ru/rakhya> (дата обращения: 12.07.2025).