



2018

Выпуск/Issue 84 (87)

**ТРУДЫ ИНСТИТУТА
БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

**TRANSACTIONS OF PAPANIN INSTITUTE
FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 84(87)

2018

ИЮЛЬ–СЕНТЯБРЬ

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2018

**THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION
THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**



**PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**



TRANSACTIONS OF IBIW RAS

ISSUE 84(87)

2018

JULY–SEPTEMBER

The Journal is published quarterly

Borok

2018

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН / [отв. ред. В. В. Крылов]. – Борок: Институт биологии внутренних вод – 2018. – Вып. 84(87). – 129 с.

В. В. Крылов, Ю. Г. Изюмов, М. Г. Таликина, Ю. В. Чеботарева, Г. А. Папченко, Н. И. Комова, А.В. Комова, Р. А. Запруднова, А. А. Батракова, С. И. Сиделев, А. А. Батракова, А. Н. Камишин, О. Д. Зотов, Б. И. Клайн, Т. А. Subbotkina, M. F. Subbotkin, Vo Thi Ha

В выпуске представлены статьи, описывающие результаты изучения реакций гидробионтов на действие различных факторов окружающей среды. Значительная часть работ посвящена исследованию влияния магнитных полей на водные организмы. Представлен исчерпывающий обзор биологических эффектов геомагнитной активности, а также анализ данных о воздействии полей, создаваемых линиями электропередачи, на растительные объекты. Описаны результаты исследования биологических эффектов электромагнитных полей, гипомангнетных условий и векторного потенциала магнитного поля. Приведены данные о содержании лизоцима в органах карповых рыб из разных климатических зон. Описаны результаты экспериментальной проверки влияния селективной гибели сеголетков плотвы на долю рыб с аномалиями скелета в популяциях. Обсуждается, также, вероятность связи плодовитости с массой глоточных зубов у плотвы. На основе многолетних данных проведен анализ ионных показателей у леща из Волжских водохранилищ. Обобщены результаты многолетних исследований влияния инсектицида имидаклоприда на дафний.

Книга рассчитана на гидробиологов, экологов и биофизиков, а также студентов биологических и экологических факультетов высших учебных заведений.

Ответственный редактор тома
кандидат биологических наук **В. В. Крылов**
Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

Рецензенты:

*А. В. Крылов, д.б.н. (ИБВВ РАН)
Г. В. Шурганова, д.б.н. (ННГУ)
Е. А. Курашов, д.б.н. (ИНОЗ РАН)*

*В. Т. Комов, д.б.н. (ИБВВ РАН)
Л. А. Лысенко, к.б.н. (ИБ КарНЦ РАН)
Н. П. Канцеров, к.б.н. (ИБ КарНЦ РАН)*

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
В. К. Голованов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НАНБ, НПЦ НАН по биоресурсам Минск, Беларусь*

*Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН.
Исследования проведены при финансовой поддержке государства в лице Минобрнауки России.*

Издание осуществлено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-20043-Г.

*Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS / [Editor in Chief V. V. Krylov]. – Borok: Institute for Biology of Inland Waters. – 2018. – Issue 84(87). – 129 p.

V. V. Krylov, Yu. G. Izyumov, M. G. Talikina, T. A. Subbotkina, M. F. Subbotkin, Vo Thi Ha, Yu. V. Chebotareva, G. A. Papchenkova, N. I. Komova, A. V. Komova, R. A. Zaprudnova, A. A. Batrakova, S. I. Sidelev, A. A. Batrakova, A. N. Kamshilin, O. D. Zotov, B. I. Klain

This issue includes articles describing the reactions of hydrobionts to the impact of various environmental factors. A number of papers are devoted to the study of magnetic fields influence on aquatic organisms. A comprehensive review of the biological effects of geomagnetic activity is given, and an analysis of data on the effects of power lines fields on plant objects is presented. The biological effects of electromagnetic fields, hypomagnetic conditions and the vector potential of a magnetic field are described. The data on the lysozyme content in the organs of carp fish from different climatic zones are presented. The results of experimental verification of the effect of the selective death in roach underyearlings on the proportion of fish with skeletal anomalies in populations are described. The probability of the correlation between the fertility and the mass of pharyngeal teeth in roach is discussed. An analysis of ion indicators at breams from the Volga reservoirs based on the long-term data is given. The results of long-term studies on the effect of imidacloprid insecticide on daphnia are summarized.

The book is aimed at hydrobiologists, ecologists and biophysicists as well as the students of biological and ecological faculties.

Editor-in-chief of the volume

Ph.D. *V. V. Krylov*

Coordinating Editor *A. A. Sazhneva*

Reviewers:

A. V. Krylov, Doctor of Biological Sciences
G. V. Shurganov, Doctor of Biological Sciences
E. A. Kurashov, Doctor of Biological Sciences

V. T. Komov, Doctor of Biological Sciences
L. A. Lysenko, Ph. D
N. P. Kantserova, Ph. D

Editorial board of IBIW RAS Transactions:

S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia

V. K. Golovanov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. A. Protasov, Dr. of biol, prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semenchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belarus

Published by the decision of IBIW RAS Academic council.

The research was carried out with the financial support of the state in the person of the Ministry of education and science of the Russian Federation.

The publication was done with the financial support of the RFBR grant № 18-04-20043-G.

*Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
Institute for Biology of Inland Waters, RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

СОДЕРЖАНИЕ

В. В. Крылов

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ: НАБЛЮДЕНИЯ, ЭКСПЕРИМЕНТЫ И ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ 7

Ю. Г. Изюмов, М. Г. Таликина, В. В. Крылов

ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ ЛЭП НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ ОБЪЕКТЫ ... 39

T. A. Subbotkina, M. F. Subbotkin, Vo Thi Ha

COMPARATIVE LYSOZYME ANALYSIS IN CARP FISHES (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) 45

Ю. В. Чеботарева

АНОМАЛИИ ПОЗВОНОЧНИКА И ПОЗВОНКОВЫЕ ФЕНОТИПЫ У СЕГОЛЕТОК И ДВУХЛЕТОК ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L.) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES), РАЗВИВШИХСЯ ИЗ ОДНОЙ ВЫБОРКИ ЭМБРИОНОВ 58

Г. А. Папченкова

ОБОБЩЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ИМИДАКЛОПРИДСОДЕРЖАЩИХ ИНСЕКТИЦИДОВ НА *DAPHNIA MAGNA* 68

Н. И. Комова, А.В. Комова

О ВОЗМОЖНОЙ СВЯЗИ ПЛОДОВИТОСТИ С МАССОЙ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ У ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L., 1758) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) 85

Р. А. Запруднова

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* ПО ИОННЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ 96

А. А. Батракова, С. И. Сиделев, В. В. Крылов

ВЛИЯНИЕ ГИПОМАГНИТНЫХ УСЛОВИЙ НА ГРАВИТРОПИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ СТЕБЛЕЙ ЛЬНА (*LINUM BIENNE*) И ПЛОДОВИТОСТЬ ДАФНИЙ (*DAPHNIA MAGNA*) 117

В. В. Крылов, А. А. Батракова, А. Н. Камишин, О. Д. Зотов, Б. И. Клайн

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ И ВЕКТОРНОГО ПОТЕНЦИАЛА МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ГРАВИТРОПИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ СТЕБЛЕЙ ЛЬНА (*LINUM BIENNE*) И ПЛОДОВИТОСТЬ ДАФНИЙ (*DAPHNIA MAGNA*) 122

CONTENTS

<i>V. V. Krylov</i> BIOLOGICAL EFFECTS OF GEOMAGNETIC ACTIVITY: OBSERVATIONS, EXPERIMENTS AND POSSIBLE MECHANISMS	7
<i>Yu. G. Izyumov, M. G. Talikina, V. V. Krylov</i> EFFECTS OF POWER LINE ELECTROMAGNETIC FIELDS ON PLANTS	39
<i>T. A. Subbotkina, M. F. Subbotkin, Vo Thi Ha</i> COMPARATIVE LYSOZYME ANALYSIS IN CARP FISHES (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)	45
<i>Yu. V. Chebotareva</i> BACKBONE ANOMALIES AND VERTEBRAL PHENOTYPES OF ROACH <i>RUTILUS</i> <i>RUTILUS</i> (L.) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) UNDERYEARLINGS AND YEALINGS RECEIVED FROM SINGLE SAMPLE OF EMBRYOS	58
<i>G. A. Papchenkova</i> GENERALIZED RESULTS OF THE INVESTIGATION OF THE INFLUENCE OF IMIDACLOPRID-BASED INSECTICIDES ON <i>DAPHNIA MAGNA</i>	68
<i>N. I. Komova, A. V. Komova</i> FECUNDITY PROBABLY CORRELATES WITH THE MASS OF PHARYNGEAL TEETH IN ROACH <i>RUTILUS RUTILUS</i> (L., 1758) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)	85
<i>R. A. Zaprudnova</i> ASSESSMENT OF THE STATE OF THE VOLGA POPULATIONS OF THE BREAM <i>ABRAMIS</i> <i>BRAMA</i> USING IONIC INDICATORS	96
<i>A. A. Batrakova, S. I. Sidelev, V. V. Krylov</i> THE INFLUENCE OF HYPOMAGNETIC CONDITIONS ON GRAVITROPIC REACTION IN FLAX STEMS AND FECUNDITY IN <i>DAPHNIA MAGNA</i>	117
<i>V. V. Krylov, A. A. Batrakova, A. N. Kamshilin, O. D. Zotov, B. I. Klain</i> THE INFLUENCE OF ELECTROMAGNETIC FIELDS AND VECTOR POTENTIAL OF MAGNETIC FIELD ON GRAVITROPIC REACTION IN FLAX STEMS AND FECUNDITY IN <i>DAPHNIA MAGNA</i>	122

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ: НАБЛЮДЕНИЯ, ЭКСПЕРИМЕНТЫ И ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

В. В. Крылов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

В обзоре представлены современные данные о биологических эффектах геомагнитной активности. Обсуждаются корреляции между геомагнитными индексами и медико-биологическими показателями. Приведены данные экспериментальных исследований влияния имитации геомагнитных бурь на основе естественных сигналов на биологические объекты. Рассматриваются возможные механизмы влияния геомагнитной активности на организмы. Особое внимание уделено циркадной гипотезе, согласно которой геомагнитная активность воспринимается организмами как нарушение суточной геомагнитной вариации, используемой в качестве экзогенного водителя биологических циркадных ритмов. Рассмотрено возможное участие криптохромов в этих процессах в качестве биологического детектора геомагнитных флуктуаций. Обсуждается роль мелатонина и белка, кодируемого геном CG8198, в возникновении биологических эффектов геомагнитной активности. Рассматриваются перспективы изучения механизмов воздействия геомагнитных бурь на организмы.

Ключевые слова: геомагнитная буря, суточная геомагнитная вариация, мелатонин, криптохром.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10016

ГЕОМАГНИТНАЯ АКТИВНОСТЬ

Геомагнитной активностью называют возмущения геомагнитного поля, вызванные изменением электрических токов в магнитосфере и ионосфере Земли. Основная причина таких изменений – поток возмущенного солнечного ветра, который взаимодействует с геомагнитным полем и привносит дополнительную энергию к существующей токовой системе. Геомагнитные бури и суббури – наиболее интенсивные проявления геомагнитной активности [Akasofu, Chapman, 1972]. Геомагнитные пульсации, регистрируемые в диапазоне до 5 Гц, – более слабое её проявление. В зависимости от происхождения и диапазона регистрируемых частот геомагнитные пульсации делят на девять типов [Jacobs et al., 1964], описание которых выходит за рамки данной работы.

Геомагнитные бури, суббури и пульсации определяют на магнитограммах, регистрируемых геомагнитными обсерваториями. Для оценки и систематизации геомагнитной активности используют различные глобальные и локальные показатели. К глобальным показателям относятся некоторые индексы геомагнитной активности (Dst, Kp, AE и др.) рассчитываемые на основе сигналов, зарегистрированных несколькими геофизическими обсерваториями в различных точках планеты. Локальные же изменения геомагнитной активности описываются, прежде всего, магнитограммами, записанными в конкретном месте и геомагнитными индексами (K, a и др.), рассчитанными на основе этих магнитограмм. Для проведения корректного сравнительного ана-

лиза необходимо привести наиболее часто встречающиеся показатели геомагнитной активности и различия между ними.

Dst (сокр. от disturbance storm time) индекс. Вычисляется на основе измерения горизонтальной компоненты геомагнитного поля вдоль меридиана без вековых и солнечно-суточных вариаций несколькими приэкваториальными низкоширотными станциями [Sugiura, Kamei, 1991]. Dst-индекс указывается как отрицательное значение магнитной индукции поскольку геомагнитная буря отражается в уменьшении горизонтальной компоненты геомагнитного поля на низких широтах.

K и Kp индексы. K-индекс – это локальный показатель геомагнитной активности, привязанный к конкретной станции наблюдения. K-индекс варьирует в диапазоне дискретных значений от 0 до 9 и пропорционален максимальному возмущению горизонтальных компонент геомагнитного поля за вычетом спокойно-суточной вариации на данной станции за трехчасовой интервал мирового времени [Bartels et al., 1939]. Для конвертации возмущения горизонтальных компонентов геомагнитного поля в K-индекс используют специальные таблицы. Kp-индекс – это глобальный показатель геомагнитной активности, который вычисляется как средневзвешенное значение K-индексов, определенных несколькими геомагнитными обсерваториями, расположенных между 60 и 44 градусами северной и южной геомагнитных широт [Bartels, 1949; Takahashi et al., 2001].

а и а_р индексы. Эти индексы являются линейным аналогом К и К_р индексов. а и а_р индексы определяются в нанотеслах и представляют собой среднее локальное и глобальное значение вариации магнитного поля соответственно за трёхчасовой интервал [Berthelier, 1994]. Среднесуточные значения индексов а и а_р записываются как А и А_р.

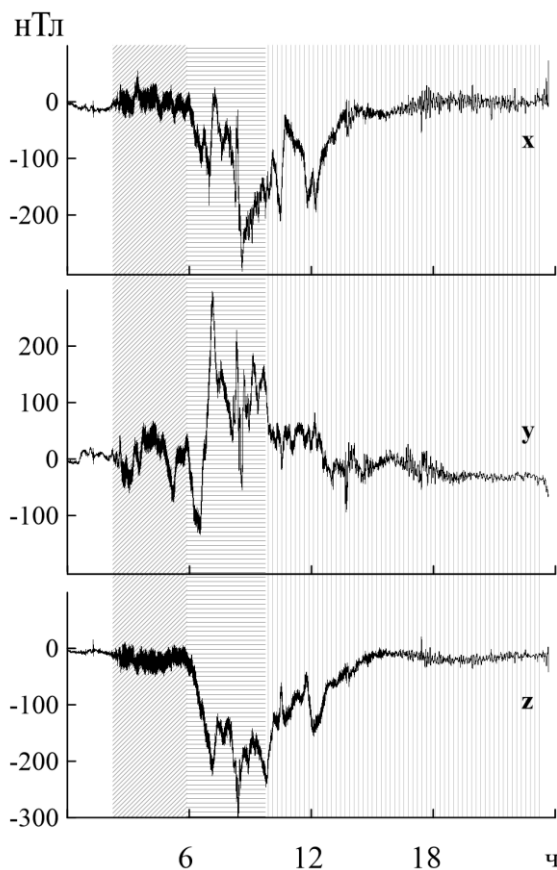


Рис. 1. Сигнал сильной геомагнитной бури в направлении трех компонент геомагнитного поля, зарегистрированный 30–31 октября 2003 г. Область косой штриховки соответствует начальной фазе, горизонтальной штриховки – главной фазе и вертикальной штриховки – фазе восстановления геомагнитной бури.

Fig. 1. The three-component signal of the severe geomagnetic storm recorded on the 30th and 31st of October in 2003. The oblique hatching area corresponds to the initial phase, horizontal hatching – to the main phase, and vertical hatching – to the recovery phase of the geomagnetic storm.

АЕ-индекс (индекс авроральной электроструи). Глобальный индекс геомагнитной активности, вычисляемый на основе данных сети обсерваторий, расположенных в северном полушарии между 60 и 70° геомагнитной ши-

роты, – разность между максимальным положительным (AU) и максимальным отрицательным (AL) отклонением горизонтальной H-компоненты геомагнитного поля от спокойного уровня ($AE = AU - AL$) [Davis, Sugiura, 1966]. Индекс AE приводится в нанотеслах для различных временных интервалов.

Считается, что геомагнитные бури (рис. 1), т.е. регистрируемые повсеместно существенные изменения геомагнитного поля, могут оказывать воздействие на протекание биологических процессов. Существует классификация интенсивности геомагнитных бурь на основе значений описанных выше геомагнитных индексов Loewe и Prolss [1997] (табл. 1). Последовательность флуктуаций, связанных с геомагнитной бурей, геомагнитного поля описывают несколькими фазами. Начальная фаза характеризуется незначительным усилением флуктуаций геомагнитного поля в меридиональном направлении. Главная фаза описывается относительно резкими изменениями напряженности геомагнитного поля. Фаза восстановления представляет собой медленное колебательное возвращение напряженности геомагнитного поля к невозмущенным значениям (рис. 1). Продолжительность геомагнитных бурь колеблется от нескольких часов до нескольких суток [Akasofu, Chapman, 1972].

Таблица 1. Классификация геомагнитных бурь [Loewe, Prolss, 1997]. Представлены максимальные значения геомагнитных индексов и размах значений для Dst-индекса

Table 1. Storm classification [Loewe, Prolss, 1997]. Maximum values of geomagnetic indices and the range of Dst-index are given

Класс бури Storm class	Dst	ap	Kp	AE
слабая weak	-30..-50 нТл	27	4o	542 нТл
умеренная moderate	-50..-100 нТл	48	5o	728 нТл
сильная strong	-100..-200 нТл	111	7-	849 нТл
очень сильная severe	-200..-350 нТл	236	8+	1017 нТл
экстремальная great	< -350 нТл	300	9-	1335 нТл

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ

Наиболее распространенный подход к изучению биологических эффектов геомагнитной активности подразумевает поиск корреля-

ций между геомагнитными индексами и различными параметрами функционирования живых систем. Для выполнения такой работы не-

обходим доступ к медико-биологическим или иным данным, зарегистрированным в течение длительного периода наблюдений. Эти длительные ряды наблюдений сопоставляются с данными о геомагнитной активности, большая часть которых находится в открытом доступе. Относительная простота подобных работ, не требующих проведения отдельных экспериментов, привела к накоплению огромного массива информации. За последние полвека в рецензируемых научных журналах опубликовано несколько сотен сообщений об обнаружении значимых корреляций между биологическими процессами и различными проявлениями геомагнитной активности. С подробным описанием примеров подобных корреляций можно ознакомиться в следующих обзорах: [Zhadin, 2001; Stoupel, 2002; Palmer et al., 2006; Mendoza, de la Pena, 2010; Breus et al., 2016].

Указанный подход может справедливо быть подвергнут критике. Во-первых, приступая к анализу данных, исследователи, занимающиеся поиском корреляций между геомагнитной активностью и биологическими процессами, зачастую имеют на руках как несколько зарегистрированных медико-биологических параметров, так и набор показателей геомагнитной активности, которые отличаются высокой степенью зависимости [Fares Saba et al., 1997]. При этом довольно часто выполняется корреляционный анализ по принципу каждый медико-биологический параметр с каждым из геомагнитных индексов. Такой подход следует рассматривать как множественное сравнение. В подобных ситуациях вероятность обнаружить случайную корреляцию там, где её на самом деле нет, растёт. Это статистическая ошибка первого рода [Benjamini, Hochberg, 1995]. Для установления достоверной связи необходимо вводить более строгий уровень значимости, используя статистические поправки. Однако в некоторых публикациях сообщается о достоверных корреляциях без использования соответствующих статистических поправок [Stoupel et al., 1996; Stoupel, Shimshoni, 1991].

Другим поводом для сомнений является использование в подобных работах глобальных индексов геомагнитной активности [Babayev, Allahverdiyeva, 2007]. Как указывалось ранее, расчёты глобальных индексов производятся на основе магнитограмм, полученных на разных широтах, что позволяет оценить различные процессы в ионосфере и магнитосфере Земли. Так, Dst-индекс несет информацию о планетарных возмущениях во время геомагнитных бурь, т.е. об экстремальных ва-

риациях геомагнитного поля, регистрирующихся по всему земному шару. AE-индекс отражает геомагнитные возмущения в авроральной (полярной) зоне – т.е. геомагнитные суббури. Кр-индекс используют для общей характеристики возмущенности магнитосферы [Петрукович, 2008 (Petrukovich, 2008)]. Из-за этих различий не существует взаимоднозначного соотношения между индексами [Fares Saba et al., 1997]. Например, умеренные геомагнитные бури с Dst в пределах -100 ... -200 нТл можно описать Кр-индексом от 4 до 8 [Yermolaev, Yermolaev, 2006]. Более того, нелокальный характер информации, отражаемой глобальными индексами геомагнитной активности, не позволяет устанавливать точные связи между биологическими показателями и поведением геомагнитного поля в месте их регистрации. Другими словами, высокое значение Кр-индекса не всегда означает, что на широте Москвы, например, происходят значительные геомагнитные возмущения и наоборот. Сомнения вызывают и случаи обнаружения корреляций между медико-биологическими показателями и локальными индексами геомагнитной активности, полученными в отдаленных обсерваториях. Локальные геомагнитные флуктуации могут резко отличаться в разных точках планеты [Akasofu, Chapman, 1972], однако в научной литературе встречаются сообщения о подобных корреляциях. Например, можно найти серию работ, в которых найдены связи между локальными геомагнитными индексами, зарегистрированными в США, и данными медицинской статистики в Израиле [Kuritzky et al., 1987; Stoupel et al., 2006].

Кроме этого, некоторые протоколы исследований физиологической реакции человека на геомагнитную активность предполагают, что испытуемому известно о целях работы. Учитывая тот факт, что предупреждения о геомагнитных бурях транслируются средствами массовой информации, нельзя исключать субъективную составляющую при регистрации медико-биологических показателей в таких исследованиях. В этом случае полученные результаты могут искажаться за счет эффекта ноцебо [Tavel, 2014].

Конечно, вышеприведённая критика не означает, что все корреляции были установлены ошибочно. Однако анализировать и сравнивать результаты исследований, обладающих перечисленными методологическими недочётами, нужно с осторожностью. Помимо статистической значимости, в качестве критериев достоверности для корреляций между геомаг-

нитными индексами и медико-биологическими параметрами можно предложить следующие условия:

1. использование для корреляционного анализа локальных геомагнитных индексов и магнитограмм, зарегистрированных вблизи того места, где были получены медико-биологические данные;
2. длительный период наблюдений;
3. повторяемость эффектов в работах нескольких независимых групп.

Чем большее число вышеперечисленных условий выполняется, тем большего доверия заслуживают обнаруженные связи. Ниже приведены биологические эффекты достоверность которых не вызывает сомнений, поскольку обнаруженные корреляции удовлетворяют всем обозначенным условиям.

Вариабельность сердечного ритма

Вариабельностью сердечного ритма называют изменчивость продолжительности интервалов R-R последовательных циклов сердечных сокращений за определенные промежутки времени [Бокерия и др., 2009 (Bokeriya et al., 2009)]. Оказалось, что сердечный ритм может реагировать на геомагнитную активность. Исследователи из Кольского научного центра Российской академии наук с 1997 по 1999 гг. регистрировали параметры variability сердечного ритма у 18 добровольцев и сопоставляли эти данные с локальным k-индексом. Геомагнитные вариации для определения k-индекса регистрировали с помощью двух магнитометров: первый был размещен на месте получения данных о variability сердечного ритма, второй был удален примерно на 85 км. Корреляционный анализ показал достоверную индивидуальную чувствительность сердечного ритма некоторых волонтеров к геомагнитной активности. Однако коэффициенты корреляции (r) были довольно низкими и не превышали 0.3 [Chernouss et al., 2001]. В другой работе ученых Кольского научного центра сообщается об одном из максимальных коэффициентов корреляции для исследований подобного рода. А.А. Мартынова с соавторами [2013] изучали особенности адаптации детей Заполярья к условиям средних широт во время отдыха в оздоровительном комплексе, расположенном в Воронежской области. Параметры variability сердечного ритма у детей, измерявшиеся в течение десяти дней в августе 2011 г., сильно коррелировали ($r = 0.85$) с локальным k-индексом, зарегистрированным на расстоянии ~1900 км [Мартынова и др., 2013 (Martynova et al., 2013)].

Словацкие ученые изучали физиологические параметры сердечнососудистой системы у 17 здоровых домашних кроликов и сравнивали эти данные с некоторыми показателями геомагнитной активности, включая локальные k- и A-индексы, зарегистрированные на расстоянии ~75 км от лаборатории. В результате этих исследований была обнаружена достоверная отрицательная связь между показателями variability сердечного ритма и локальной геомагнитной активностью. Коэффициенты корреляции при этом не превышали значения -0.23 [Gmitrov, Gmitrova, 2004].

Большое количество исследований влияния геомагнитной активности на частоту сердечных сокращений было выполнено сотрудниками центра хронобиологии Университета Миннесоты (США), которым до недавнего времени руководил Франц Халберг. В одной из таких работ была выявлена нелинейная значимая положительная связь между показателями variability сердечного ритма у шести здоровых мужчин при восстановлении после физических нагрузок и локальными геомагнитными вариациями, зарегистрированными на расстоянии ~170 км. Коэффициент детерминации (r^2) при этом составил 0.046, что соответствует коэффициенту корреляции 0.21 [Weydahl et al., 2002]. В других работах этой группы также сообщается об изменениях показателей variability сердечного ритма человека, вызванных геомагнитной активностью [Cornelissen et al., 2002; Oinuma et al., 2002; Otsuka et al., 2001].

Артериальное давление

Исследователи из Италии в течение пяти лет в диагностических целях регистрировали артериальное давление у 447 пациентов местной клиники. Затем эти данные были сопоставлены со значениями локального k-индекса, зарегистрированного в 287 км от населенного пункта, в котором располагалась больница. В результате этого сопоставления обнаружена достоверная положительная связь между индексом k-sum и значениями систолического и диастолического артериального давления. Однако коэффициенты корреляции (r) были довольно низкими и не превышали 0.11 и 0.15 соответственно [Ghione et al., 1998].

Аналогичное исследование было проведено в Болгарии. Артериальное давление регистрировали у 86 добровольцев, затем оценивали связь полученных данных с вариациями горизонтальной H-компоненты геомагнитного поля, зарегистрированными на расстоянии ~75 км от места измерения давления. Результаты оказались аналогичными. Систолическое и

диастолическое артериальное давление значительно положительно коррелировали с геомагнитной активностью. При этом коэффициенты корреляции были невысокими и составили 0.12 и 0.15 соответственно. Интересно, что среди добровольцев наиболее чувствительными к геомагнитной активности оказались женщины и лица, имевшие сердечнососудистые заболевания [Dimitrova et al., 2004].

Недавно были опубликованы результаты исследования, проведенного в Мексике в период с 2008 по 2014 гг. На протяжении этого периода 304 здоровых добровольца регулярно измеряли артериальное давление. Затем эти данные были сгруппированы по возрасту, полу, времени регистрации (день / ночь) и сопоставлены с вариациями горизонтальной Н-компоненты геомагнитного поля, зарегистрированными на расстоянии ~1800 км от места измерения давления. Авторы обнаружили достоверную положительную связь между геомагнитной активностью и регистрируемым в ночное время систолическим артериальным давлением у мужчин в 2010 и 2013 годах ($r = 0.40$ и $r = 0.34$ соответственно), регистрируемым в ночное время систолическим артериальным давлением у женщин в 2012 году ($r = 0.32$), регистрируемым в ночное время диастолическим артериальным давлением у женщин в 2012 и 2013 годах ($r = 0.31$ и $r = 0.40$ соответственно), а также регистрируемым в дневное время диастолическим артериальным давлением у мужчин в 2012 году ($r = 0.43$). В других случаях корреляции были недостоверными. Авторы предполагают, что параметры артериального давления в большей степени зависят от геомагнитной активности во время солнечного минимума и восходящей фазы солнечного цикла, чем во время солнечного максимума из-за большей частоты сильных геомагнитных бурь в этот период [Azcaratea et al., 2016].

Как видно из этих примеров, коэффициенты корреляции между показателями геомагнитной активности и физиологическими параметрами в работах, отличающихся небольшим числом методических просчетов, довольно низки. Однако воспроизводимость результатов в исследованиях, выполненных разными научными группами, указывает на то, что описанные эффекты, скорее всего, не случайны. Разумеется, на физиологические параметры работы сердца влияют различные факторы окружающей среды (изменение температуры, атмосферного давления, освещенности и т.п.). Влияние этих, зачастую не учитываемых, факторов может интерферировать с эффектами

геомагнитной активности и скрывать их, снижая коэффициенты корреляции. Кроме этого, не стоит упускать из виду индивидуальные различия в реакции на геомагнитную активность. Ответ организма на геомагнитную активность в значительной степени зависит от его физиологического состояния [Chernouss et al., 2001]. В результате анализа данных, полученных в группе из 32 взрослых добровольцев, С.А. Черноус заметил, что «...Статистическая зависимость параметров variability сердечного ритма и геомагнитного поля при усреднении временных рядов наблюдений по ансамблю организмов не отражает аналогичную зависимость при анализе временных рядов для отдельного испытуемого. На практике это означает, что при росте числа тестируемых в эксперименте коэффициент корреляции не возрастает. В первую очередь это связано с неоднородностью базовых (фоновых) показателей variability сердечного ритма внутри группы испытуемых...» [Черноус, 2003 (Chernouss, 2003)]. Неодинаковая чувствительность показателей variability сердечного ритма к повышению геомагнитной активности также была зарегистрирована среди детей [Макаров, 1997а, 1997б (Makarov, 1997a, 1997b)].

Значение физиологического состояния организма при возникновении реакции на геомагнитную активность подчеркивается в работе, выполненной В.Н. Ораевским с соавторами [1998 (Orayevskiy et al., 1998)]. Исследователи использовали для анализа показатели функционирования сердечнососудистой системы у пациентов, больных ишемической болезнью сердца и гипертонической болезнью, а также показатели здоровых волонтеров. При сопоставлении этих данных с локальными показателями геомагнитной активности, предоставленными ИЗМИРАН (Троицк), оказалось, что геомагнитные бури как в период их непосредственного воздействия, так и в период последующего воздействия вызывают значительные изменения реологических свойств крови, сердечного ритма и сосудистого тонуса у людей с заболеваниями сердечнососудистой системы. В этой же публикации проанализированы данные архива измерений, полученных при проведении медицинского контроля космонавтов во всех экипажах транспортного корабля «Союз» за 1986-1995 гг. в спокойных и возмущенных геомагнитных условиях. Несмотря на то, что космонавты, помимо возмущений геомагнитного поля, подвергаются воздействию комплекса других стрессовых факторов, результаты сравнения оказались сходными. У больных, так же

как и у космонавтов, последствия воздействия геомагнитной бури, как правило, были наиболее выраженными на второй день после её начала. Авторы приходят к выводу, что страдающие различными заболеваниями или испытывающие стресс люди имеют пониженные адаптационные возможности и входят в группу риска, подверженную влиянию геомагнитной активности [Ораевский и др., 1998 (Orayevskiy et al., 1998)]. Следует сказать, что в значительном количестве публикаций сообщается об обнаружении биологических эффектов геомагнитных бурь среди пациентов, страдающих различными заболеваниями, либо у людей, находящихся в неоптимальных условиях (физические нагрузки, холодное время года, проживание за полярным кругом и т.п.) [Weydahl et al., 2001; Weydahl et al., 2002; Рапопорт и др., 1997, 1998, 2001, 2006 (Rapoport et al., 1997, 1998, 2001, 2006)].

Отдельного внимания заслуживают описанные случаи модификации результатов экспериментов с животными и растениями из-за естественных геомагнитных бурь, случившихся за период регистрации биологических параметров. Так, например, биологический эксперимент, в котором исследовали функциональные показатели сердечной деятельности и ультраструктуру кардиомиоцитов у кроликов проводился четыре раза в году в периоды весеннего и осеннего равноденствий и летнего и зимнего солнцестояний с целью выявления сезонных эффектов. Один из этапов этого эксперимента совпал с двумя последовательными умеренными геомагнитными бурями планетарного масштаба случившимися 21–23 сентября 1984 г. (Dst-индекс достигал значения -75). Это позволило сравнить влияние геомагнитной активности на исследуемые показатели с данными, полученными в магнитоспокойный период. Оказалось, что начальная и главная фазы геомагнитной бури сопровождаются существенной десинхронизацией показателей сердечной деятельности, потерей циркадианной структуры ритмов функциональных показателей сердца, нарастающих по мере развития бури и приводящих к резкому падению сократителей силы сердца. На клеточном уровне главная фаза бури сопровождается изменениями в ультраструктуре кардиомиоцитов, которые свидетельствуют об их гиперфункционаровании. В фазе восстановления геомагнитной бури происходят поиски оптимального режима сердечной деятельности - восстановление синхронного ритма показателей сердечной деятельности при все еще значительной их амплитуде [Чибисов и др., 1995 (Chibisov et al.,

1995)]. Впоследствии, сравнив данные о динамике изменения систолического артериального давления у кроликов в магнитоспокойные дни с данными, полученными во время бури, авторы пришли к выводу о том, что геомагнитные бури нарушают циркадную периодичность наблюдаемых процессов [Chibisov et al., 2004].

Летом 1974 года, во время предварительных экспериментов перед тестированием влияния аминокислот на поведение крыс, Персинджер ежедневно в течение 51 дня регистрировал их активность. В качестве показателя активности он использовал число оборотов расположенного в клетках специального колеса, которое крысы могли крутить в течение дневного 12-часового периода. За время наблюдений произошло несколько геомагнитных бурь: 26-27 июня (Dst-индекс достигал значения -45), 5-6 июля (Dst-индекс достигал значения -204) и 23 июля (Dst-индекс достигал значения -73). Сопоставив полученные данные с показателями геомагнитной активности, исследователь пришел к выводу, что последняя вызывает увеличение активности у крыс [Persinger, 1976].

Оссенкопп и соавторы проводили эксперименты по установлению времени ответа на сильное тепловое воздействие у мышей после инъекции сульфата морфия или изотонического солевого раствора. Во время этой работы 17 декабря 1982 года случилась геомагнитная буря (Dst-индекс достигал значения -106). Анализируя полученные результаты, исследователи отметили, что в день геомагнитной бури как у мышей, получавших инъекции солевого раствора, так и инъекции морфия наблюдалось достоверное снижение времени ответа на сильное тепловое воздействие по сравнению с наблюдениями до и после бури [Ossenkopp et al., 1983].

Есть данные о влиянии геомагнитной активности на направление полета голубей *Columba livia* var. *domestica* Gmelin (Columbidae) в естественной среде. Китон с коллегами в течение трех лет проводили следующее исследование: сначала они выпускали голубей на расстоянии ~70 км севернее от голубятни, затем на расстоянии ~70 км западнее от голубятни и наблюдали за их движением к дому до тех пор, пока птица не скроется из виду. Регистрировали время, за которое каждый голубь скрывался из виду, и его направление в этот момент. В обоих случаях была обнаружена достоверная обратная корреляция между К-индексом геомагнитной активности, зарегистрированным в ~500 км от места проведения экспериментов, и направлением движения го-

лубей: голуби двигались левее от цели при повышении К-индекса [Keeton et al., 1974]. Позднее Ларкин и Китон также наблюдали достоверную обратную связь между К-индексом и направлением движения птиц, причем эта корреляция нарушалась, если на спину голубям прикрепляли небольшие магниты [Larkin, Keeton, 1976]. Влияние геомагнитных флуктуаций на направление полета голубей при их движении домой были подтверждены и в работе Ковальского с коллегами [Kowalski et al., 1988].

Е.Р. Нанушьян и В.В. Мурашев в течение 24 суток ежедневно фиксировали апикальную меристему проростков лука *Allium cepa* L., затем просматривали клетки в давленных цитологических препаратах и сопоставляли полученные данные со значением Кр индекса. Оказалось что частота появления аномальных многоядерных клеток, крупных клеток с крупными ядрами и гигантских клеток с гигантскими ядрами в меристеме лука напрямую коррелирует с уровнем геомагнитной активности [Nanush'yan, Murashev, 2003]. Такая же удивительная скореллированность биологического процесса и геомагнитной активности, но на более коротком временном интервале была показана при сопоставлении вариаций геомагнитного поля во время геомагнитной бури и двигательной активности камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) [Muraveiko et al., 2013].

Анализируя вышеописанные данные, следует отметить, что геомагнитная активность может влиять на различные биологические процессы у представителей разных таксонов. Большинство описанных эффектов могут быть следствием развития неспецифической стрессовой реакции на геомагнитные бу-

ри [Pacak, Palkovits, 2001]. О развитии адаптационной стрессовой реакции в ответ на усиление геомагнитной активности указывают результаты работ В.Н. Ораевского с коллегами [1998 (Orayevskiy et al., 1998)]. Этими авторами, в частности, было показано, что во время геомагнитной бури происходит усиление активности симпатического звена вегетативной регуляции у космонавтов в условиях полета. У больных ишемической болезнью сердца на Земле также наблюдалось повышение ригидности ритма сердца во время бури, связанное с преобладанием активности симпатической системы [Ораевский и др., 1998 (Orayevskiy et al., 1998)]. В другой работе С.И. Раппопорт с коллегами [1998 (Rapoport et al., 1998)] исследовали гуморальное звено формирования стрессовой реакции в ответ на естественные геомагнитные бури и также пришли к заключению, что биологические эффекты геомагнитной активности развиваются как неспецифическая адаптивная стресс-реакция [Раппопорт и др., 1998 (Rapoport et al., 1998)]. Следует сказать, что среди большого количества публикаций, описывающих биологические эффекты геомагнитной активности, крайне мало данных о влиянии этого фактора на биохимические или молекулярно-биологические показатели организмов, которые могут приблизить нас к пониманию процессов, ответственных за восприятие флуктуаций геомагнитного поля и развитие стрессовой реакции у организмов с пониженными адаптационными возможностями. Одним из относительно неплохо исследованных биохимических показателей, реагирующим на геомагнитные бури, является продукция гормона мелатонина (N-ацетил-5-метокситриптами́н).

УЧАСТИЕ МЕЛАТОНИНА В БИОЛОГИЧЕСКИХ ЭФФЕКТАХ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ

Мелатонин – эволюционно консервативная молекула. Основным источником мелатонина является эпифиз, однако его синтез зафиксирован почти во всех органах. Предшественником мелатонина является аминокислота L-триптофан. В результате последовательного действия четырех ферментов – триптофангидроксилазы, декарбоксилазы ароматических аминокислот, серотонин-N-ацетилтрансферазы и гидроксииндол-O-метилтрансферазы в ночное время происходит синтез этого гормона [Yu, Rieter, 1993; Korf et al., 1998]. Уровень активности ферментов триптофангидроксилазы и серотонин-N-ацетилтрансферазы в эпифизе регулируется интенсивностью иннервации аксонами супрахиазматического ядра, то есть сигналами, несущими внутреннюю ин-

формацию о фотопериодике, бета- и в меньшей степени альфа-адренорецепторов на поверхности пинеалоцитов. Уровень активности серотонин-N-ацетилтрансферазы в других мелатонин-продуцирующих тканях ограничивается только его непосредственной востребованностью [Reiter, 1991; Klein et al., 1996]. Независимо от того, активно ли животное днем, ночью или не имеет четкого режима активности, максимальный уровень мелатонина наблюдается всегда во время темновой фазы естественного или искусственно созданного цикла чередования дня и ночи [Reiter, 1991; Arendt, 1995]. Ритмам продукции мелатонина подчинено большинство эндогенных ритмов организма. Действие мелатонина осуществляется посредством активации высокоаффинных

рецепторов, соединенных с G-белками, и связано с регуляцией различных функций организма [Dubosovich, 2010].

Секреция мелатонина регулируется супрахиазматическим ядром гипоталамуса, генерирующим эндогенный циркадианный ритм с периодом 23–25 часов. Эндогенные циркадные ритмы корректируются относительно внешнего ритма свет–темнота [Dunlap, 1999; Reppert, Weaver, 2002]. Однако со второй половины прошлого века в научной литературе стали появляться сведения о том, что помимо смены дня и ночи уровень мелатонина может зависеть от другого внешнего фактора – естественных и искусственных магнитных полей. Так, в 1980 году Семм с коллегами сообщили о том, что электрическая активность клеток в шишковидной железе у морских свинок может модулироваться изменениями локального магнитного поля, происходящими через относительно длительные периоды, порядка нескольких минут [Semm et al., 1980]. Позднее те же авторы показали, что активность серотонин-N-ацетилтрансферазы и уровень мелатонина в шишковидной железе крыс зависит от изменений естественного магнитного фона [Welker et al., 1983]. Статья Велкера с соавторами описывает, по сути, четыре различных эксперимента. Первый преследовал своей целью оценить влияние инверсии горизонтальной компоненты геомагнитного поля в дневное или ночное время на исследуемые показатели. В результате исследований было установлено, что активность серотонин-N-ацетилтрансферазы и уровень мелатонина достоверно снижаются при инверсии горизонтальной компоненты геомагнитного поля в ночное время. Во втором и третьем экспериментах изучали эффекты кратковременного и продолжительного воздействия геомагнитного поля с инвертированной горизонтальной компонентой на продукцию мелатонина у крыс. Полученные результаты позволили сделать важный вывод: основной фактор, влияющий на концентрацию мелатонина и активность серотонин-N-ацетилтрансферазы в шишковидной железе, не статические показатели нормального или измененного локального магнитного поля, а скорее сам процесс изменения локального магнитного поля. В четвертом эксперименте авторы исследовали воздействие незначительных изменений магнитного наклонения на исследуемые показатели. Было показано, что уровень мелатонина и активность серотонин-N-ацетилтрансферазы в шишковидной железе крыс реагируют на это магнитное воздействие [Welker et al., 1983].

После публикаций Семма и соавторов в различных лабораториях было проведено множество работ, основной целью которых являлось исследование влияния различных искусственных магнитных полей на продукцию мелатонина у биологических объектов. С основными результатами, полученными в ходе выполнения этих работ можно ознакомиться, почитав имеющиеся обзоры [Wilson et al., 1989; Reiter, 1993; Karasek, Lerchl, 2002; Touitou et al., 2006; Touitou et al., 2012]. Однако, параметры искусственных магнитных полей чаще всего не соответствуют параметрам естественных геомагнитных флуктуаций. Более убедительные доказательства участия мелатонина в возникновении биологических эффектов геомагнитной активности получены в перечисленных ниже работах.

Используя электронную микроскопию, исследователи из Испании изучали образование синаптических лент в пинеалоцитах у крыс. Такие синаптические ленты свидетельствуют о депонировании нейромедиаторов, и отражают уровень метаболической активности клеток шишковидной железы. Т.е. этот показатель косвенно отражает уровень продукции мелатонина. В результате проведенной работы было установлено, что количество синаптических лент в пинеалоцитах животных, умерщвленных во время геомагнитных бурь, было ниже по сравнению с тем же показателем, зарегистрированным у крыс, умерщвленных в магнитоспокойные дни [Bardasano et al., 1989].

В другой работе с марта 1995 г. по март 1996 г. исследовалось влияние геомагнитных возмущений, оцененных с использованием локального А-индекса и глобального аа-индекса, на экскрецию с мочой метаболита мелатонина – 6-гидроксимелатонинсульфата. Этот биохимический показатель регистрировали у 132 человек, обслуживающих электросети в США. Результаты исследования показали, что в те дни, когда значения А- или аа-индексов превышали 30 нТл, ночная экскреция 6-гидроксимелатонинсульфата в отобранной утром моче была достоверно ниже по сравнению с тем же показателем, зарегистрированным в магнитоспокойные дни [Burch et al., 1999]. Позднее снижение содержания 6-гидроксимелатонинсульфата в моче в ответ на повышение геомагнитной активности было подтверждено в аналогичном исследовании, проведенном с января по сентябрь 1997 г со 153 работниками, обслуживающими электросети. [Burch et al., 2008].

Вэйдал с коллегами оценивали концентрацию мелатонина в слюне у 25 здоровых во-

лонтеров, проживающих в городе Альта (Норвегия) и сопоставляли эти данные с локальным К-индексом, зарегистрированным на расстоянии ~200 км. Для анализа были использованы пробы, собранные в разное время между 1992 и 1996 гг. Исследователи обнаружили, что при заметных флуктуациях геомагнитного поля (К-индекс превышает значение 3 или значение Н-компоненты изменяется более чем на 80 нТ за 3 ч) содержание мелатонина в слюне достоверно уменьшается [Weydahl et al., 2001].

Интересные результаты опубликовал международный коллектив исследователей, изучавший ритмы продукции кортикостерона и мелатонина у крыс. Во время регистрации биологических показателей с 5 по 11 апреля 2004 г. случились две геомагнитные бури (Dst-индекс достигал значения -112 и -81 нТ). Эти события привели к нарушению циркадной ритмичности в продукции обоих гормонов, наблюдавшейся в магнитоспокойные дни [Olah et al., 2008].

С.И. Рапопорт с коллегами [2001 (Rapoport et al., 2001)] оценивали уровень мелатонина в моче и артериальное давление у 52 мужчин больных гипертонической болезнью II стадии и сравнили эти данные с локальным К-индексом геомагнитной активности. Отмечено значительное увеличение артериального давления и уменьшение продукции мелатонина, вызванное увеличением геомагнитной активности. У 11 здоровых волонтеров, которые были моложе испытуемых в среднем на 19 лет, связи между артериальным давлением, уровнем мелатонина и геомагнитной активностью обнаружено не было [Рапопорт и др., 2001 (Rapoport et al., 2001)]. В другом исследовании авторы показали, что у пациентов с гипертонией или ишемической болезнью сердца уровень мелатонина в моче также снижается во время геомагнитных бурь [Рапопорт и др., 1997, 1998 (Rapoport et al., 1997, 1998)].

Следует сказать, что модуляция уровня мелатонина в организме влияет на функциони-

рование сердечнососудистой системы [Holmes et al., 1976; Sewerynek, 2002; Dominguez-Rodriguez et al., 2010] и другие важные физиологические процессы [Korkmaz et al., 2009]. То есть описанные изменения продукции этого гормона, вызванные геомагнитной активностью, могут быть причиной многократно описанных корреляций между показателями функционирования сердечнососудистой системы и значениями геомагнитных индексов. Кроме этого, некоторые экспериментальные данные, указывают на то, что годовые вариации геомагнитного поля могут выступать в качестве фактора, влияющего на медленные сезонные изменения уровня мелатонина в организме [Bartsch et al., 1994; Bergiannaki et al., 1996; Cornelissen et al., 2010; Bartsch et al., 2014].

Основным недостатком работ, упомянутых в двух предыдущих разделах, можно назвать использование в качестве контроля биологических параметров, зарегистрированных у тех же объектов в магнитоспокойные дни. Унифицировать условия регистрации биологических откликов, разделенных длительными временными интервалами, крайне сложно. Множество других неконтролируемых факторов (атмосферное давление, фоновые электрические поля, акустические колебания и т.п.), помимо геомагнитной активности, могут повлиять на результаты таких исследований. Учитывая «уникальность» параметров каждой геомагнитной бури, обусловленную стохастическими процессами взаимодействия солнечного ветра с магнитосферой и ионосферой Земли, оценка вклада отдельных составляющих геомагнитной активности в формирование биологического отклика остается крайне сложной задачей. Для решения этой задачи и верификации обнаруженных корреляций необходимы лабораторные эксперименты с наличием синхронного контроля.

ИССЛЕДОВАНИЕ ИМИТАЦИИ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ В ЭКСПЕРИМЕНТАХ С СИНХРОННЫМ КОНТРОЛЕМ

Изначально для получения синхронного контроля при исследовании геомагнитной активности предлагалось экранировать организмы во время естественной бури. Однако такой подход подразумевал существенное ослабление геомагнитного поля и исключение суточной геомагнитной вариации, что не позволяло однозначно интерпретировать результаты экспериментов. Другой, технически более сложный, подход подразумевал воспроизведение сигнала естественной геомагнитной бури в ог-

раниченном объеме. Сотрудники нашей лаборатории совместно с геофизиками ГО «Борок» ИФЗ РАН спроектировали и ввели в эксплуатацию экспериментальную установку, позволяющую генерировать в рабочем объеме широкий спектр заданных пользователем постоянных и переменных магнитных полей и одновременно компенсировать флуктуации геомагнитного поля (рис. 2). Экспериментальное исследование имитации геомагнитных бурь с использованием этого оборудования было вы-

полнено на гидробионтах и цветковых растениях. В одном из первых экспериментов оценивали влияние имитации умеренной геомагнитной бури в направлении Н-компоненты геомагнитного поля с размахом флуктуаций около 100 нТл и длительностью 48 часов на развивающиеся партеногенетические эмбрионы *Daphnia magna*. Зародыши помещались в чашку Петри через 3 часа после перехода яиц из яичников в выводковую камеру и подвергались воздействию бури *in vitro*. Исследуемое воздействие повлияло на темпы развития эмбрионов, а также на размеры потомства, про-

изводимого самками, экспонированными в буре на ранних этапах развития [Krylov et al., 2010a]. В другом эксперименте эмбрионы плотвы *Rutilus rutilus* подвергались воздействию той же имитации геомагнитной бури в направлении Н-компоненты геомагнитного поля с момента оплодотворения до органогенеза. Размерно-массовые показатели и разнообразие позвоночных фенотипов в группе рыб, развившихся из экспонированных эмбрионов, были достоверно меньше контрольных показателей [Krylov et al., 2010b].

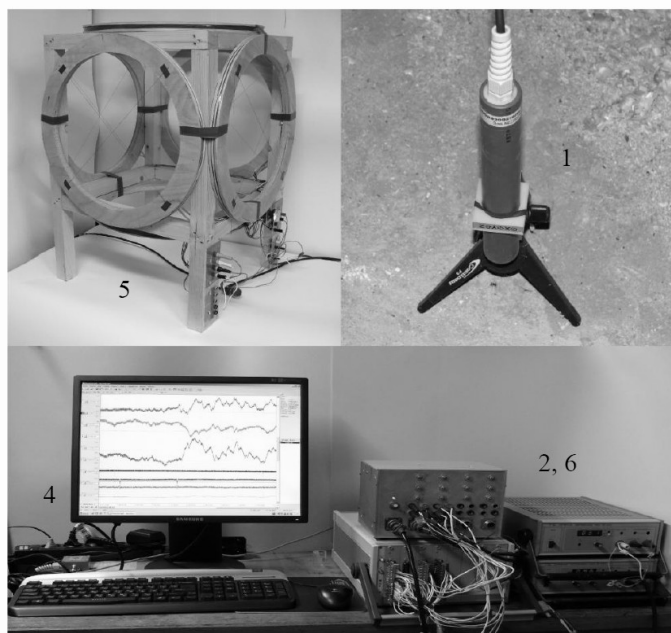
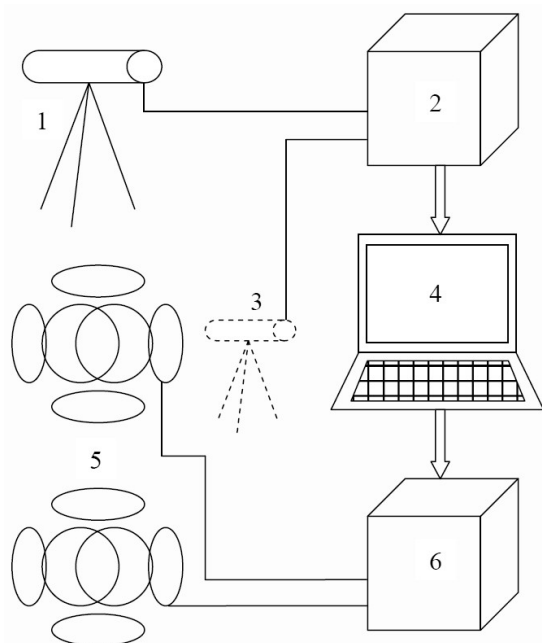


Рис. 1. Устройство для генерации магнитных полей и компенсации локального низкочастотного магнитного поля: 1 – трёхкомпонентный феррозондовый магнитометр; 2 – аналого-цифровой преобразователь; 3 – контрольный феррозондовый магнитометр; 4 – компьютер; 5 – системы колец Гельмгольца; 6 – цифро-аналоговый преобразователь.

Fig. 1. Scheme of the experimental setup and photos of its elements: 1 – the three-component fluxgate magnetometer; 2 – the analog-digital converter; 3 – the control fluxgate magnetometer; 4 – computer; 5 – systems of Helmholtz coils; 6 – the digital-analog converter.

Тот же подход позднее был применен в исследованиях мексиканских ученых [Martinez-Breton, Mendoza 2016]. Во время регистрации артериального давления у крыс 18-19 февраля 2014 года случилась сильная геомагнитная буря (Dst-индекс достигал значения -116). Анализ данных показал, артериальное давление у крыс увеличивается во время внезапного начала и главной фазы геомагнитной бури. Для подтверждения полученных результатов авторы при помощи системы колец и цифро-аналогового преобразователя воспроизвели двухчасовой фрагмент этой геомагнитной бури в направлении Н-компоненты геомагнитного поля. Экспозиция животных в этой имитации бури вызвала тот эффект увеличения артериального давления по сравнению с кон-

тролем [Martinez-Breton, Mendoza, 2016; Martinez-Breton et al., 2016].

Более точная имитация геомагнитной активности подразумевает воспроизведение трехкомпонентного сигнала естественной геомагнитной бури в направлении трех компонент геомагнитного поля и компенсацию естественных геомагнитных флуктуаций. Благодаря сотрудничеству биологов, геофизиков и инженеров мы смогли исследовать биологические эффекты близкой к естественной имитации геомагнитной активности, воспроизведенной в направлении трех компонент.

В частности, было показано, что экспозиция эмбрионов *R. rutilus* в имитации сильной геомагнитной бури с размахом флуктуаций около 300 нТл, воспроизведенной в направле-

нии трех компонент геомагнитного поля, в течение первых 24 ч раннего развития приводит к увеличению митотической активности бластоцитов и более раннему вылуплению предличинок из икринок по сравнению с контролем [Talikina et al., 2013a]. Тот же эффект увеличения митотического индекса наблюдали в корневой меристеме лука *Allium cepa*, после экспозиции растений в имитации геомагнитной бури [Talikina et al., 2013b]. В поведенческих опытах четырехмесячные особи *D. rerio*, развившиеся из эмбрионов экспонированных в этой же имитации бури сразу после оплодотворения, достоверно быстрее покидали стартовый отсек экспериментального аквариума по сравнению с контрольными рыбами [Romanovskij et al., 2014]. Однако экспозиция икры и спермы полученной от производителей плотвы в исследованной имитации геомагнитной бури до оплодотворения не приводила к каким-либо значимым биологическим эффектам у потомства [Izyumov et al., 2015]. В отдельных экспериментах было установлено, что экспозиция эмбрионов и сеголетков карповых рыб в имитации геомагнитной бури влияет на активность и кинетические характеристики пищеварительных ферментов слизистой оболочки кишечника [Kuz'mina et al., 2014; Golovanova et al., 2015], а также на активность внутриклеточных кальций-зависимых протеиназ семейства кальпаинов [Kantserova et al., 2018]. Ю.И. Гурфинкель с коллегами опубликовали результаты исследования влияния имитации шестичасового отрезка геомагнитной бури, случившейся 2 октября 2013 г. (сигнал последовательно воспроизводили 4 раза подряд) на показатели функционирования сердечнососудистой системы у девяти работников ОАО «РЖД». Небольшой объем выборки не позволил исследователям наблюдать общегрупповые эффекты, однако автокорреляционный анализ выявил среди испытуемых нескольких человек, с высокой чувствительностью к исследуемому фактору. Показатели функционирования сердечнососудистой системы у этих испытуемых значимо зависели от магнитных флуктуаций [Gurfinkel et al., 2018].

После получения экспериментальных подтверждений того, что сильная геомагнитная буря оказывает значимое влияние на биологические объекты, возник вопрос: какая составляющая сложного сигнала геомагнитной бури оказывает максимальное воздействие на организмы? Для ответа на этот вопрос авторы изучили биологические эффекты различных фаз (временные составляющие) и частотных составляющих в составе исследуемого сигнала

геомагнитной бури. Несколько использованных авторами биологических тест-систем (гравитропическая реакция в отрезках стеблей льна *Linum bienne*, смертность развивающихся *in vitro* эмбрионов *D. magna*, протеолитическая активность в кишечнике карпов *Cyprinus carpio*) отреагировали на воздействие главной фазы и начальных этапов фазы восстановления в составе сигнала геомагнитной бури [Krylov et al., 2014]. Позднее авторами было показано, что *in vitro* экспозиция гомогенатов слизистой оболочки кишечника карасей с соответствующими субстратами в имитации главной фазы геомагнитной бури приводила к достоверному снижению протеолитической и амилолитической активности. Воздействие же имитации геомагнитной бури в фазе восстановления не повлияло на эти объекты [Kuz'mina et al., 2014]. На основе этих результатов можно было заключить, что наиболее интенсивные флуктуации в составе сигнала геомагнитной бури, соответствующие главной фазе и начальным этапам фазы восстановления, вызывали значимые биологические эффекты.

Авторы определили биологически эффективный временной отрезок имитируемой геомагнитной бури. Следующим шагом стало исследование влияния различных частотных составляющих сложного сигнала геомагнитной бури на организмы. В экспериментах оценивали биологические эффекты широкополосного сигнала (0-5 Гц) и двух частотных составляющих (0-0.001 Гц и 0.001-5 Гц). Кроме этого оценивали реакцию организмов на воздействие имитации Рс1 пульсаций со средней несущей частотой 1 Гц и средней амплитудой 64 пТл, которые, по мнению В.В. Леднева, могут оказывать значимое воздействие на живые системы [Belova, Pancheliuga, 2010; Леднев, 2003 (Lednev, 2003); Леднев и др., 2003 (Lednev et al., 2003)]. В результате этих исследований было обнаружено, что широкополосный сигнал и составляющая этого сигнала в диапазоне 0-0.001 Гц оказывают значимое влияние на гравитропическую реакцию в отрезках стеблей льна, содержание продуктов перекисного окисления липидов и активность супероксиддисмутазы в гомогенате тела *D. magna*, активность кальпаинов в мозге и протеолитическую активность в слизистой оболочке кишечника у карасей. Воздействие сигнала в диапазоне 0.001-5 Гц оказало влияние только на протеолитическую активность в слизистой оболочке кишечника карасей. Имитация Рс1 пульсаций не вызвала какой-либо реакции у исследуемых тест-объектов. Таким образом, в составе исследованного сигнала

геомагнитной бури наибольшей биологической эффективностью обладали медленные флуктуации в диапазоне до 0.001 Гц соответствующие главной фазе и начальным этапам фазы восстановления [Krylov et al., 2014].

Стоит также отметить, что авторы некоторых публикаций при исследовании биологических эффектов различных магнитных полей

называли действующий фактор имитацией геомагнитной активности [Michon, Persinger, 1997; Dupont et al., 2004; Persinger et al., 2005; Mulligan, Persinger, 2012]. Однако воспроизводимые поля фактически не имели отношения к сигналам естественных геомагнитных процессов.

ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВЛИЯНИЯ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ НА ОРГАНИЗМЫ

Радоновая гипотеза

Обнаружение корреляций между уровнем радона и геомагнитной активностью позволило сделать предположение о том, что геомагнитные бури могут вызывать магнитострикционную деформацию горных пород, содержащих ферромагнитные соединения. Увеличение содержания радона в приземном слое атмосферы вследствие этих процессов, по мнению автора гипотезы, приводит к различным биологическим эффектам [Шемь-Заде, 1992 (Shem'i-Zade, 1992)]. Однако экспериментальных подтверждений того, что слабые возмущения магнитного поля, сопоставимые с геомагнитными бурями, вызывают магнитострикционную деформацию горных пород не представлено [Binhi, 2002].

Резонансная гипотеза

Резонансная гипотеза предполагает биотропность геомагнитных пульсаций при совпадении параметров с условиями резонанса для магнитных моментов, создаваемых орбитальным движением электронов в атомах [Lednev et al., 2008; Belova et al., 2010; Belova, Pancheliuga, 2010]. Этот механизм был предложен сотрудниками ИТЭБ РАН, которые в течение длительного времени исследовали биологические эффекты слабых переменных магнитных полей, коллинеарных вектору геомагнитного поля. Основную суть гипотезы можно описать следующим образом. В постоянном магнитном поле (в данном случае геомагнитное поле) возникает равномерная прецессия любых магнитных моментов вокруг направления поля с ларморовской частотой. Наличие переменного магнитного поля, коллинеарного постоянному, приведет к частотной модуляции электромагнитного поля, генерируемого отдельным магнитным моментом. При определенной частоте и амплитуде переменное магнитное поле может вызвать такие изменения в спектре сигнала, генерируемого магнитными моментами, которые инициируют цепь событий, приводящих к биологическим эффектам [Леднев, 2003 (Lednev, 2003); Belova, Pancheliuga, 2010]. Аппроксимация экспериментальных данных, полученных В.В.

Ледневым и его коллегами, позволила установить, что величина биологического эффекта определяется функцией Бесселя с аргументом $\gamma \times \text{Bac}/f$, где γ - гиромагнитное отношение для некоего магнитного момента; Bac и f - интенсивность и частота переменного магнитного поля соответственно [Леднев, 2003 (Lednev, 2003); Lednev et al., 2008; Belova, Pancheliuga, 2010]. Выраженные биологические эффекты наблюдали при значениях $\gamma = 14000$ Гц/мкТл (гиромагнитное отношение для магнитных моментов, создаваемых орбитальным движением электронов в атомах и молекулах) и $\gamma \times \text{Bac}/f = 0.9$. В частности было обнаружено, что поле с частотой 10 Гц и амплитудой 0.64 нТл может подавлять регенерацию у планарий *Dugesia tigrina* и стимулировать гравитропическую реакцию в отрезках стеблей льна [Леднев, 2003 (Lednev, 2003); Леднев и др., 2003 (Lednev et al., 2003)]. Позднее аналогичные результаты были получены с использованием магнитного поля с частотой 1000 Гц и амплитудой 64 нТл [Belova et al., 2010]. В другом эксперименте магнитное поле с частотой 3000 Гц и амплитудой 192 нТл повлияло на вариабельность сердечного ритма человека [Lednev et al., 2008]. Эта модель предсказывает биологическую эффективность для переменных магнитных полей с частотами и амплитудами, свойственными Pc-1 геомагнитным пульсациям. На биологические объекты, например, может повлиять поле с частотой 1 Гц и амплитудой 64 пТл. На основе этих предсказаний было сделано заключение о возможном влиянии геомагнитных пульсаций типа Pc-1 на биологические объекты [Леднев, 2003 (Lednev, 2003); Леднев и др., 2003 (Lednev et al., 2003); Lednev et al., 2008; Belova et al., 2010].

Одним из основных условий для проявления биологических эффектов согласно вышеописанной модели является коллинеарность геомагнитного и слабого низкочастотного поля. Это основная причина для сомнений в применимости гипотезы В.В. Леднева к естественным геомагнитным пульсациям, т.к. последние представляют собой гидромагнитные волны, распространяющиеся вдоль силовых

линий геомагнитного поля [Nishida, 1978; Guglielmi, Pokhotelov, 1996]. Результаты недавних исследований также опровергают биологическую эффективность геомагнитных пульсаций типа Pc-1. При сопоставлении изменений показателей микроциркуляторного русла крови у здоровых волонтеров с наличием или отсутствием Pc-1 пульсаций было показано, что этот фактор не влияет на исследуемые параметры [Zenchenko et al., 2010]. Воспроизведение сигнала естественных Pc-1 геомагнитных пульсаций со средней несущей частотой 1 Гц и средней амплитудой 64 пТл в направлении горизонтальных компонент геомагнитного поля не влияло на биологические объекты [Krylov et al., 2014]. Сам факт влияния крайне слабых переменных магнитных полей, сонаправленных вектору постоянного магнитного поля, на биологические объекты остается актуальной проблемой биофизики. Но, на наш взгляд, описанная модель не в состоянии объяснить совокупность описанных биологических эффектов геомагнитной активности.

Следует также сказать, что в последнее время появились предположения о возможной биологической эффективности геомагнитных пульсаций типа Pc-3 [Zenchenko et al., 2010], Pc-5 [Zenchenko et al., 2014, 2015] и Pc-6 [Zenchenko et al., 2015]. Вероятность влияния этих факторов геомагнитной активности на биологические системы не исключается и требует отдельной проверки.

Циркадная гипотеза

Данная гипотеза предполагает, что геомагнитная активность модулирует периодические геофизические процессы, которые используются организмами для поддержания биологических циркадных ритмов. Эта идея закономерно возникла на основе сообщений о влиянии геомагнитных бурь на продукцию мелатонина, участвующего в передаче сигналов от эндогенного синхронизатора околосуточных ритмов в супрахиазматическом ядре гипоталамуса к периферическим органам [Bardasano et al., 1989; Рапопорт и др., 1997, 1998, 2001 (Rapoport et al., 1997, 1998, 2001); Burch et al., 1999, 2008; Weydahl et al., 2001; Olah et al., 2008].

В научной литературе имеются данные о нарушениях различных биологических циркадных ритмов в ответ на естественные геомагнитные бури. С.М. Чибисов с коллегами [1995 (Chibisov et al., 1995)], проводя эксперименты с кроликами показали, что геомагнитные бури сопровождаются существенной десинхронизацией показателей сердечной деятельности и потерей циркадианной структуры

ритмов функциональных показателей сердца, нарастающих по мере развития бури [Чибисов и др., 1995 (Chibisov et al., 1995)]. Позднее были опубликованы результаты исследования, в котором длительная регистрация показателей функционирования сердечнососудистой системы у кроликов происходила на фоне нескольких естественных геомагнитных бурь. Выяснилось, что в магнитоспокойные дни в динамике показателей пикового систолического давления был хорошо выражен циркадный ритм. Во время и после геомагнитных бурь этот ритм был менее выраженным или отсутствовал [Чибисов, 2006 (Chibisov, 2006)]. Известно, что геомагнитные бури приводили к нарушению циркадного ритма в суточной динамике общей антиоксидантной активности слюны, зарегистрированной у 38 волонтеров, проживающих в г. Сыктывкар [Борисенков, 2007, (Borisenkov, 2007)]. Циркадная ритмика вариабельности сердечного ритма у детей также в значительной степени модулируется геомагнитной активностью [Макаров, 1997a, 1997b (Makarov, 1997a, 1997b)].

На роль естественного магнитного водителя биологических циркадных ритмов исследователи предлагали два геофизических явления, которые имеют околосуточную периодичность и могут быть модифицированы геомагнитной активностью: первый – шумановские резонансы, второй – суточная геомагнитная вариация.

Резонансы Шумана. В этом случае речь идет о стоячих электромагнитных волнах между поверхностью Земли и ионосферой. На первой гармонике они имеют частоту приблизительно 7.8 Гц. Интенсивность электрической и магнитной составляющих редко превышает 1 пВт/см² и 10 пТл соответственно [Polk, 1982; Williams, 1992]. Частота и амплитуда Шумановских резонансов незначительно варьируют в течение суток из-за солнечного влияния на полость резонатора и некоторые процессы в нижних слоях ионосферы [Tran, Polk, 1979; Sentman, Fraser, 1991]. Геомагнитная активность также приводит к изменениям параметров резонансов Шумана [Cannon, Rycroft, 1982]. Эта информация позволила сделать предположение о том, что биологические эффекты геомагнитной активности возникают вследствие нарушения суточного хода модуляции параметров резонансов Шумана, вызванного геомагнитными бурями [Cherry, 2002]. В рамках данной гипотезы Черри предположил, что геомагнитная активность воспринимается мозгом за счет воздействия изменения параметров сигнала Шумановских резонансов

на токи ионов кальция в нейронах. Такое воздействие, по мнению автора гипотезы, приводит к изменению баланса мелатонина и серотонина [Cherry, 2002].

Однако эта гипотеза вызывает сомнения среди научного сообщества, поскольку сигналы резонансов Шумана имеют чрезвычайно низкую интенсивность. Вероятность существования биологического детектора таких сигналов крайне мала. Шумановские резонансы, вероятнее всего, затеряются в шуме биологических систем. Результаты экспериментов, проведенных с использованием пикаетесловых магнитных полей, противоречивы [Jacobson, 1994; Sandyk, 1997; Anninos et al., 2016] и не рассматриваются в качестве подтверждения гипотезы о биологических эффектах резонансов Шумана. Возможность влияния этого фактора на нейроны обуславливается лишь тем, что осцилляции кальция в этих клетках происходят в диапазоне тех же частот, на которых регистрируют резонансы Шумана. С тем же успехом можно было привести другой периодический биологический процесс, происходящий в соответствующем диапазоне частот, в качестве первичного детектора геомагнитной активности.

Суточная геомагнитная вариация. Суточная вариация геомагнитного поля возникает за счет токовых процессов на солнечной

стороне Е-слоя ионосферы на высоте около 90-150 км [Yamazaki, Maute, 2017]. Размах суточных флуктуаций геомагнитного поля составляет приблизительно от нескольких десятков нТл в средних широтах до значений около 200 нТл вблизи магнитного экватора [Chapman, Bartels, 1940], что на несколько порядков больше амплитуды Рс-1 геомагнитных пульсаций и резонансов Шумана. Суточная геомагнитная вариация хорошо заметна на магнитограммах в магнитоспокойные дни. Сравнительно высокая интенсивность сигнала позволяет рассматривать суточные флуктуации геомагнитного поля как более подходящий процесс для биологической магнитодетекции. Предположение о том, что суточная геомагнитная вариация выступает в роли водителя циркадных биологических ритмов, было сделано во второй половине прошлого века на фоне обнаружения связей между геомагнитной активностью и продукцией мелатонина в организме [Bliss, Heppner, 1976; Brown, Chow, 1976; Welker et al., 1983]. Геомагнитные бури в таком случае могут восприниматься организмом как нарушение суточной вариации геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций, что приводит к десинхронизации процессов, модулируемых разными экзогенными водителями ритма (суточная геомагнитная вариация и цикл день-ночь).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ПОДТВЕРЖДЕНИЯ ВОСПРИЯТИЯ ГЕОМАГНИТНЫХ БУРЬ КАК НАРУШЕНИЯ СУТОЧНОЙ ГЕОМАГНИТНОЙ ВАРИАЦИИ

Именно циркадная гипотеза в отношении суточной геомагнитной вариации получила в последнее время несколько экспериментальных подтверждений. Одним из них можно считать результаты наших экспериментов, проведенных с целью поиска биологически эффективных временных и частотных составляющих типичной геомагнитной бури. Во время бури биологические объекты, относящиеся к разным таксономическим группам, реагировали на резкие медленные изменения напряженности геомагнитного поля, в том же диапазоне частот, что используется для регистрации суточной геомагнитной вариации [Krylov et al., 2014].

Если суточная геомагнитная вариация действительно является водителем некоторых циркадных биологических ритмов, а геомагнитные бури воспринимаются организмом как один из пиков суточной вариации геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций, который не согласуется с циклом день-ночь, то эффекты, подобные влиянию геомагнитных бурь, должны проявляться при смеще-

нии суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи. Чтобы проверить это предположение мы экспонировали эмбрионы плотвы в условиях смещения суточной геомагнитной вариации на 6 и 12 часов относительно цикла день-ночь в течение 8 дней от оплодотворения до массового вылупления предличинки [Krylov et al., 2017]. Оценивали выживаемость эмбрионов и темпы вылупления предличинки; показатели митотического деления зародышевых клеток эмбрионов через сутки после оплодотворения; поведенческие реакции личинок, мальков и сеголетков в крестообразном лабиринте; морфологические параметры у сеголетков.

Полученные результаты оказались подобны тем эффектам, которые ранее были обнаружены у карповых рыб после экспозиции эмбрионов в имитации геомагнитных бурь. В частности, выявленная стимуляция митотического деления зародышевых клеток плотвы в ответ на воздействие смещения суточной геомагнитной вариации на 6 и 12 часов относительно смены дня и ночи имеет сходный ха-

ракт с обнаруженным ранее эффектом усиления пролиферативной активности бластомеров после экспозиции животных и растительных объектов в имитации геомагнитной бури [Talikina et al., 2013b]. Следствием стимуляции митотического процесса в экспериментальных группах стало более раннее вылупление предличинок. Подобный эффект также наблюдали после воздействия имитации геомагнитной бури на эмбрионы плотвы в течение первых 24 часов развития [Talikina et al., 2013a]. Увеличение двигательной активности в трёх возрастных группах плотвы, подвергавшейся воздействию смещения суточной геомагнитной вариации на 12 часов относительно смены дня и ночи, согласуется с обнаруженными ранее поведенческими эффектами у *Danio rerio* после экспозиции эмбрионов в сильной магнитной буре [Romanovskij et al., 2014]. Различия в морфологических признаках у сеголетков из контрольных и экспериментальных групп также подтверждают сходство биологических эффектов геомагнитных бурь [Krylov et al., 2010b] и смещения суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи [Krylov et al., 2017]. Следует отметить, что наиболее выраженные эффекты отмечались при максимальном 12 часовом смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи.

Следствием того, что геомагнитные бури воспринимаются организмом как один из пиков суточной вариации геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций, который не согласуется с циклом день-ночь может быть зависимость биологических эффектов имитации геомагнитной бури от времени суток, на которое приходится главная фаза и начальные этапы фазы восстановления бури. Практически во всех наших предыдущих экспериментах экспозиция объектов в буре начиналась с 10 до 15 часов. Таким образом, главная фаза и начальные этапы фазы восстановления приходились в основном на вечерние и ночные часы, т.е. как раз на то время суток, во время которого заметные флуктуации, связанные с суточной геомагнитной вариацией, на средних широтах не регистрируются. Мы провели отдельный эксперимент, в котором вос-

произвели геомагнитную бурю в разное время суток: в одной из систем колец Гельмгольца – сразу после размещения там емкости с животными, на другую систему сигнал той же бури был подан с задержкой 12 часов. После экспозиции плотвы и прудовиков в указанных условиях оценивали активность кальпаинов у животных из двух экспериментальных групп и соответствующих синхронных контрольных групп. Значимые изменения активности кальпаинов наблюдали только в том случае, если животные экспонировались в имитации геомагнитной бури главная фаза и начальные этапы фазы восстановления которой были смещены по времени приблизительно на 12 часов по отношению к ожидаемому пику суточной геомагнитной вариации. Если же главная фаза и начальные этапы фазы восстановления бури совпадали по времени с ожидаемым пиком суточной геомагнитной вариации, то изменения активности исследуемых внутриклеточных протеиназ были незначительными [Krylov et al., 2018].

Другим независимым экспериментальным подтверждением гипотезы о том, что суточная геомагнитная вариация выступает в роли водителя циркадных биологических ритмов, а геомагнитные бури воспринимаются организмами как нарушение суточной вариации геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций можно считать результаты, полученные Ю.И. Гурфинкелем и соавторами [2018]. С использованием экспериментальной установки, подобной той, что применялась в наших работах, исследователи 4 раза на протяжении суток генерировали поля, имитирующие главную фазу геомагнитной бури. Скорость капиллярного кровотока у добровольцев во время суточной экспозиции в таких условиях снижалась лишь со второй половины дня до позднего вечера, т.е. в то время, когда пик суточной геомагнитной вариации не совпадал с имитируемыми флуктуациями, и не отличалась от контроля с раннего утра до полудня, т.е. при совпадении пика суточной вариации с имитацией бури [Gurfinkel et al., 2018].

МОЛЕКУЛЫ, КОТОРЫЕ МОГУТ УЧАСТВОВАТЬ В ВОСПРИЯТИИ ГЕОМАГНИТНОЙ АКТИВНОСТИ

Исходя из вышеизложенного, наиболее перспективным направлением поиска молекулярных механизмов восприятия флуктуаций геомагнитного поля может быть исследование вовлеченности молекул, связанных с поддержанием циркадных биологических ритмов, в

процессы развития реакции на медленные магнитные флуктуации.

Одну из основных ролей в регуляции околосуточных ритмов на клеточном уровне играют криптохромы – чувствительные к синему цвету флавопротеины [Sancar, 2003]. Се-

годня известно, что в систему поддержания циркадных клеточных ритмов встроены гены криптохрома-1 (Cry1) и криптохрома-2 (Cry2), белковые продукты которых выступают в роли репрессоров транскрипции факторов молекулярной циркадной системы [Griffin et al., 1999; Hunt, Sassone-Corsi, 2007]. В цитоплазме криптохромы связываются с белками часовых генов (Per). Такие димеры проникают в ядро и при достижении высоких концентраций ингибируют экспрессию комплекса циркадных генов, включая свои собственные [Kume et al., 1999]. Это приводит к снижению концентрации криптохромов и белковых продуктов других часовых генов и возобновлению транскрипции факторов молекулярной циркадной системы за счет деградации димеров. Периодичность работы описанной системы с отрицательной обратной связью является одним из нескольких механизмов поддержания околосуточной ритмичности сложной молекулярной циркадной системы [Schibler, Sassone-Corsi, 2002]. Эта система, в свою очередь, оказывает существенное влияние на многие физиологические процессы. В частности, среди генов, экспрессия которых в клетке регулируется димерами Cry-Per, можно обнаружить *wee1*, *p21* и другие гены, кодирующие активаторы и ингибиторы циклин-зависимых киназ, которые, в свою очередь, непосредственно модулируют множество реакций в клетках [Hunt, Sassone-Corsi, 2007; Johnson, 2010; Masri et al., 2013].

Криптохромы, вероятнее всего, могут выполнять ещё одну функцию. Исследователи, изучающие магниторецепцию у животных, склоняются к тому, что эти белки являются первичными биологическими детекторами магнитных изменений из-за наличия в составе молекул долгоживущих бирадикалов [Gegear et al., 2008; Foley et al., 2011; Close, 2012]. Влияние магнитных полей на спиновое состояние электронов — это известное явление, изучаемое в спиновой химии [Бучаченко и др., 1978 (Buchachenko et al., 1978); Зельдович и др., 1988 (Zel'dovich et al., 1988)]. Криптохромы используют флавинадениндинуклеотид (ФАД) в качестве кофактора [Sancar, 2003]. Предполагается, что внешнее магнитное поле порядка геомагнитного может влиять на спиновое состояние бирадикалов, образующихся в криптохромах при переносе электронных дырок с ФАД, при возбуждении его светом, на остатки триптофана. Если во время этого процесса спиновое состояние бирадикала под воздействием поля изменится с синглетного на триплетное, то молекула криптохрома перейдет в состояние, сигнализирующее об измене-

нии внешнего магнитного окружения [Solov'yov et al., 2007]. Окислительно-восстановительные процессы в криптохроме не ограничены только схемой ФАД – триплет остатков триптофана [Ritz et al., 2009; Solov'yov, Schulten, 2009; Muller, Ahmad, 2011; Biskup et al., 2013]. Существует предположение, что в магнитовосприятии могут принимать участие бирадикалы, образующиеся при переносе электронов на неизвестный субстрат-акцептор, который может быть связан с криптохромом [Gegear et al., 2010; Mouritsen, Hore, 2012].

Подтверждением жизнеспособности бирадикального магнитовосприятия служат эксперименты с использованием модельной молекулярной системы – аналога криптохрома, состоящей из каротиноида, порфирина и фуллерена [Maeda et al., 2008]. Было показано, что внешнее магнитное поле порядка геомагнитного может влиять на эволюцию синглет-триплетного статуса электронов в бирадикалах таких молекул [Maeda et al., 2008, 2011]. Следует также упомянуть об экспериментальном обнаружении долгоживущих радикальных пар ФАДН–Trp324(+) в криптохроме гладкой шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Daudin) (Pipidae), на которые могут влиять внешние магнитные поля порядка геомагнитного [Biskup et al., 2009]. Ещё одним доказательством вовлеченности криптохрома в процессы восприятия магнитного поля являются исследования, проведенные на плодовой мухе *Drosophila melanogaster* Meigen (Drosophilidae) [Gegear et al., 2008; Foley et al., 2011]. С использованием молекулярно-генетических подходов были получены линии мух с нокаутом генов собственных криптохромов, а также дрозофилы, экспрессирующие вместо собственного криптохрома-1 (Cry1) человеческий криптохром-2 (hCry2). Ученые использовали Т-образный лабиринт, в одном коридоре которого индуцировалось магнитное поле, и наблюдали за предпочтением группы мух находится в контрольном или опытном коридоре. Было показано, что магниточувствительность, характерная для мух из дикой линии, пропадает при блокаде синтеза криптохрома и может полностью восстанавливаться, если вместо собственного организм будет синтезировать человеческий криптохром [Gegear et al., 2008; Foley et al., 2011].

Следует сказать, что некоторые результаты экспериментов по исследованию магнитной ориентации животных невозможно объяснить исключительно магниторецепцией на основе бирадикалов в криптохроме [Kavokin,

2009]. Однако это не умаляет огромное количество независимых подтверждений возможного участия данного белка в восприятии магнитных стимулов биологическими объектами на уровне первичной детекции.

Для целей настоящего обзора наиболее интересным является возможность совмещения криптохромами двух функций – поддержания биологических циркадных ритмов и магнитодетекции. Более того, зависимость от геомагнитной активности продукция мелатонина модулируется белковым продуктом гена криптохрома. Яманака с соавторами оценивали концентрацию мелатонина в гипофизе у мышей с нокаутом генов *Cry1* и *Cry2*, при различных режимах освещения. Оказалось, что не продуцирующие криптохромы мыши не могли поддерживать циркадную ритмичность в выработке мелатонина и не показывали снижения концентрации мелатонина в ответ на световые импульсы, как это делали животные дикого типа [Yamanaka et al., 2010]. Если сравнить профили экспрессии гена *Cry2* и генов ферментов, отвечающих за синтез мелатонина в различных тканях [<http://biogps.org>], то заметна солокализация трансляции этих белков, что может указывать на их биохимическую сопряженность. Молекулярные циркадные часы дрозофилы также чувствительны к магнитным полям. Эта чувствительность зависит от освещенности и параметров поля, что согласуется с бирадикальным механизмом биологической магниторецепции [Yoshii et al., 2009].

Не так давно стало известно о другой, вероятно, участвующей в биологической магниторецепции молекуле. Теория магнитной ориентации подразумевает, что животные одного вида могут использовать два различных параметра геомагнитного поля: наклонение и полярность [Heyers et al., 2010; Wiltschko et al., 2007; Zapka et al., 2009]. Магниторецепция, основанная на изменении соотношения синглетных и триплетных продуктов бирадикальных реакций в криптохроме, чувствительна к изменению наклонения геомагнитного поля [Solov'yov et al., 2007]. Предполагалось, что у птиц изменение полярности геомагнитного поля могут воспринимать клетки надклювья, содержащие магнетит [Fleissner et al., 2007]. Однако несколько лет назад было показано, что магнетит в надклювье птиц содержит макрофаги, не связанные с нервной системой [Treiber et al., 2012]. Учитывая эти результаты, китайские исследователи предположили, что возможный рецептор, реагирующий на полярность магнитного поля, может быть химически связан с криптохромом [Qin et al., 2016]. Исхо-

дя из этого, они провели *in silico* скрининг аннотированного генома дрозофилы для идентификации железосодержащих белков, которые могут взаимодействовать с молекулами криптохрома. Они обнаружили, что единственной молекулой, отвечающей этому требованию, является кодируемый геном CG8198 белок, который они назвали в своей статье магнито-рецепторным (MagR) [Qin et al., 2016]. Это эволюционно консервативный белок [Zhou et al., 2016]. Экспрессия гена CG8198 и генов криптохромов имеет высокую степень солокализации [Qin et al., 2016].

Работа китайских коллег вызвала широкую дискуссию в научном сообществе [Lohmann, 2016; Meister, 2016; Pedersen et al., 2016; Ross et al., 2016]. Было показано, что молекулярный комплекс криптохром-магнито-рецепторный белок не обладает тем суммарным магнитным моментом, который ему приписали [Qin et al., 2016]. Однако, кодируемый геном CG8198 белок может быть элементом белок-белковых взаимодействий, которые обеспечивают передачу информации о магнитных стимулах от криптохрома на более высокие иерархические уровни [Hore, Mouritsen, 2016]. Но самым интересным является то, что кодируемый геном CG8198 белок также вовлечен в систему поддержания циркадных биологических ритмов. Нарушения в его продукции приводят к сбоям циркадных ритмов у *D. melanogaster* [Mandilaras, Missirlis, 2012]. Таким образом, молекулы, которые реагируют на повышение геомагнитной активности (мелатонин) или связаны с биологической магнитодетекцией (криптохромы, CG8198) так или иначе, являются элементами системы поддержания биологических циркадных ритмов.

Высока вероятность того, что криптохромы и кодируемый геном CG8198 белок могут быть элементами системы синхронизации циркадных ритмов с суточной вариацией геомагнитного поля. Причем криптохромы-1 и -2 могут быть первичными детекторами изменений параметров геомагнитного поля. На это указывают их вовлеченность в систему поддержания циркадных биологических ритмов [Griffin et al., 1999; Hunt, Sassone-Corsi, 2007], функционально-биохимическая связь с продукцией мелатонина [Yamanaka et al., 2010] и реакция на действие магнитных полей [Gegear et al., 2008; Foley et al., 2011]. Недавние исследования указывают на то, что криптохром-4 (*Cry4*), вероятнее всего, не участвует в процессах синхронизации циркадных биологических ритмов с суточной вариацией геомагнитного поля у животных, способных ориентироваться

при помощи геомагнитного поля. Экспрессия генов этого белка у последних не имеет выраженной циркадной ритмичности [Pinzon-Rodriguez et al., 2018; Gunther et al., 2018]. Филогенетические построения указывают на то, что птицы вместе с некоторыми представителями других таксонов, способными ориентироваться в пространстве за счет бирадикальной магниторецепции, образуют отдельную группу на основе особенностей структуры гена *Cry4* и кодируемого им белка [Mei, Dvornyk, 2015].

Можно предположить, что магниторецепторная функция криптохромов изначально использовалась организмами для синхронизации циркадных ритмов с суточной вариацией геомагнитного поля. Такая система могла возникнуть на начальных этапах эволюции животного, когда цикл день-ночь по каким-либо причинам использовать было невозможно (например, в океане, где, как считается, зародилась жизнь). Представители некоторых таксонов в процессе эволюции развили функцию этой системы, конкретно *Cry4*, в инструмент восприятия изменений геомагнитного поля для пространственной ориентации. Безусловно, эта гипотеза нуждается в проверке и может не найти подтверждения. Однако, если вышесказанное имеет место быть, то реализация функции синхронизации циркадных ритмов с суточной вариацией геомагнитного поля может отличаться от реализации функции магнитной ориентации среди некоторых таксонов, поскольку поддержание клеточных циркадных ритмов основано на изменении концентрации криптохромов в клетках, участие же криптохромов в магнитодетекции для ориентации, вероятнее всего, базируется на изменении функционального состояния молекул. Можно предположить, что при синхронизации циркадных ритмов с суточной геомагнитной вариацией одновременно возможна модуляция, как функционального состояния, так и концентрации криптохромов. Эти предположения

подкрепляются опубликованными в последнее время экспериментальными данными. В частности, экспрессия *Cry1* и *Cry2* в головах нимф цикадки белоспинной *Sogatella furcifera* после экспозиции эмбрионов в гипомангнитных условиях была достоверно выше, чем у насекомых, развивавшихся в немодифицированном геомагнитном поле [Wan et al., 2015]. Позднее, в похожем эксперименте, после экспозиции того же объекта в гипомангнитных условиях исследователи наблюдали достоверное разнонаправленное изменение экспрессии криптохромов в зависимости от пола и возраста насекомых [Wan et al., 2016].

На возможность изменения экспрессии криптохромов в ответ на геомагнитную активность указывает и решение проблемы, связанной с несопоставимостью амплитуды геомагнитных вариаций и уровня городского магнитного шума, предложенное Т.К. Бреус с соавторами [2016]. Поскольку спектры городского магнитного шума и геомагнитных флуктуаций заметно смещены относительно друг друга, авторы полагают, что в системе биологической магниторецепции имеется некий интегратор с постоянной времени интегрирования порядка времени развития магнитной бури или цикла суточной геомагнитной вариации – от нескольких часов до суток. На выходе такого интегратора сигнал городского шума будет существенно ослаблен, в то время как интеграл от сигнала геомагнитных флуктуаций, наоборот, приобретёт значительную величину. Предполагается, что биохимические процессы синтеза и распада молекул с относительно малой скоростью (от нескольких часов до суток) как раз являются такими интеграторами, в которых может усредняться и накапливаться действие слабых факторов [Breus et al., 2016]. Динамика синтеза криптохромов при поддержании циркадных ритмов как раз соответствует этому условию.

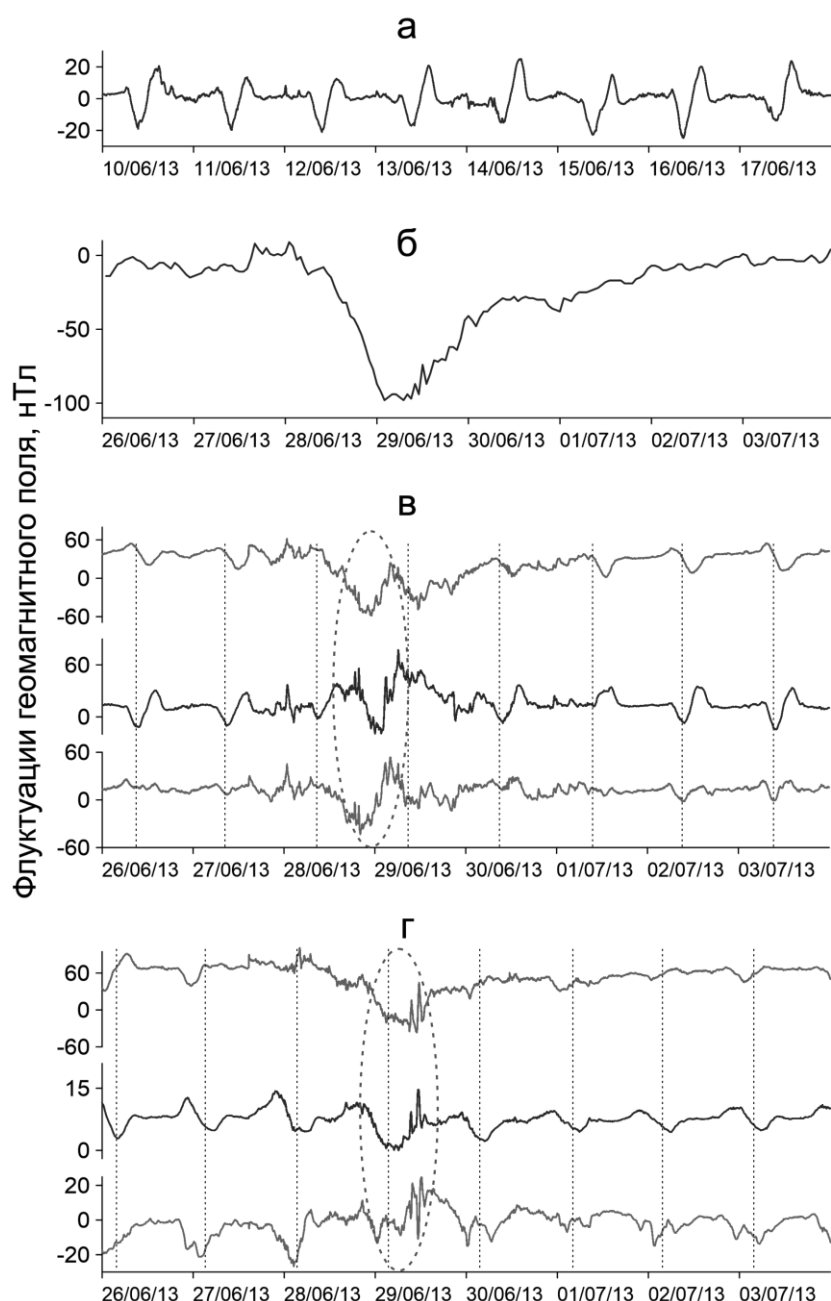


Рис. 3. Пример суточной геомагнитной вариации на магнитограмме, зарегистрированной в широтном направлении (D- или Y-компонента) в геомагнитной обсерватории Германус (Южная Африка 34°25' S, 19°13' E) в магнитоспокойный период (а). Dst-индекс с 26 июня по 3 июля 2013 г. (б). Локальная магнитограмма, зарегистрированная в геомагнитной обсерватории Германус с 26 июня по 3 июля 2013 г. (в). Локальная магнитограмма, зарегистрированная в геомагнитной обсерватории Есаши (Япония 39°14' N, 141°21' E) с 26 июня по 3 июля 2013 г. (г). Разница в локальном времени между обсерваториями около 7 часов. Пунктирные линии соответствуют времени ожидаемых пиков суточной геомагнитной вариации. Одна и та же геомагнитная буря привела к нарушению обычного хода суточной геомагнитной вариации в обсерватории Германус (пунктирный овал на рисунке в), но незначительно повлияла на ход суточной геомагнитной вариации в обсерватории Есаши (пунктирный овал на рисунке г). Данные предоставлены международным центром данных по геомагнетизму (Киото, Япония) <http://wdc.kugi.kyoto-u.ac.jp/>.

Fig. 3. An example of diurnal geomagnetic variation in a magnetogram registered in the latitudinal direction (D- or Y-component) at the Hermanus geomagnetic observatory (South Africa 34°25' S, 19°13' E) (a). Dst-index obtained from June 26th to July 3rd, 2013 (б). A local three-component magnetogram registered at the Hermanus geomagnetic observatory from June 26th to July 3rd, 2013 (в). A local three-component magnetogram registered at the Esashi geomagnetic observatory (Japan 39°14' N, 141°21' E) from June 26th to July 3rd, 2013 (г). The difference in local time between the observatories is 7 hours. Dashed lines indicate the moments of expected peaks in diurnal geomagnetic variation. There was a disruption of the diurnal geomagnetic variation usual course at the site of Hermanus (dashed oval on figure в). At the same time, the geomagnetic storm slightly affected diurnal geomagnetic variation at the Esashi geomagnetic observatory (dashed oval on figure г). All data presented here were obtained from World data center for geomagnetism (Kyoto, Japan) <http://wdc.kugi.kyoto-u.ac.jp/>.

ПЕРСПЕКТИВЫ

Для того чтобы приблизиться к идентификации некоторых звеньев в цепи событий от восприятия геомагнитных флуктуаций до формирования значимого биологического эффекта, необходимы исследования модуляции экспрессии, концентрации и функционирования криптохромов и CG8198 у различных организмов в ответ на воспроизведение геомагнитных бурь и смещение суточной геомагнитной вариации в эксперименте. Если геомагнитные бури действительно воспринимаются организмом как нарушение суточной вариации геомагнитного поля в ряду регулярных флуктуаций, которое не согласуется с естественным циклом освещенности, то биологические эффекты геомагнитной активности могут зависеть от синхронизации с суточной геомагнитной вариацией. Главная фаза бури может совпасть с ожидаемым пиком этой вариации (рис. 3г) или не совпасть с ним (рис. 3в). Можно предположить, что биологический эффект одной и той же геомагнитной бури может быть меньшим, если присущие ей флуктуации лишь усилили размах ожидаемого пика суточной вариации (рис. 3г) или большим, если резкие изменения индукции произошли в неожиданное время относительно динамики регулярных суточных флуктуаций (рис. 3в). То есть биологические эффекты геомагнитной активности могут в большей мере зависеть от локального

времени суток, нежели от интенсивности флуктуаций.

Таким образом, для проверки циркадной гипотезы в отношении суточной геомагнитной вариации могут быть пересмотрены уже опубликованные и имеющиеся в распоряжении исследователей данные. В частности, наиболее простой подход предполагает анализ локальных магнитограмм для каждого случая геомагнитной бури, соотнесенной с медико-биологическим показателем. Исследователю потребуется оценить временной интервал между ожидаемым пиком суточной геомагнитной вариации и главной фазой бури, а затем разделить данные на синхронизированные и десинхронизированные группы. Ожидаемым результатом может быть обнаружение более сильных корреляций в группах вечерних и ночных геомагнитных бурь, когда главная фаза не совпадает с пиком суточной вариации. Более слабые связи или полное их отсутствие может наблюдаться в группах утренних и дневных бурь, т.е. при совпадении главной фазы с пиком суточной вариации. Ценность такого подхода обусловлена, главным образом, тем, что он позволяет подтвердить или опровергнуть выдвигаемые предположения на основе ранее полученных и рассмотренных традиционными методами данных с применением описанных поправок на суточную геомагнитную вариацию.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бокерия Л.А., Бокерия О.Л., Волковская И.В. Вариабельность сердечного ритма: методы измерения, интерпретация, клиническое использование // *Анналы аритмологии*. 2009. Т. 6, № 4. С. 21–32.
- Борисенков М.Ф. Влияние состояния магнитного поля Земли на суточную динамику общей антиоксидантной активности слюны человека на севере // *Успехи геронтологии*. 2007. Т. 20, № 4. С. 56–60.
- Бучаченко А.Л., Сагдеев Р.З., Салихов К.М. Магнитные и спиновые эффекты в химических реакциях. Новосибирск: Наука, 1978. 294 с.
- Зельдович Я.Б., Бучаченко А.Л., Франкевич Е.Л. Магнитно-спиновые эффекты в химии и молекулярной физике // *Успехи физических наук*. 1988. Т. 155, № 1. С. 3–45.
- Леднев В.В. Биологические эффекты крайне слабых переменных магнитных полей: идентификация первичных мишеней // *Моделирование геофизических процессов*. М.: ИФЗ РАН, 2003. С. 130–136.
- Леднев В.В., Белова Н.А., Рождественская З.Е., Тирас Х.П. Биоэффекты слабых переменных магнитных полей и биологические предвестники землетрясений // *Геофизические процессы и биосфера*. 2003. Т. 2, № 1. С. 3–11.
- Макаров Л.М. Влияние геомагнитного поля на циркадную вариабельность ритма сердца // *Клиническая медицина*. 1997а. Т. 75, № 2. С. 22–26.
- Макаров Л.М. Возможное влияние изменений геомагнитного поля на динамику циркадных биоритмов сердца у детей // *Кардиология*. 1997б. Т. 37, № 5. С. 59–62.
- Мартынова А.А., Пряничников С.В., Пожарская В.В., Белишева Н.К. Адаптация детей заполярья к условиям средних широт при различном уровне геомагнитной активности (на примере оздоровительного комплекса «Эковит» КНИЦ РАН в Воронежской области) // *Вестник Кольского научного центра РАН*. 2013. № 2(13). С. 54–63.
- Ораевский В.Н., Бреус Т.К., Баевский Р.М., Рапопорт С.И., Петров В.М., Барсукова Ж.В., Гурфинкель Ю.И., Рогоза А.Т. Влияние геомагнитной активности на функциональное состояние организма // *Биофизика*. 1998. Т. 43, № 5. С. 819–826.

- Петрукович А.А. Солнечно-земные связи и космическая погода // Плазменная гелиогеофизика. М.: Наука, 2008. С. 175–257.
- Рапопорт С.И., Большакова Т.Д., Малиновская Н.К., Ораевский В.Н., Мещерякова С.А., Бреус Т.К., Сосновский А.М. Магнитные бури как стрессовый фактор // Биофизика. 1998. Т. 43, №4. С. 632–639.
- Рапопорт С.И., Бреус Т.К., Клейменова Н.Г., Козырева О.В., Малиновская Н.К. Геомагнитные пульсации и инфаркты миокарда // Терапевтический архив. 2006. Т. 78, № 4. С. 56–60.
- Рапопорт С.И., Малиновская Н.К., Веттерберг Л., Шаталова А.М., Ораевский В.Н. Продукция мелатонина у больных гипертонической болезнью во время магнитных бурь // Терапевтический архив. 2001. Т. 73, № 12. С. 29–33.
- Рапопорт С.И., Малиновская Н.К., Ораевский В.Н., Комаров Ф.И., Носовский А.М., Веттерберг Л. Влияние колебаний естественного магнитного поля Земли на продукцию мелатонина у больных ишемической болезнью сердца // Клиническая медицина. 1997. № 6. С. 24–26.
- Черноус С.А. Возможности оценки влияния гелиогеофизических факторов на здоровье человека методами вариабельности сердечного ритма // Вестник Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Серия медицина. 2003. № 5(581). С. 90–91.
- Чибисов С.М. Космос и биосфера: влияние магнитных бурь на хроноструктуру биологических ритмов // Вестник РУДН. Серия: медицина. 2006. № 3. С. 35–44.
- Чибисов С.М., Бреус Т.К., Левитин А.Е., Дрогова Г.М. Биологические эффекты планетарной магнитной бури // Биофизика. 1995. Т. 40, № 5. С. 959–968.
- Шемьи-Заде А.Э. Трансформация импульса солнечно-геомагнитной активности в возмущения радонового и аэроионного полей планеты // Биофизика. 1992. Т. 37, № 4. С. 690–699.
- Akasofu S.I., Chapman S. Solar-Terrestrial Physics. Oxford: Clarendon Press, 1972.
- Anninos P., Adamopoulos A., Kotini A., Tsagas N. MEG evaluation of pico-Tesla external TMS on multiple sclerosis patients // Mult. Scler. Relat. Disord. 2016. Vol. 8. P. 45–53.
- Arendt J. Melatonin and the Mammalian Pineal Gland. London: Chapman & Hall, 1995.
- Azcaratea T., Mendoza B., Levi J.R. Influence of geomagnetic activity and atmospheric pressure on human arterial pressure during the solar cycle 24 // Adv. Space Res. 2016. Vol. 58. P. 2116–2125.
- Babayev E.S., Allahverdiyeva A.A. Effects of geomagnetic activity variations on the physiological and psychological state of functionally healthy humans: Some results of Azerbaijani studies // Adv. Space Res. 2007. Vol. 40. P. 1941–1951.
- Bardasano J.L., Cos S., Picazo M.L. Numerical variation in synaptic ribbons of rat pinealocytes under magnetic storm conditions and on calm days // J. Hirnforsch. 1989. Vol. 30. P. 639–643.
- Bartels J., Heck N.H., Johnston H.F. The three-hour-range index measuring geomagnetic activity // Terr. Mag. Atmos. Electr. 1939. Vol. 44. P. 411–454.
- Bartels J. The standardized index Ks and the planetary index Kp // IATME Bulletin. 1949. Vol. 12b. P. 97–120.
- Bartsch C., Bartsch H., Seebald E., Kupper H., Mecke D. Modulation of pineal activity during the 23rd sunspot cycle: melatonin rise during the ascending phase of the cycle is accompanied by an increase of the sympathetic tone // Indian J. Exp. Biol. 2014. Vol. 52. P. 438–447.
- Bartsch H., Bartsch C., Mecke D., Lippert T.H. Seasonality of pineal melatonin production in the rat - possible synchronization by the geomagnetic field // Chronobiol. Int. 1994. Vol. 11. P. 21–26.
- Belova N.A., Ermakov A.M., Znobishcheva A.V., Serebnitskaia L.K., Lednev V.V. The influence of extremely weak alternating magnetic fields on the regeneration of planarians and the gravitropic response of plants // Biophysics. 2010. Vol. 55. № 4. P. 623–627.
- Belova N.A., Pancheliuga V.A. Lednev's model: theory and experiment // Biophysics. 2010. Vol. 55. № 4. P. 661–674.
- Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // J. R. Stat. Soc. Series B. 1995. Vol. 57. P. 289–300.
- Bergiannaki J., Paparrigopoulos T.J., Stefanis C.N. Seasonal pattern of melatonin excretion in humans: relationship to daylength variation rate and geomagnetic field fluctuations // Experientia. 1996. Vol. 52. P. 253–258.
- Berthelier A. The geomagnetic indices: derivation, meaning and use in solar-terrestrial physics // Solar-Terrestrial Predictions. 1994. Vol. 4. № 3. P. 3–20.
- Binhi V.N. Magnetobiology: Underlying Physical Problems. London: Academic Press, 2002.
- Biskup T., Paulus B., Okafuji A., Hitomi K., Getzoff E.D., Weber S., Schleicher E. Variable electron transfer pathways in an amphibian cryptochrome: tryptophan versus tyrosine-based radical pairs // J. Biol. Chem. 2013. Vol. 288. P. 9249–9260.
- Biskup T., Schleicher E., Okafuji A., Link G., Hitomi K., Getzoff E.D., Weber S. Direct observation of a photoinduced radical pair in a cryptochrome blue-light photoreceptor // Angew. Chem. Int. Ed. 2009. Vol. 48. P. 404–447.
- Bliss V.L., Heppner F.H. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field // Nature. 1976. Vol. 261. P. 411–412.
- Breus T.K., Binhi V.N., Petrukovich A.A. Magnetic factor of the solar terrestrial relations and its impact on the human body: physical problems and prospects for research // Phys. Usp. 2016. Vol. 59. P. 502–510.
- Brown F.A., Chow C.S. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // Physiol. Zool. 1976. Vol. 49. P. 263–285.

- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. Geomagnetic disturbances are associated with reduced nocturnal excretion of a melatonin metabolite in humans // *Neurosci. Lett.* 1999. Vol. 266. P. 209–212.
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. Geomagnetic activity and human melatonin metabolite excretion // *Neurosci. Lett.* 2008. Vol. 438. P. 76–79.
- Cannon P.S., Rycroft M.J. Schumann resonance frequency variations during sudden ionospheric disturbances // *J. Atmos. Sol-Terr. Phys.* 1982. Vol. 44. P. 201–206.
- Chapman S., Bartels J. *Geomagnetism*. London: Oxford University Press, 1940.
- Chernouss S., Vinogradov A., Vlassova E. Geophysical hazard for human health in the circumpolar auroral belt: evidence of a relationship between heart rate variation and electromagnetic disturbances // *Nat. Hazards*. 2001. Vol. 23. P. 121–135.
- Cherry N. Schumann resonances, a plausible biophysical mechanism for the human health effects of Solar/Geomagnetic activity // *Nat. Hazards*. 2002. Vol. 26. P. 279–331.
- Chibisov S.M., Cornelissen G., Halberg F. Magnetic storm effect on the circulation of rabbits // *Biomed. Pharmacother.* 2004. Vol. 58(Suppl. 1). P. S15–S19.
- Close J. Are stress responses to geomagnetic storms mediated by the cryptochrome compass system? // *P Roy. Soc. B Biol. Sci.* 2012. Vol. 279. P. 2081–2090.
- Cornelissen G., Halberg F., Sothorn R.B., Hillman D.C., Siegelova J. Blood pressure, heart rate and melatonin cycles synchronization with the season, earth magnetism and solar flares // *Scr. Med. (Brno)*. 2010. Vol. 83. P. 16–32.
- Cornelissen G., Halberg F., Breus T.K., Syutkina E.V., Baevskii R.M., Weydahl A., Watanabe Y., Otsuka K., Siegelova J., Fiser B., Bakken E.E. Non-Photoc Solar Associations of Heart Rate Variability and Myocardial Infarction // *J. Atmos. Sol-Terr. Phys.* 2002. Vol. 64. P. 707–728.
- Davis T.N., Sugiura M. Auroral electrojet activity index AE and its universal time variations // *J. Geophys. Res.* 1966. Vol. 71. P. 785–801.
- Dimitrova S., Stoilova I., Yanev T., Cholakov I. Effect of local and global geomagnetic activity on human cardiovascular homeostasis // *Arch. Environ. Occup. Health*. 2004. Vol. 59. P. 84–90.
- Dominguez-Rodriguez A., Abreu-Gonzalez P., Sanchez-Sanchez J.J., Kaski J.C., Reiter R.J. Melatonin and circadian biology in human cardiovascular disease // *J. Pineal. Res.* 2010. Vol. 49. № 1. P. 14–22.
- Dubocovich M.L., Delagrange P., Krause D.N., Sugden D., Cardinali D.P., Olcese J. International union of basic and clinical pharmacology. LXXV. Nomenclature, classification, and pharmacology of G protein-coupled melatonin receptors // *Pharmacol. Rev.* 2010. Vol. 62. № 3. P. 343–380.
- Dunlap J.C. Molecular bases for circadian clocks // *Cell*. 1999. Vol. 96. № 2. P. 271–290.
- Dupont M.J., McKay B.E., Parker G., Persinger M.A. Geophysical variables and behavior: XCIX. Reductions in numbers of neurons within the parasolitary nucleus in rats exposed perinatally to a magnetic pattern designed to imitate geomagnetic continuous pulsations: implications for sudden infant death // *Percept. Motor Skill*. 2004. Vol. 98. № 3. P. 958–966.
- Fares Saba M.M., Gonzalez W.D., clua de Gonzalez A.L. Relationships between the AE, ap and Dst indices near solar minimum (1974) and at solar maximum (1979) // *Ann. Geophys.* 1997. Vol. 15. P. 1265–1270.
- Fleissner G., Stahl B., Thalau P., Falkenberg G., Fleissner G. A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons // *Naturwissenschaften*. 2007. Vol. 94. P. 631–642.
- Foley L.E., Gegeer R.J., Reppert S.M. Human cryptochrome exhibits light-dependent magnetosensitivity // *Nat. Commun.* 2011. Vol. 2. 356.
- Gegeer R.J., Casselman A., Waddell S., Reppert S.M. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila* // *Nature*. 2008. Vol. 454. P. 1014–1018.
- Gegeer R.J., Foley L.E., Casselman A., Reppert S.M. Animal cryptochromes mediate magnetoreception by an unconventional photochemical mechanism // *Nature*. 2010. Vol. 463. P. 804–807.
- Ghione S., Mezzasalma L., Del Seppia C., Papi Do F. Do geomagnetic disturbances of solar origin affect arterial blood pressure? // *J. Hum. Hypertens.* 1998. Vol. 12. P. 749–754.
- Gmitrov J., Gmitrova A. Geomagnetic field effect on cardiovascular regulation // *Bioelectromagnetics*. 2004. Vol. 25. P. 92–101.
- Golovanova I.L., Filippov A.A., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Impact of simulated geomagnetic storm on activity of digestive glycosidases in roach *Rutilus rutilus* underyearlings // *J. Ichthyol.* 2015. Vol. 55. № 4. P. 590–595.
- Griffin E.A., Staknis D., Weitz C.J. Light-independent role of CRY1 and CRY2 in the mammalian circadian clock // *Science*. 1999. Vol. 286. P. 768–771.
- Guglielmi A.V., Pokhotelov O.A. *Geoelectromagnetic Waves*. Bristol and Philadelphia: Institute of Physics Publishing, 1996.
- Gunther A., Einwich A., Sjulstok E., Feederle R., Bolte P., Koch K.W., Solov'yov I.A., Mouritsen H. Double-Cone Localization and Seasonal Expression Pattern Suggest a Role in Magnetoreception for European Robin Cryptochrome 4 // *Curr. Biol.* 2018. Vol. 28. № 2. P. 211–223.
- Gurfinkel Yu.I., Vasin A.L., Pishchalnikov R.Yu., Sarimov R.M., Sasonko M.L., Matveeva T.A. Geomagnetic storm under laboratory conditions: randomized experiment // *Int. J. Biometeorol.* 2018. Vol. 62. № 4. P. 501–512.

- Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M., Mouritsen H. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird // P. Natl. Acad. Sci. USA. 2010. Vol. 107. P. 9394–9399.
- Holmes S.W., Sugden D. Proceedings: The effect of melatonin on pinealectomy-induced hypertension in the rat // Br. J. Pharmacol. 1976. Vol. 56. № 3. P. 360P–361P.
- Hore P.J., Mouritsen H. The radical-pair mechanism of magnetoreception // Annu. Rev. Biophys. 2016. Vol. 45. P. 299–344.
- Hunt T., Sassone-Corsi P. Riding tandem: circadian clocks and the cell cycle // Cell. 2007. Vol. 129. P. 461–464.
- Izyumov Yu.G., Talikina M.G., Krylov V.V. Blastomere mitosis, hatching, survival rate, and size parameters of prolarvae in the roach *Rutilus rutilus* following exposure of eggs and sperm to main phase of a strong magnetic storm // J. Ichthyol. 2015. Vol. 55. № 1. P. 119–124.
- Jacobs J.A., Kato Y., Matsushita S., Troitskaya V.A. Classification of geomagnetic micropulsations // J. Geophys. Res. 1964. Vol. 69. P. 180–181.
- Jacobson J.I. Pineal-hypothalamic tract mediation of picotesla magnetic fields in the treatment of neurological disorders // Panminerva Med. 1994. Vol. 36. P. 201–205.
- Johnson C.H. Circadian clocks and cell division: what's the pacemaker? // Cell Cycle. 2010. Vol. 9. P. 3864–3873.
- Kantserova N.P., Krylov V.V., Lysenko L.A., Nemova N.N. Geomagnetic storm effects on the calpain family calcium-dependent proteases of some invertebrate and fish species // Russ. J. Bioorgan. Chem. 2018. Vol. 44. № 1. P. 73–79.
- Karasek M., Lerchl A. Melatonin and magnetic fields // Neuroendocrinol. Lett. 2002. Vol. 23. P. 84–87.
- Kavokin K.V. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // Bioelectromagnetics. 2009. Vol. 30. № 5. P. 402–410.
- Keeton W.T., Larkin T.S., Windsor D.M. Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation // J. Comp. Physiol. 1974. Vol. 95. P. 95–103.
- Klein D.C., Roseboom P.H., Coon S.L. New light is shining on the melatonin rhythm enzyme // Trends Endocrinol. Metab. 1996. Vol. 7. P. 106–112.
- Korf H.W., Schomerus C., Stehle J.H. The pineal organ, its hormone melatonin, and the photoneuroendocrine system // Adv. Anat. Embryol. Cell Biol. 1998. Vol. 146. P. 1–100.
- Korkmaz A., Topal T., Tan D.X., Reiter R.J. Role of melatonin in metabolic regulation // Rev. Endocr. Metab. Dis. 2009. Vol. 10. № 4. P. 261–70.
- Kowalski U., Wiltshko R., Fuller E. Normal fluctuations of the geomagnetic field may affect initial orientation in pigeons // J. Comp. Physiol. A. 1988. Vol. 163. P. 593–600.
- Krylov V.V., Zotov O.D., Osipova E.A., Znobishcheva A.V., Demtsun N.A. Influence of simulated H component of a typical magnetic storm on early ontogeny of *Daphnia magna* Straus // Biophysics. 2010a. Vol. 55. № 4. P. 615–618.
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Zotov O.D., Osipova E.A. Effects of an induced magnetic storm on the early ontogenesis of roach *Rutilus rutilus* (L.) // Inland Water Biol. 2010b. Vol. 3. № 4. P. 356–359.
- Krylov V.V., Osipova E.A., Pankova N.A., Talikina M.G., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Batrakova A.A., Nepomnyashchikh V.A. The effect of a temporal shift in diurnal geomagnetic variation on roach *Rutilus rutilus* L. embryos: a comparison with effects of simulated geomagnetic storms // Biophysics. 2017. Vol. 62. P. 675–681.
- Krylov V.V., Zotov O.D., Klain B.I., Ushakova N.V., Kantserova N.P., Znobisheva A.V., Izyumov Yu.G., Kuz'mina V.V., Morozov A.A., Lysenko L.A., Nemova N.N., Osipova E.A. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: the impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals // J. Atmos. Sol-Terr. Phys. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36.
- Krylov V.V., Kantserova N.P., Lysenko L.A., Osipova E.A. A simulated geomagnetic storm unsynchronizes with diurnal geomagnetic variation affecting calpain activity in roach and great pond snail // 2018. Preparing for publication.
- Kume K., Zylka M.J., Sriram S., Shearman L.P., Weaver D.R., Jin X., Maywood E.S., Hastings M.H., Reppert S.M. mCRY1 and mCRY2 are essential components of the negative limb of the circadian clock feedback loop // Cell. 1999. Vol. 98. P. 193–205.
- Kuritzky A., Zoldan Y., Hering R., Stoupe E. Geomagnetic activity and the severity of the migraine attack // Headache. 1987. Vol. 27. P. 87–89.
- Kuz'mina V.V., Ushakova N.V., Krylov V.V., Petrov D.V. The effects of geomagnetic storms on proteinase and glycosidase activities in fish intestinal mucosa // Biol. Bull+. 2014. Vol. 41. № 2. P. 154–160.
- Larkin T.S., Keeton W.T. Bar magnets mask the effect of normal magnetic disturbances on pigeon orientation // J. Comp. Physiol. 1976. Vol. 110. P. 227–231.
- Lednev V.V., Belova N.A., Ermakov A.M., Akimov E.B., Tonevitskii A.G. Modulation of cardiac rhythms in humans exposed to extremely weak alternating magnetic fields // Biophysics. 2008. Vol. 53. № 6. P. 648–654.
- Loewe C.A., Prolss G.W. Classification and mean behavior of magnetic storms // J. Geophys. Res. Space Phys. 1997. Vol. 102. P. 14209–14213.
- Lohmann K.J. Protein complexes: a candidate magnetoreceptor // Nat. Mater. 2016. Vol. 15. P. 136–138.
- Maeda K., Henbest K.B., Cintolesi F., Kuprov I., Rodgers C.T., Liddell P.A., Gust D., Timmel C.R., Hore P.J. Chemical compass model of avian magnetoreception // Nature. 2008. Vol. 453. P. 387–390.
- Maeda K., Wedge C.J., Storey J.G., Henbest K.B., Liddell P.A., Kodis G., Gust D., Hore P.J., Timmel C.R. Spin-selective recombination kinetics of a model chemical magnetoreceptor // Chem. Commun. 2011. Vol. 47. P. 6563–6565.

- Mandilaras K., Missirlis F. Genes for iron metabolism influence circadian rhythms in *Drosophila melanogaster* // *Metallomics*. 2012. Vol. 4. P. 928–936.
- Martinez-Breton J.L., Mendoza B., Miranda-Anaya M., Duran P., Flores-Chavez P.L. Artificial reproduction of magnetic fields produced by a natural geomagnetic storm increases systolic blood pressure in rats // *Int. J. Biometeorol.* 2016. Vol. 60. № 11. P. 1753–1760.
- Martinez-Breton J.L., Mendoza B. Effects of magnetic fields produced by simulated and real geomagnetic storms on rats // *Adv. Space. Res.* 2016. Vol. 57. P. 1402–1410.
- Masri S., Cervantes M., Sassone-Corsi P. The circadian clock and cell cycle: interconnected biological circuits // *Curr. Opin. Cell Biol.* 2013. Vol. 25. № 6. P. 730–734.
- Mei Q., Dvornyk V. Evolutionary History of the Photolyase/Cryptochrome Superfamily in Eukaryotes // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10. № 9. e0135940.
- Meister M. Physical limits to magnetogenetics // *eLife*. 2016. Vol. 5. e17210.
- Mendoza B., de la Pena S.S. Solar activity and human health at middle and low geomagnetic latitudes in Central America // *Adv. Space Res.* 2010. Vol. 46. P. 449–459.
- Michon A.L., Persinger M.A. Experimental simulation of the effects of increased geomagnetic activity upon nocturnal seizures in epileptic rats // *Neurosci. Lett.* 1997. Vol. 224. P. 53–56.
- Mouritsen H., Hore P.J. The magnetic retina: light-dependent and trigeminal magnetoreception in migratory birds // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2012. Vol. 22. P. 343–352.
- Muller P., Ahmad M. Light activated cryptochrome reacts with molecular oxygen to form a flavin-superoxide radical pair consistent with magnetoreception // *J. Biol. Chem.* 2011. Vol. 286. P. 21033–21040.
- Mulligan B.P., Persinger M.A. Experimental simulation of the effects of sudden increases in geomagnetic activity upon quantitative measures of human brain activity: Validation of correlational studies // *Neurosci. Lett.* 2012. Vol. 516. P. 54–56.
- Muraveiko V.M., Stepanyuk I.A., Zenzerov V.S. The response of the crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) to geomagnetic storms // *Dokl. Biol. Sci.* 2013. Vol. 448. P. 10–12.
- Nanush'yan E.R., Murashev V.V. Induction of multinuclear cells in the apical meristems of *Allium cepa* by geomagnetic field outrages // *Russ. J. Plant. Physiol.* 2003. Vol. 50. P. 522–526.
- Nishida A. *Geomagnetic Diagnosis of the Magnetosphere*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1978.
- Oinuma S., Kubo Y., Otsuka K., Yamanaka T., Murakami S., Matsuoka O., Ohkawa S., Cornélissen G., Weydahl A., Holmeslet B., Hall C., Halberg F. Graded response of heart rate variability, associated with an alteration of geomagnetic activity in a subarctic area // *Biomed. Pharmacother.* 2002. Vol. 56(Suppl. 2). P. 284s–288s.
- Olah A., Jozsa R., Csernus V., Sandor J., Muller A., Zeman M., Hoogerwerf W., Cornelissen G., Halberg F. Stress, geomagnetic disturbance, infradian and circadian sampling for circulating corticosterone and models of human depression? // *Neurotox. Res.* 2008. Vol. 13. № 2. P. 85–96.
- Ossenkopp K.P., Kavaliers M., Hirst M. Reduced nocturnal morphine analgesia in mice following a geomagnetic disturbance // *Neurosci. Lett.* 1983. Vol. 40. P. 321–325.
- Otsuka K., Cornelissen G., Weydahl A., Holmeslet B., Hansen T.L., Shinagawa M., Kubo Y., Nishimura Y., Omori K., Yano S., Halberg F. Geomagnetic disturbance associated with decrease in heart rate variability in a subarctic area // *Biomed. Pharmacother.* 2001. Vol. 55(Suppl. 1). P. 51–56.
- Pacak K., Palkovits M. Stressor specificity of central neuroendocrine responses: Implications for stress-related disorders // *Endocr. Rev.* 2001. Vol. 22. P. 502–548.
- Palmer S.J., Rycroft M.J., Cermack M. Solar and geomagnetic activity, extremely low frequency magnetic and electric fields and human health at the Earth's surface // *Surv. Geophys.* 2006. Vol. 27. P. 557–595.
- Pedersen J.B., Nielsen C., Solov'yov I.A. Multiscale description of avian migration: from chemical compass to behaviour modeling // *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6. 36709.
- Persinger M.A., McKay B.E., O'Donovan C.A., Koren S.A. Sudden death in epileptic rats exposed to nocturnal magnetic fields that simulate the shape and the intensity of sudden changes in geomagnetic activity: an experiment in response to Schnabel, Beblo and May // *Int. J. Biometeorol.* 2005. Vol. 49. № 4. P. 256–261.
- Persinger M.A. Day time wheel running activity in laboratory rats following geomagnetic event of 5–6 July 1974 // *Int. J. Biometeorol.* 1976. Vol. 20. P. 19–22.
- Pinzon-Rodriguez A., Bensch S., Muheim R. Expression patterns of cryptochrome genes in avian retina suggest involvement of Cry4 in light-dependent magnetoreception // *J. R. Soc Interface*. 2018. DOI:10.1098/rsif.2018.0058.
- Polk C. *Schumann Resonances* // *CRC Handbook of Atmospheric*. Boca Raton: CRC Press, 1982. P. 111–177.
- Qin S.Y., Yin H., Yang C.L., Dou Y.F., Liu Z.M., Zhang P., Yu H., Huang Y.L., Feng J., Hao J.F., Hao J., Deng L., Yan X., Dong X., Zhao Z., Jiang T., Wang H.W., Luo S.J., Xie C. A magnetic protein biocompass // *Nat. Mater.* 2016. Vol. 15. P. 217–226.
- Reiter R.J. Pineal melatonin: cell biology of its synthesis and of its physiological interactions // *Endocr. Rev.* 1991. Vol. 12. P. 151–180.
- Reiter R.J. Electromagnetic fields and melatonin production // *Biomed. Pharmacother.* 1993. Vol. 47. № 10. P. 439–444.
- Reppert S.M., Weaver D.R. Coordination of circadian timing in mammals // *Nature*. 2002. Vol. 418. P. 935–941.
- Ritz T., Adem S., Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // *Biophys. J.* 2000. Vol. 78. P. 707–718.

- Romanovskij A.V., Pesnya D.S., Izvekov E.I., Krylov V.V., Nepomnyashchikh V.A. The behavior of male *Danio rerio* Hamilton after exposure of fish embryos to a simulated geomagnetic storm // *Biophysics*. 2014. Vol. 59. № 6. P. 935–939.
- Ross B., Mehta S., Zhang J. Molecular tools for acute spatiotemporal manipulation of signal transduction // *Curr. Opin. Chem. Biol.* 2016. Vol. 34. P. 135–142.
- Sancar A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors // *Chem. Rev.* 2003. Vol. 103. P. 2203–2237.
- Sandyk R. Treatment with AC pulsed electromagnetic fields improves the response to levodopa in Parkinson's disease // *Int. J. Neurosci.* 1997. Vol. 91. P. 189–197.
- Schibler U., Sassone-Corsi P. A web of circadian pacemakers // *Cell*. 2002. Vol. 111. P. 919–922.
- Semm P., Schneider T., Vollrath L. Effects of an earth-strength magnetic field on electrical activity of pineal cells // *Nature*. 1980. Vol. 288. P. 607–608.
- Sentman D.D., Fraser B.J. Simultaneous observations of Schumann resonances in California and Australia - evidence for intensity modulation by the local height of the D-region // *J. Geophys. Res. Space Phys.* 1991. Vol. 96. P. 15973–15984.
- Sewerynek E. Melatonin and the cardiovascular system // *Neuroendocrinol. Lett.* 2002. Vol. 23. P. 79–83.
- Solov'yov I.A., Chandler D.E., Schulten K. Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* cryptochrome-1 // *Biophys. J.* 2007. Vol. 92. P. 2711–2726.
- Solov'yov I.A., Schulten K. Magnetoreception through cryptochrome may involve superoxide // *Biophys. J.* 2009. Vol. 96. P. 4804–4813.
- Stoupe E., Monselise Y., Lahav J. Changes in autoimmune markers of the anti-cardiolipin syndrome on days of extreme geomagnetic activity // *J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol.* 2006. Vol. 17. P. 269–278.
- Stoupe E., Petrauskienė J., Kaledienė R., Domarkienė S., Abramson E., Sulkes J. Distribution of deaths from ischemic heart disease and stroke. Environmental and aging influences in men and women // *J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol.* 1996. Vol. 7. P. 303–319.
- Stoupe E., Shimshoni M. Hospital cardiovascular deaths and total distribution of deaths in 180 consecutive months with different cosmic physical activity: a correlative study (1974–1988) // *Int. J. Biometeorol.* 1991. Vol. 35. P. 6–9.
- Stoupe E. The effect of geomagnetic activity on cardiovascular parameters // *Biomed. Pharmacother.* 2002. Vol. 56(Suppl. 2). P. 247s–256s.
- Sugiura M., Kamei T. Equatorial Dst index 1957–1986 // *IAGA Bulletin*. 1991. Vol. 40. P. 1–246.
- Takahashi K., Toth B.A., Olson J.V. An automated procedure for near-real-time Kp estimates // *J. Geophys. Res. Space Phys.* 2001. Vol. 106. P. 21017–21032.
- Talikina M.G., Krylov V.V., Izyumov Yu.G., Chebotareva Yu.V. The effect of a typical magnetic storm on mitosis in the embryo cells and the length and weight of roach (*Rutilus rutilus* L.) prolarvae // *Inland Water Biol.* 2013a. Vol. 6. № 1. P. 48–51.
- Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Response of animal and vegetative cells to the effect of a typical magnetic storm // *Izv. Atmos. Ocean. Phys.* 2013b. Vol. 49. № 8. P. 779–783.
- Tavel M.E. The placebo effect: the good, the bad, and the ugly // *Am. J. Med.* 2014. Vol. 127. P. 484–488.
- Toutou Y., Bogdan A., Lambrozo J., Selmaoui B. Is melatonin the hormonal missing link between magnetic field effects and human diseases? // *Cancer Cause Control*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 547–552.
- Toutou Y., Selmaoui B. The effects of extremely low-frequency magnetic fields on melatonin and cortisol, two marker rhythms of the circadian system // *Dialogues Clin. Neurosci.* 2012. Vol. 14. № 4. P. 381–399.
- Tran A., Polk C. Schumann resonances and electrical conductivity of the atmosphere and lower ionosphere – I. Effects of conductivity at various altitudes on resonance frequencies and attenuation // *J. Atmos. Sol-Terr. Phys.* 1979. Vol. 41. P. 1241–1248.
- Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., Breuss M., Pichler P., Cadiou H., Saunders M., Lythgoe M., Shaw J., Keays D.A. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons // *Nature*. 2012. Vol. 484. P. 367–370.
- Wan G.J., Wang W.J., Xu J.J., Yang Q.F., Dai M.J., Zhang F.J., Sword G.A., Pan W.D., Chen F.J. Cryptochromes and hormone signal transduction under near-zero magnetic fields: new clues to magnetic field effects in a rice planthopper // *PLoS One*. 2015. Vol. 10. № 7. e0132966.
- Wan G.J., Yuan R., Wang W.J., Fu K.Y., Zhao J.Y., Jiang S.L., Pan W.D., Sword G.A., Chen F.J. Reduced geomagnetic field may affect positive phototaxis and flight capacity of a migratory rice planthopper // *Anim. Behav.* 2016. Vol. 121. P. 107–116.
- Welker H.A., Semm P., Willig R.P., Commentz J.C., Wiltshko W., Vollrath L. Effects of an artificial magnetic-field on serotonin-n-acetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // *Exp. Brain Res.* 1983. Vol. 50. P. 426–432.
- Weydahl A., Sothorn R.B., Cornelissen G., Wetterberg L. Geomagnetic activity influences the melatonin secretion at latitude 70 degrees N // *Biomed. Pharmacother.* 2001. Vol. 55. P. 57s–62s.
- Weydahl A., Sothorn R.B., Cornelissen G. Non-linear relation of heart rate variability during exercise recovery with local geomagnetic activity // *Biomed. Pharmacother.* 2002. Vol. 56(Suppl. 2). P. 298–300.
- Williams E.R. The Schumann resonance - a global tropical thermometer // *Science*. 1992. Vol. 256. P. 1184–1187.

- Wilson B.W., Stevens R.G., Anderson L.E. Neuroendocrine mediated effects of electromagnetic-field exposure: possible role of the pineal gland // *Life Sci.* 1989. Vol. 45. № 15. P. 1319–1332.
- Wiltshko R., Stapput K., Ritz T., Thalau P., Wiltshko W. Magnetoreception in birds: different physical processes for two types of directional responses // *Hfsp. J.* 2007. Vol. 1. P. 41–48.
- Yamanaka Y., Suzuki Y., Todo T., Honma K., Honma S. Loss of circadian rhythm and light-induced suppression of pineal melatonin levels in Cry1 and Cry2 double-deficient mice // *Genes Cells.* 2010. Vol. 15. P. 1063–1071.
- Yamazaki Y., Maute A. Sq and EEJ - a review on the daily variation of the geomagnetic field caused by ionospheric dynamo currents // *Space Sci. Rev.* 2017. Vol. 206. P. 299–405.
- Yermolaev Y.I., Yermolaev M.Y. Statistic study on the geomagnetic storm effectiveness of solar and interplanetary events // *Adv. Space Res.* 2006. Vol. 37. P. 1175–1181.
- Yoshii T., Ahmad M., Helfrich-Forster C. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila's* circadian clock // *Plos Biol.* 2009. Vol. 7. P. 813–819.
- Yu H.S., Rieter R.J. Melatonin. Biosynthesis, Physiological Effects, and Clinical Applications. Boca Raton: CRC Press, 1993.
- Zapka M., Heyers D., Hein C.M., Engels S., Schneider N.L., Hans J., Weiler S., Dreyer D., Kishkinev D., Wild J.M., Mouritsen H. Visual but not trigeminal mediation of magnetic compass information in a migratory bird // *Nature.* 2009. Vol. 461. P. 1274–1277.
- Zenchenko T.A., Jordanova M., Poskotinova L.V., Medvedeva A.A., Alenikova A.E., Khorseva N.I. Synchronization between human heart rate dynamics and Pc5 geomagnetic pulsations at different latitudes // *Biophysics.* 2014. Vol. 59. № 6. P. 965–972.
- Zenchenko, T.A., Medvedeva, A.A., Potolitsyna, N.N., Parshukova O.I., Boiko E.R. Correlation of the dynamics of minute-scale heart rate oscillations and biochemical parameters of the blood in healthy subjects to Pc5–6 geomagnetic pulsations // *Biophysics.* 2015. Vol. 60. № 2. P. 309–316.
- Zenchenko, T.A., Poskotinova, L.V., Rekhina, A.G., Zaslavskaya R.M. Relation between microcirculation parameters and Pc3 geomagnetic pulsations // *Biophysics.* 2010. Vol. 55. № 4. P. 646–651.
- Zhadin M.N. Review of Russian literature on biological action of DC and low-frequency AC magnetic fields // *Bioelectromagnetics.* 2001. Vol. 22. P. 27–45.
- Zhou Z., Peng X., Chen J., Wu X., Wang Y., Hong Y. Identification of zebrafish magnetoreceptor and cryptochrome homologs // *Sci. China Life Sci.* 2016. Vol. 59. № 12. P. 1324–1331.

REFERENCES

- Akasofu S.I., Chapman S. Solar-Terrestrial Physics: Clarendon Press, 1972.
- Anninos P., Adamopoulos A., Kotini A., Tsagas N. MEG evaluation of pico-Tesla external TMS on multiple sclerosis patients // *Mult. Scler. Relat. Disord.* 2016. Vol. 8. P. 45–53.
- Arendt J. Melatonin and the Mammalian Pineal Gland. London: Chapman & Hall, 1995.
- Azcaratea T., Mendoza B., Levi J.R. Influence of geomagnetic activity and atmospheric pressure on human arterial pressure during the solar cycle 24 // *Adv. Space Res.* 2016. Vol. 58. P. 2116–2125.
- Babayev E.S., Allahverdiyeva A.A. Effects of geomagnetic activity variations on the physiological and psychological state of functionally healthy humans: Some results of Azerbaijani studies // *Adv. Space Res.* 2007. Vol. 40. P. 1941–1951.
- Bardasano J.L., Cos S., Picazo M.L. Numerical variation in synaptic ribbons of rat pinealocytes under magnetic storm conditions and on calm days // *J. Hirnforsch.* 1989. Vol. 30. P. 639–643.
- Bartels J. The standardized index Ks and the planetary index Kp // *IATME Bulletin.* 1949. Vol. 12b. P. 97–120.
- Bartels J., Heck N.H., Johnston H.F. The three-hour-range index measuring geomagnetic activity // *Terr. Mag. Atmos. Electr.* 1939. Vol. 44. P. 411–454.
- Bartsch C., Bartsch H., Seebald E., Kupper H., Mecke D. Modulation of pineal activity during the 23rd sunspot cycle: melatonin rise during the ascending phase of the cycle is accompanied by an increase of the sympathetic tone // *Indian J. Exp. Biol.* 2014. Vol. 52. P. 438–447.
- Bartsch H., Bartsch C., Mecke D., Lippert T.H. Seasonality of pineal melatonin production in the rat - possible synchronization by the geomagnetic field // *Chronobiol. Int.* 1994. Vol. 11. P. 21–26.
- Belova N.A., Ermakov A.M., Znobishcheva A.V., Serebnitskaia L.K., Lednev V.V. The influence of extremely weak alternating magnetic fields on the regeneration of planarians and the gravitropic response of plants // *Biophysics.* 2010. Vol. 55. № 4. P. 623–627.
- Belova N.A., Pancheliuga V.A. Lednev's model: theory and experiment // *Biophysics.* 2010. Vol. 55. № 4. P. 661–674.
- Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // *J. R. Stat. Soc. Series B.* 1995. Vol. 57. P. 289–300.
- Bergiannaki J., Paparrigopoulos T.J., Stefanis C.N. Seasonal pattern of melatonin excretion in humans: relationship to daylength variation rate and geomagnetic field fluctuations // *Experientia.* 1996. Vol. 52. P. 253–258.
- Berthelier A. The geomagnetic indices: derivation, meaning and use in solar-terrestrial physics // *Solar-Terrestrial Predictions.* 1994. Vol. 4. № 3. P. 3–20.
- Binhi V.N. Magnetobiology: Underlying Physical Problems. London: Academic Press, 2002.

- Biskup T., Paulus B., Okafuji A., Hitomi K., Getzoff E.D., Weber S., Schleicher E. Variable electron transfer pathways in an amphibian cryptochrome: tryptophan versus tyrosine-based radical pairs // *J. Biol. Chem.* 2013. Vol. 288. P. 9249–9260.
- Biskup T., Schleicher E., Okafuji A., Link G., Hitomi K., Getzoff E.D., Weber S. Direct observation of a photoinduced radical pair in a cryptochrome blue-light photoreceptor // *Angew. Chem. Int. Ed.* 2009. Vol. 48. P. 404–447.
- Bliss V.L., Heppner F.H. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field // *Nature*. 1976. Vol. 261. P. 411–412.
- Bockeria L.A., Bockeria O.L., Volkovskaya I.V. Variabel'nost' serdechnogo ritma: metody izmereniya, interpretatsiya, klinicheskoye ispol'zovaniye [Cardiac rhythm variability: methods of measurement, interpretation, clinical use] // *Annaly aritmologii*. 2009. T. 6, № 4. S. 21–32. [In Russian]
- Borisenkov M.F. Vliyaniye sostoyaniya magnitnogo polya Zemli na sutochnuyu dinamiku obshchey antioksidantnoy aktivnosti slyuny cheloveka na severe [The influence of the state of the Earth's magnetic field on the daily dynamics of the total antioxidant activity of human saliva in the north] // *Uspekhi gerontologii*. 2007. T. 20, № 4. S. 56–60. [In Russian]
- Breus T.K., Binhi V.N., Petrukovich A.A. Magnetic factor of the solar terrestrial relations and its impact on the human body: physical problems and prospects for research // *Phys. Usp.* 2016. Vol. 59. P. 502–510.
- Brown F.A., Chow C.S. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // *Physiol. Zool.* 1976. Vol. 49. P. 263–285.
- Buchachenko A.L., Sagdeyev R.Z., Salikhov K.M. Magnitnye i spinovye efekty v khimicheskikh reaktsiyakh [Magnetic and spin effects in chemical reactions]. Novosibirsk: Nauka, 1978. 294 s. [In Russian]
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. Geomagnetic activity and human melatonin metabolite excretion // *Neurosci. Lett.* 2008. Vol. 438. P. 76–79.
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. Geomagnetic disturbances are associated with reduced nocturnal excretion of a melatonin metabolite in humans // *Neurosci. Lett.* 1999. Vol. 266. P. 209–212.
- Cannon P.S., Rycroft M.J. Schumann resonance frequency variations during sudden ionospheric disturbances // *J. Atmos. Sol-Terr. Phys.* 1982. Vol. 44. P. 201–206.
- Chapman S., Bartels J. Geomagnetism. London: Oxford University Press, 1940.
- Chernous S.A. Vozmozhnosti otsenki vliyaniya geliogeofizicheskikh faktorov na zdorov'ye cheloveka metodami variabel'nosti serdechnogo ritma [Possibilities for assessing the influence of heliogeophysical factors on human health using the methods of heart rate variability] // *Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta imeni V.N. Karazina. Seriya meditsina*. 2003. № 5(581). S. 90–91. [In Russian]
- Chernouss S., Vinogradov A., Vlassova E. Geophysical hazard for human health in the circumpolar auroral belt: evidence of a relationship between heart rate variation and electromagnetic disturbances // *Nat. Hazards*. 2001. Vol. 23. P. 121–135.
- Cherry N. Schumann resonances, a plausible biophysical mechanism for the human health effects of Solar/Geomagnetic activity // *Nat. Hazards*. 2002. Vol. 26. P. 279–331.
- Chibisov S.M. Kosmos i biosfera: vliyaniye magnitnykh bur' na khronostrukturu biologicheskikh ritmov [Cosmos and the biosphere: the influence of magnetic storms on the chronostructure of biological rhythms] // *Vestnik RUDN. Seriya: meditsina*. 2006. № 3. S. 35–44. [In Russian]
- Chibisov S.M., Breus T.K., Levitin A.Ye., Drogoval G.M. Biologicheskiye efekty planetarnoy magnitnoy buri [Biological effects of a planetary magnetic storm] // *Biofizika*. 1995. T. 40, № 5. S. 959–968. [In Russian]
- Chibisov S.M., Cornelissen G., Halberg F. Magnetic storm effect on the circulation of rabbits // *Biomed. Pharmacother.* 2004. Vol. 58(Suppl. 1). P. S15–S19.
- Close J. Are stress responses to geomagnetic storms mediated by the cryptochrome compass system? // *P Roy. Soc. B Biol. Sci.* 2012. Vol. 279. P. 2081–2090.
- Cornelissen G., Halberg F., Breus T.K., Syutkina E.V., Baevskii R.M., Weydahl A., Watanabe Y., Otsuka K., Siegelova J., Fiser B., Bakken E.E. Non-Photoc Solar Associations of Heart Rate Variability and Myocardial Infarction // *J. Atmos. Sol-Terr. Phys.* 2002. Vol. 64. P. 707–728.
- Cornelissen G., Halberg F., Sothorn R.B., Hillman D.C., Siegelova J. Blood pressure, heart rate and melatonin cycles synchronization with the season, earth magnetism and solar flares // *Scr. Med. (Brno)*. 2010. Vol. 83. P. 16–32.
- Davis T.N., Sugiura M. Auroral electrojet activity index AE and its universal time variations // *J. Geophys. Res.* 1966. Vol. 71. P. 785–801.
- Dimitrova S., Stoilova I., Yanev T., Cholakov I. Effect of local and global geomagnetic activity on human cardiovascular homeostasis // *Arch. Environ. Occup. Health*. 2004. Vol. 59. P. 84–90.
- Dominguez-Rodriguez A., Abreu-Gonzalez P., Sanchez-Sanchez J.J., Kaski J.C., Reiter R.J. Melatonin and circadian biology in human cardiovascular disease // *J. Pineal. Res.* 2010. Vol. 49. № 1. P. 14–22.
- Dubocovich M.L., Delagrange P., Krause D.N., Sugden D., Cardinali D.P., Olcese J. International union of basic and clinical pharmacology. LXXV. Nomenclature, classification, and pharmacology of G protein-coupled melatonin receptors // *Pharmacol. Rev.* 2010. Vol. 62. № 3. P. 343–380.
- Dunlap J.C. Molecular bases for circadian clocks // *Cell*. 1999. Vol. 96. № 2. P. 271–290.
- Dupont M.J., McKay B.E., Parker G., Persinger M.A. Geophysical variables and behavior: XCIX. Reductions in numbers of neurons within the parasolitary nucleus in rats exposed perinatally to a magnetic pattern designed to imitate

- geomagnetic continuous pulsations: implications for sudden infant death // *Percept. Motor Skill*. 2004. Vol. 98. № 3. P. 958–966.
- Fares Saba M.M., Gonzalez W.D., clua de Gonzalez A.L. Relationships between the AE, ap and Dst indices near solar minimum (1974) and at solar maximum (1979) // *Ann. Geophys.* 1997. Vol. 15. P. 1265–1270.
- Fleissner G., Stahl B., Thalau P., Falkenberg G., Fleissner G. A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons // *Naturwissenschaften*. 2007. Vol. 94. P. 631–642.
- Foley L.E., Gegear R.J., Reppert S.M. Human cryptochrome exhibits light-dependent magnetosensitivity // *Nat. Commun.* 2011. Vol. 2. 356.
- Gegear R.J., Casselman A., Waddell S., Reppert S.M. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila* // *Nature*. 2008. Vol. 454. P. 1014–1018.
- Gegear R.J., Foley L.E., Casselman A., Reppert S.M. Animal cryptochromes mediate magnetoreception by an unconventional photochemical mechanism // *Nature*. 2010. Vol. 463. P. 804–807.
- Ghione S., Mezzasalma L., Del Seppia C., Papi Do F. Do geomagnetic disturbances of solar origin affect arterial blood pressure? // *J. Hum. Hypertens.* 1998. Vol. 12. P. 749–754.
- Gmitrov J., Gmitrova A. Geomagnetic field effect on cardiovascular regulation // *Bioelectromagnetics*. 2004. Vol. 25. P. 92–101.
- Golovanova I.L., Filippov A.A., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Impact of simulated geomagnetic storm on activity of digestive glycosidases in roach *Rutilus rutilus* underyearlings // *J. Ichthyol.* 2015. Vol. 55. № 4. P. 590–595.
- Griffin E.A., Staknis D., Weitz C.J. Light-independent role of CRY1 and CRY2 in the mammalian circadian clock // *Science*. 1999. Vol. 286. P. 768–771.
- Guglielmi A.V., Pokhotelov O.A. *Geoelectromagnetic Waves*. Bristol and Philadelphia: Institute of Physics Publishing, 1996.
- Gunther A., Einwich A., Sjulstok E., Feederle R., Bolte P., Koch K.W., Solov'yov I.A., Mouritsen H. Double-Cone Localization and Seasonal Expression Pattern Suggest a Role in Magnetoreception for European Robin Cryptochrome 4 // *Curr. Biol.* 2018. Vol. 28. № 2. P. 211–223.
- Gurfinkel Yu.I., Vasin A.L., Pishchalnikov R.Yu., Sarimov R.M., Sasonko M.L., Matveeva T.A. Geomagnetic storm under laboratory conditions: randomized experiment // *Int. J. Biometeorol.* 2018. Vol. 62. № 4. P. 501–512.
- Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M., Mouritsen H. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird // *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010. Vol. 107. P. 9394–9399.
- Holmes S.W., Sugden D. Proceedings: The effect of melatonin on pinealectomy-induced hypertension in the rat // *Br. J. Pharmacol.* 1976. Vol. 56. № 3. P. 360P–361P.
- Hore P.J., Mouritsen H. The radical-pair mechanism of magnetoreception // *Annu. Rev. Biophys.* 2016. Vol. 45. P. 299–344.
- Hunt T., Sassone-Corsi P. Riding tandem: circadian clocks and the cell cycle // *Cell*. 2007. Vol. 129. P. 461–464.
- Izyumov Yu.G., Talikina M.G., Krylov V.V. Blastomere mitosis, hatching, survival rate, and size parameters of prolarvae in the roach *Rutilus rutilus* following exposure of eggs and sperm to main phase of a strong magnetic storm // *J. Ichthyol.* 2015. Vol. 55. № 1. P. 119–124.
- Jacobs J.A., Kato Y., Matsushita S., Troitskaya V.A. Classification of geomagnetic micropulsations // *J. Geophys. Res.* 1964. Vol. 69. P. 180–181.
- Jacobson J.I. Pineal-hypothalamic tract mediation of picotesla magnetic fields in the treatment of neurological disorders // *Panminerva Med.* 1994. Vol. 36. P. 201–205.
- Johnson C.H. Circadian clocks and cell division: what's the pacemaker? // *Cell Cycle*. 2010. Vol. 9. P. 3864–3873.
- Kantserova N.P., Krylov V.V., Lysenko L.A., Nemova N.N. Geomagnetic storm effects on the calpain family calcium-dependent proteases of some invertebrate and fish species // *Russ. J. Bioorgan. Chem.* 2018. Vol. 44. № 1. P. 73–79.
- Karasek M., Lerchl A. Melatonin and magnetic fields // *Neuroendocrinol. Lett.* 2002. Vol. 23. P. 84–87.
- Kavokin K.V. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // *Bioelectromagnetics*. 2009. Vol. 30. № 5. P. 402–410.
- Keeton W.T., Larkin T.S., Windsor D.M. Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation // *J. Comp. Physiol.* 1974. Vol. 95. P. 95–103.
- Klein D.C., Roseboom P.H., Coon S.L. New light is shining on the melatonin rhythm enzyme // *Trends Endocrinol. Metab.* 1996. Vol. 7. P. 106–112.
- Korf H.W., Schomerus C., Stehle J.H. The pineal organ, its hormone melatonin, and the photoneuroendocrine system // *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 1998. Vol. 146. P. 1–100.
- Korkmaz A., Topal T., Tan D.X., Reiter R.J. Role of melatonin in metabolic regulation // *Rev. Endocr. Metab. Dis.* 2009. Vol. 10. № 4. P. 261–70.
- Kowalski U., Wiltshko R., Fuller E. Normal fluctuations of the geomagnetic field may affect initial orientation in pigeons // *J. Comp. Physiol. A*. 1988. Vol. 163. P. 593–600.
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Zotov O.D., Osipova E.A. Effects of an induced magnetic storm on the early ontogenesis of roach *Rutilus rutilus* (L.) // *Inland Water Biol.* 2010b. Vol. 3. № 4. P. 356–359.

- Krylov V.V., Kantserova N.P., Lysenko L.A., Osipova E.A. A simulated geomagnetic storm unsynchronizes with diurnal geomagnetic variation affecting calpain activity in roach and great pond snail // 2018. Preparing for publication.
- Krylov V.V., Osipova E.A., Pankova N.A., Talikina M.G., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Batrakova A.A., Nepomnyashchikh V.A. The effect of a temporal shift in diurnal geomagnetic variation on roach *Rutilus rutilus* L. embryos: a comparison with effects of simulated geomagnetic storms // Biophysics. 2017. Vol. 62. P. 675–681.
- Krylov V.V., Zotov O.D., Klain B.I., Ushakova N.V., Kantserova N.P., Znobisheva A.V., Izyumov Yu.G., Kuz'mina V.V., Morozov A.A., Lysenko L.A., Nemova N.N., Osipova E.A. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: the impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals // J. Atmos. Sol-Terr. Phys. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36.
- Krylov V.V., Zotov O.D., Osipova E.A., Znobishcheva A.V., Demtsun N.A. Influence of simulated H component of a typical magnetic storm on early ontogeny of *Daphnia magna* Straus // Biophysics. 2010a. Vol. 55. № 4. P. 615–618.
- Kume K., Zylka M.J., Sriram S., Shearman L.P., Weaver D.R., Jin X., Maywood E.S., Hastings M.H., Reppert S.M. mCRY1 and mCRY2 are essential components of the negative limb of the circadian clock feedback loop // Cell. 1999. Vol. 98. P. 193–205.
- Kuritzky A., Zoldan Y., Hering R., Stoupe E. Geomagnetic activity and the severity of the migraine attack // Headache. 1987. Vol. 27. P. 87–89.
- Kuz'mina V.V., Ushakova N.V., Krylov V.V., Petrov D.V. The effects of geomagnetic storms on proteinase and glycosidase activities in fish intestinal mucosa // Biol. Bull. 2014. Vol. 41. № 2. P. 154–160.
- Larkin T.S., Keeton W.T. Bar magnets mask the effect of normal magnetic disturbances on pigeon orientation // J. Comp. Physiol. 1976. Vol. 110. P. 227–231.
- Lednev V.V. Biologicheskiye efekty krayne slabykh peremennykh magnitnykh poley: identifikatsiya pervichnykh misheney [Biological effects of extremely weak variable magnetic fields: identification of primary targets] // Modelirovaniye geofizicheskikh protsessov. M.: IFZ RAN, 2003. S. 130–136. [In Russian]
- Lednev V.V., Belova N.A., Ermakov A.M., Akimov E.B., Tonevitskii A.G. Modulation of cardiac rhythms in humans exposed to extremely weak alternating magnetic fields // Biophysics. 2008. Vol. 53. № 6. P. 648–654.
- Lednev V.V., Belova N.A., Pozhdectvenckaya Z.E., Tipac Kh.P. Bioeffekty slabykh peremennykh magnitnykh poley i biologicheskiye predvestniki zemletryaseniy [Biological effects of weak alternating magnetic fields and biological precursors of earthquakes] // Geofizicheskiye protsessy i biosfera. 2003. T. 2, № 1. S. 3–11. [In Russian]
- Loewe C.A., Pross G.W. Classification and mean behavior of magnetic storms // J. Geophys. Res. Space Phys. 1997. Vol. 102. P. 14209–14213.
- Lohmann K.J. Protein complexes: a candidate magnetoreceptor // Nat. Mater. 2016. Vol. 15. P. 136–138.
- Maeda K., Henbest K.B., Cintolesi F., Kuprov I., Rodgers C.T., Liddell P.A., Gust D., Timmel C.R., Hore P.J. Chemical compass model of avian magnetoreception // Nature. 2008. Vol. 453. P. 387–390.
- Maeda K., Wedge C.J., Storey J.G., Henbest K.B., Liddell P.A., Kodis G., Gust D., Hore P.J., Timmel C.R. Spin-selective recombination kinetics of a model chemical magnetoreceptor // Chem. Commun. 2011. Vol. 47. P. 6563–6565.
- Makarov L.M. Vliyaniye geomagnitnogo polya na tsirkadnyuyu variabel'nost' ritma serdtsa [Influence of the geomagnetic field on circadian heart rate variability] // Klinicheskaya meditsina. 1997a. T. 75, № 2. S. 22–26. [In Russian]
- Makarov L.M. Vozmozhnoye vliyaniye izmeneniy geomagnitnogo polya na dinamiku tsirkadnykh bioritmov serdtsa u detey [Possible influence of geomagnetic field changes on the dynamics of circadian heart biorhythms in children] // Kardiologiya. 1997b. T. 37, № 5. S. 59–62. [In Russian]
- Mandilaras K., Missirlis F. Genes for iron metabolism influence circadian rhythms in *Drosophila melanogaster* // Metallomics. 2012. Vol. 4. P. 928–936.
- Martinez-Breton J.L., Mendoza B. Effects of magnetic fields produced by simulated and real geomagnetic storms on rats // Adv. Space. Res. 2016. Vol. 57. P. 1402–1410.
- Martinez-Breton J.L., Mendoza B., Miranda-Anaya M., Duran P., Flores-Chavez P.L. Artificial reproduction of magnetic fields produced by a natural geomagnetic storm increases systolic blood pressure in rats // Int. J. Biometeorol. 2016. Vol. 60. № 11. P. 1753–1760.
- Martynova A.A., Pryanichnikov S.V., Pozharskaya V.V., Belisheva N.K. Adaptatsiya detey zapolyar'ya k usloviyam srednikh shirot pri razlichnom urovne geomagnitnoy aktivnosti (na primere ozdorovitel'nogo kompleksa «Ekovit» KNTS RAN v Voronezhskoy oblasti) [Adaptation of northern children to the middle latitudes (exemplified with the health centre "Ecovit" of the KSC RAS, Voronezh region) under various levels of geomagnetic activity] // Vestnik Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN. 2013. № 2(13). S. 54–63. [In Russian]
- Masri S., Cervantes M., Sassone-Corsi P. The circadian clock and cell cycle: interconnected biological circuits // Curr. Opin. Cell Biol. 2013. Vol. 25. № 6. P. 730–734.
- Mei Q., Dvornyk V. Evolutionary History of the Photolyase/Cryptochrome Superfamily in Eukaryotes // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. № 9. e0135940.
- Meister M. Physical limits to magnetogenetics // eLife. 2016. Vol. 5. e17210.
- Mendoza B., de la Pena S.S. Solar activity and human health at middle and low geomagnetic latitudes in Central America // Adv. Space Res. 2010. Vol. 46. P. 449–459.
- Michon A.L., Persinger M.A. Experimental simulation of the effects of increased geomagnetic activity upon nocturnal seizures in epileptic rats // Neurosci. Lett. 1997. Vol. 224. P. 53–56.

- Mouritsen H., Hore P.J. The magnetic retina: light-dependent and trigeminal magnetoreception in migratory birds // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2012. Vol. 22. P. 343–352.
- Muller P., Ahmad M. Light activated cryptochrome reacts with molecular oxygen to form a flavin-superoxide radical pair consistent with magnetoreception // *J. Biol. Chem.* 2011. Vol. 286. P. 21033–21040.
- Mulligan B.P., Persinger M.A. Experimental simulation of the effects of sudden increases in geomagnetic activity upon quantitative measures of human brain activity: Validation of correlational studies // *Neurosci. Lett.* 2012. Vol. 516. P. 54–56.
- Muraveiko V.M., Stepanyuk I.A., Zenzerov V.S. The response of the crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) to geomagnetic storms // *Dokl. Biol. Sci.* 2013. Vol. 448. P. 10–12.
- Nanush'yan E.R., Murashev V.V. Induction of multinuclear cells in the apical meristems of *Allium cepa* by geomagnetic field outages // *Russ. J. Plant. Physiol.* 2003. Vol. 50. P. 522–526.
- Nishida A. Geomagnetic Diagnosis of the Magnetosphere. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1978.
- Oinuma S., Kubo Y., Otsuka K., Yamanaka T., Murakami S., Matsuoka O., Ohkawa S., Cornélissen G., Weydahl A., Holmeslet B., Hall C., Halberg F. Graded response of heart rate variability, associated with an alteration of geomagnetic activity in a subarctic area // *Biomed. Pharmacother.* 2002. Vol. 56(Suppl. 2). P. 284s–288s.
- Olah A., Jozsa R., Csernus V., Sandor J., Muller A., Zeman M., Hoogerwerf W., Cornelissen G., Halberg F. Stress, geomagnetic disturbance, infradian and circadian sampling for circulating corticosterone and models of human depression? // *Neurotox. Res.* 2008. Vol. 13. № 2. P. 85–96.
- Orayevskiy V.N., Breus T.K., Bayevskiy P.M., Rapoport S.I., Petrov V.M., Barsukova Zh.V., Gurfinkel' Yu.I., Rogoz A.T. Vliyaniye geomagnitnoy aktivnosti na funktsional'noye sostoyaniye organizma [Influence of geomagnetic activity on the functional state of the organism] // *Biofizika.* 1998. T. 43, № 5. S. 819–826. [In Russian]
- Ossenkopp K.P., Kavaliers M., Hirst M. Reduced nocturnal morphine analgesia in mice following a geomagnetic disturbance // *Neurosci. Lett.* 1983. Vol. 40. P. 321–325.
- Otsuka K., Cornelissen G., Weydahl A., Holmeslet B., Hansen T.L., Shinagawa M., Kubo Y., Nishimura Y., Omori K., Yano S., Halberg F. Geomagnetic disturbance associated with decrease in heart rate variability in a subarctic area // *Biomed. Pharmacother.* 2001. Vol. 55(Suppl. 1). P. 51–56
- Pacak K., Palkovits M. Stressor specificity of central neuroendocrine responses: Implications for stress-related disorders // *Endocr. Rev.* 2001. Vol. 22. P. 502–548.
- Palmer S.J., Rycroft M.J., Cermack M. Solar and geomagnetic activity, extremely low frequency magnetic and electric fields and human health at the Earth's surface // *Surv. Geophys.* 2006. Vol. 27. P. 557–595.
- Pedersen J.B., Nielsen C., Solov'yov I.A. Multiscale description of avian migration: from chemical compass to behaviour modeling // *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6. 36709.
- Persinger M.A. Day time wheel running activity in laboratory rats following geomagnetic event of 5–6 July 1974 // *Int. J. Biometeorol.* 1976. Vol. 20. P. 19–22.
- Persinger M.A., McKay B.E., O'Donovan C.A., Koren S.A. Sudden death in epileptic rats exposed to nocturnal magnetic fields that simulate the shape and the intensity of sudden changes in geomagnetic activity: an experiment in response to Schnabel, Beblo and May // *Int. J. Biometeorol.* 2005. Vol. 49. № 4. P. 256–261.
- Petrukovich A.A. Solnechno-zemnyye svyazi i kosmicheskaya pogoda [Solar-terrestrial relations and cosmic weather] // *Plazmennaya geliogeofizika. M.: Nauka*, 2008. S. 175–257. [In Russian]
- Pinzon-Rodriguez A., Bensch S., Muheim R. Expression patterns of cryptochrome genes in avian retina suggest involvement of Cry4 in light-dependent magnetoreception // *J. R. Soc Interface.* 2018. DOI:10.1098/rsif.2018.0058.
- Polk C. Schumann Resonances // *CRC Handbook of Atmospherics.* Boca Raton: CRC Press, 1982. P. 111–177.
- Qin S.Y., Yin H., Yang C.L., Dou Y.F., Liu Z.M., Zhang P., Yu H., Huang Y.L., Feng J., Hao J.F., Hao J., Deng L., Yan X., Dong X., Zhao Z., Jiang T., Wang H.W., Luo S.J., Xie C. A magnetic protein biocompass // *Nat. Mater.* 2016. Vol. 15. P. 217–226.
- Rapoport S.I., Bol'shakova T.D., Malinovskaya N.K., Orayevskiy V.N., Meshcheryakova S.A., Breus T.K., Sosnovskiy A.M. Magnitnye buri kak stressovyi faktor [Magnetic storms as a stress factor] // *Biofizika.* 1998. T. 43, № 4. S. 632–639. [In Russian]
- Rapoport S.I., Breus T.K., Kleymenova N.G., Kozyreva O.V., Malinovskaya N.K. Geomagnitnyye pul'satsii i infarkty miokarda [Geomagnetic pulsations and myocardial infarctions] // *Terapevticheskiy arkhiv.* 2006. T. 78, № 4. S. 56–60. [In Russian]
- Rapoport S.I., Malinovskaya N.K., Orayevskiy V.N., Komarov F.I., Nosovskiy A.M., Vetterberg L. Vliyaniye kolebaniy estestvennogo magnitnogo polya Zemli na produktsiyu melatonina u bol'nykh ishemicheskoy boleznyu serdtsa [Effect of oscillations of the Earth's natural magnetic field on melatonin production in patients with coronary heart disease] // *Klinicheskaya meditsina.* 1997. № 6. S. 24–26. [In Russian]
- Rapoport S.I., Malinovskaya N.K., Vetterberg L., Shatalova A.M., Orayevskiy V.N. Produktsiya melatonina u bol'nykh gipertonicheskoy boleznyu vo vremya magnitnykh bur' [Melatonin production in hypertensive patients during magnetic storms] // *Terapevticheskiy arkhiv.* 2001. T. 73, № 12. S. 29–33. [In Russian]
- Reiter R.J. Electromagnetic fields and melatonin production // *Biomed. Pharmacother.* 1993. Vol. 47. № 10. P. 439–444.
- Reiter R.J. Pineal melatonin: cell biology of its synthesis and of its physiological interactions // *Endocr. Rev.* 1991. Vol. 12. P. 151–180.
- Reppert S.M., Weaver D.R. Coordination of circadian timing in mammals // *Nature.* 2002. Vol. 418. P. 935–941.

- Ritz T., Adem S., Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // *Biophys. J.* 2000. Vol. 78. P. 707–718.
- Romanovskij A.V., Pesnya D.S., Izvekov E.I., Krylov V.V., Nepomnyashchikh V.A. The behavior of male *Danio rerio* Hamilton after exposure of fish embryos to a simulated geomagnetic storm // *Biophysics*. 2014. Vol. 59. № 6. P. 935–939.
- Ross B., Mehta S., Zhang J. Molecular tools for acute spatiotemporal manipulation of signal transduction // *Curr. Opin. Chem. Biol.* 2016. Vol. 34. P. 135–142.
- Sancar A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors // *Chem. Rev.* 2003. Vol. 103. P. 2203–2237.
- Sandyk R. Treatment with AC pulsed electromagnetic fields improves the response to levodopa in Parkinson's disease // *Int. J. Neurosci.* 1997. Vol. 91. P. 189–197.
- Schibler U., Sassone-Corsi P. A web of circadian pacemakers // *Cell*. 2002. Vol. 111. P. 919–922.
- Semm P., Schneider T., Vollrath L. Effects of an earth-strength magnetic field on electrical activity of pineal cells // *Nature*. 1980. Vol. 288. P. 607–608.
- Sentman D.D., Fraser B.J. Simultaneous observations of Schumann resonances in California and Australia - evidence for intensity modulation by the local height of the D-region // *J. Geophys. Res. Space Phys.* 1991. Vol. 96. P. 15973–15984.
- Sewerynek E. Melatonin and the cardiovascular system // *Neuroendocrinol. Lett.* 2002. Vol. 23. P. 79–83.
- Shem'i-Zade A.E. Transformatsiya impul'sa solnechno-geomagnitnoy aktivnosti v vozmushcheniya radonovogo i aeroionnogo poley planety [Transformation of the pulse of solar-geomagnetic activity into perturbations of radon and aeroionic fields of the planet] // *Biofizika*. 1992. T. 37, № 4. S. 690–699. [In Russian]
- Solov'yov I.A., Chandler D.E., Schulten K. Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* cryptochrome-1 // *Biophys. J.* 2007. Vol. 92. P. 2711–2726.
- Solov'yov I.A., Schulten K. Magnetoreception through cryptochrome may involve superoxide // *Biophys. J.* 2009. Vol. 96. P. 4804–4813.
- Stoupe E. The effect of geomagnetic activity on cardiovascular parameters // *Biomed. Pharmacother.* 2002. Vol. 56(Suppl. 2). P. 247s–256s.
- Stoupe E., Monselise Y., Lahav J. Changes in autoimmune markers of the anti-cardiolipin syndrome on days of extreme geomagnetic activity // *J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol.* 2006. Vol. 17. P. 269–278.
- Stoupe E., Petrauskienė J., Kaledienė R., Domarkienė S., Abramson E., Sulkes J. Distribution of deaths from ischemic heart disease and stroke. Environmental and aging influences in men and women // *J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol.* 1996. Vol. 7. P. 303–319.
- Stoupe E., Shimshoni M. Hospital cardiovascular deaths and total distribution of deaths in 180 consecutive months with different cosmic physical activity: a correlative study (1974–1988) // *Int. J. Biometeorol.* 1991. Vol. 35. P. 6–9.
- Sugiura M., Kamei T. Equatorial Dst index 1957–1986 // *IAGA Bulletin*. 1991. Vol. 40. P. 1–246.
- Takahashi K., Toth B.A., Olson J.V. An automated procedure for near-real-time Kp estimates // *J. Geophys. Res. Space Phys.* 2001. Vol. 106. P. 21017–21032.
- Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Response of animal and vegetative cells to the effect of a typical magnetic storm // *Izv. Atmos. Ocean. Phys.* 2013b. Vol. 49. № 8. P. 779–783.
- Talikina M.G., Krylov V.V., Izyumov Yu.G., Chebotareva Yu.V. The effect of a typical magnetic storm on mitosis in the embryo cells and the length and weight of roach (*Rutilus rutilus* L.) prolarvae // *Inland Water Biol.* 2013a. Vol. 6. № 1. P. 48–51.
- Tavel M.E. The placebo effect: the good, the bad, and the ugly // *Am. J. Med.* 2014. Vol. 127. P. 484–488.
- Touitou Y., Bogdan A., Lambrozo J., Selmaoui B. Is melatonin the hormonal missing link between magnetic field effects and human diseases? // *Cancer Cause Control*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 547–552.
- Touitou Y., Selmaoui B. The effects of extremely low-frequency magnetic fields on melatonin and cortisol, two marker rhythms of the circadian system // *Dialogues Clin. Neurosci.* 2012. Vol. 14. № 4. P. 381–399.
- Tran A., Polk C. Schumann resonances and electrical conductivity of the atmosphere and lower ionosphere – I. Effects of conductivity at various altitudes on resonance frequencies and attenuation // *J. Atmos. Sol-Terr. Phys.* 1979. Vol. 41. P. 1241–1248.
- Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., Breuss M., Pichler P., Cadiou H., Saunders M., Lythgoe M., Shaw J., Keays D.A. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons // *Nature*. 2012. Vol. 484. P. 367–370.
- Wan G.J., Wang W.J., Xu J.J., Yang Q.F., Dai M.J., Zhang F.J., Sword G.A., Pan W.D., Chen F.J. Cryptochromes and hormone signal transduction under near-zero magnetic fields: new clues to magnetic field effects in a rice planthopper // *PLoS One*. 2015. Vol. 10. № 7. e0132966.
- Wan G.J., Yuan R., Wang W.J., Fu K.Y., Zhao J.Y., Jiang S.L., Pan W.D., Sword G.A., Chen F.J. Reduced geomagnetic field may affect positive phototaxis and flight capacity of a migratory rice planthopper // *Anim. Behav.* 2016. Vol. 121. P. 107–116.
- Welker H.A., Semm P., Willig R.P., Commentz J.C., Wiltshko W., Vollrath L. Effects of an artificial magnetic-field on serotonin-n-acetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // *Exp. Brain Res.* 1983. Vol. 50. P. 426–432.

- Weydahl A., Sothorn R.B., Cornelissen G. Non-linear relation of heart rate variability during exercise recovery with local geomagnetic activity // *Biomed. Pharmacother.* 2002. Vol. 56(Suppl. 2). P. 298–300.
- Weydahl A., Sothorn R.B., Cornelissen G., Wetterberg L. Geomagnetic activity influences the melatonin secretion at latitude 70 degrees N // *Biomed. Pharmacother.* 2001. Vol. 55. P. 57s–62s.
- Williams E.R. The Schumann resonance - a global tropical thermometer // *Science.* 1992. Vol. 256. P. 1184–1187.
- Wilson B.W., Stevens R.G., Anderson L.E. Neuroendocrine mediated effects of electromagnetic-field exposure: possible role of the pineal gland // *Life Sci.* 1989. Vol. 45. № 15. P. 1319–1332.
- Wiltshko R., Stapput K., Ritz T., Thalau P., Wiltshko W. Magnetoreception in birds: different physical processes for two types of directional responses // *Hfsp. J.* 2007. Vol. 1. P. 41–48.
- Yamanaka Y., Suzuki Y., Todo T., Honma K., Honma S. Loss of circadian rhythm and light-induced suppression of pineal melatonin levels in Cry1 and Cry2 double-deficient mice // *Genes Cells.* 2010. Vol. 15. P. 1063–1071.
- Yamazaki Y., Maute A. Sq and EEJ - a review on the daily variation of the geomagnetic field caused by ionospheric dynamo currents // *Space Sci. Rev.* 2017. Vol. 206. P. 299–405.
- Yermolaev Y.I., Yermolaev M.Y. Statistic study on the geomagnetic storm effectiveness of solar and interplanetary events // *Adv. Space Res.* 2006. Vol. 37. P. 1175–1181.
- Yoshii T., Ahmad M., Helfrich-Forster C. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila's* circadian clock // *Plos Biol.* 2009. Vol. 7. P. 813–819.
- Yu H.S., Rieter R.J. Melatonin. Biosynthesis, Physiological Effects, and Clinical Applications. Boca Raton: CRC Press, 1993.
- Zapka M., Heyers D., Hein C.M., Engels S., Schneider N.L., Hans J., Weiler S., Dreyer D., Kishkinev D., Wild J.M., Mouritsen H. Visual but not trigeminal mediation of magnetic compass information in a migratory bird // *Nature.* 2009. Vol. 461. P. 1274–1277.
- Zel'dovich Ya.B., Buchachenko A.L., Frankevich E.L. Magnitno-spinovyye efekty v khimii i molekulyarnoy fizike [Magnetic spin effects in chemistry and molecular physics] // *Uspekhi fizicheskikh nauk.* 1988. T. 155, № 1. S. 3–45. [In Russian]
- Zenchenko T.A., Jordanova M., Poskotinova L.V., Medvedeva A.A., Alenikova A.E., Khorseva N.I. Synchronization between human heart rate dynamics and Pc5 geomagnetic pulsations at different latitudes // *Biophysics.* 2014. Vol. 59. № 6. P. 965–972.
- Zenchenko, T.A., Medvedeva, A.A., Potalitsyna, N.N., Parshukova O.I., Boiko E.R. Correlation of the dynamics of minute-scale heart rate oscillations and biochemical parameters of the blood in healthy subjects to Pc5–6 geomagnetic pulsations // *Biophysics.* 2015. Vol. 60. № 2. P. 309–316.
- Zenchenko, T.A., Poskotinova, L.V., Rekhtina, A.G., Zaslavskaya R.M. Relation between microcirculation parameters and Pc3 geomagnetic pulsations // *Biophysics.* 2010. Vol. 55. № 4. P. 646–651.
- Zhadin M.N. Review of Russian literature on biological action of DC and low-frequency AC magnetic fields // *Bioelectromagnetics.* 2001. Vol. 22. P. 27–45.
- Zhou Z., Peng X., Chen J., Wu X., Wang Y., Hong Y. Identification of zebrafish magnetoreceptor and cryptochrome homologs // *Sci. China Life Sci.* 2016. Vol. 59. № 12. P. 1324–1331.

BIOLOGICAL EFFECTS OF GEOMAGNETIC ACTIVITY: OBSERVATIONS, EXPERIMENTS AND POSSIBLE MECHANISMS

V. V. Krylov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru*

This review presents contemporary data on the biological effects of geomagnetic activity. Correlations between geomagnetic indices and biological parameters and experimental studies that used simulated geomagnetic storms to detect the possible responses of organisms to these events in nature are discussed. Possible mechanisms by which geomagnetic activity influences organisms are also considered. Special attention is paid to the idea that geomagnetic activity is perceived by organisms as a disruption of diurnal geomagnetic variation. This variation, in turn, is viewed by way of a secondary zeitgeber for biological circadian rhythms. Additionally, we discuss the utility of cryptochrome as a biological detector of geomagnetic storms. The possible involvement of melatonin and the protein coding by the CG8198 gene in the biological effects of geomagnetic activity are discussed. Perspectives for the studying of mechanisms by which geomagnetic storms affect organisms are suggested.

Keywords: geomagnetic storm; diurnal geomagnetic variation; melatonin; cryptochrome

ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ ЛЭП НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ ОБЪЕКТЫ

Ю. Г. Изюмов, М. Г. Таликина, В. В. Крылов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: izum@ibiw.yaroslavl.ru

Приводятся литературные и собственные данные по реакции наземных растений, растущих в зонах действия электромагнитных полей линий электропередачи. Многие исследователи отмечали угнетение продукционных показателей растений в таких зонах. Воздействие имитации магнитных полей линий электропередачи на растения вызывало эффекты, в основном, сходные с наблюдавшимися в природных условиях. Впервые в природных и экспериментальных условиях получены данные о реакции водных растений на поля линий электропередачи. В качестве модельного вида была использована ряска малая *Lemna minor*. По полученным результатам сделан вывод о необходимости изучения временной динамики продукционных и цитологических показателей растений в зонах линий электропередачи вместо однократных оценок.

Ключевые слова: электромагнитное поле, линии электропередачи, растения, ряска (*Lemna minor*).

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10017

ВВЕДЕНИЕ

Прокладка линий электропередач высокого напряжения (ЛЭП) порождает ряд экологических, социальных и экономических проблем. Среди экологических проблем можно выделить действие электромагнитных полей (ЭМП), генерируемых ЛЭП, на животные и растительные организмы, постоянно или временно обитающие в зонах действия этих полей. Несмотря на то, что ЛЭП стали практически обязательной составляющей пейзажей населённых областей, прямых наблюдений, т.е. полевых работ в зоне действия ЭМП конкретной ЛЭП, в литературе описано не много. Удобными моделями для изучения постоянно действующих низкочастотных ЭМП на организмы и сообщества являются растения в зо-

нах ЛЭП. В отличие от животных, растительный организм в течение своей жизни не способен покинуть местообитание. На многолетних растениях с сезонной вегетацией можно из года в год исследовать результаты воздействия ЭМП на конкретный организм на фоне действия других факторов, определяя, таким образом, эффекты взаимодействия ЭМП с иными экологическими факторами. Однолетние растения, вегетирующие на определённой площадке, могут дать представление об изменениях в череде поколений и возможных адаптационных процессах в ответ на воздействие ЭМП.

В настоящем обзоре мы описываем литературные и собственные данные по действию полей, генерируемых ЛЭП, на растения.

ПРЯМЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ В ЗОНАХ ЛЭП

Одним из показателей действия полей ЛЭП может быть оценка величины флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков (ФА). Данный показатель определяется как случайное отклонение от идеальной билатеральной симметрии и используется для оценки стабильности развития организмов. Изменение асимметрии нейтрально по отношению к продукционным компонентам приспособленности. Для растений это показано натурными и экспериментальными наблюдениями на *Piriqueta caroliniana* (Walter) во Флориде [Handy et al, 2004]. Келлогг [Kellogg, 1994] изучал флуктуирующую асимметрию листьев фасоли *Phaseolus vulgaris* L., растущей непосредственно под проводами ЛЭП и на удалении от неё. Значения ФА оказались наибольшими у растений, выросших непосредственно под ЛЭП [Kellogg, 1994, цит. по: Freeman, et al., 1999]. Схожие результаты получены для асимметрии листьев сои *Glycine max* L., рас-

тущей в полях штата Огайо, США [Freeman et al., 1999]. У сои листья тройчатосложные, что даёт возможность множественных измерений, проводимых на одном листе. Учеными была оценена ФА у растений под ЛЭП 675 кВ и у растений, взятых на расстоянии 50 и 100 м от провода. Анализ данных показал, что изменчивость ФА не зависит ни от состава почвы, ни от размеров листьев, но зависит от расстояния до ЛЭП. Средние размеры листьев варьировали по местам взятия образцов, но без какой-либо закономерности [Freeman et al., 1999]. Повышение уровня ФА в какой-либо популяции может служить сигналом внешнего воздействия на неё, не сопровождающегося ни негативными, ни позитивными последствиями для её «самочувствия». Последствия становятся значимыми тогда, когда меняются рост особей и скорость их размножения.

Обширные работы были проведены сотрудниками Томского университета под ЛЭП

500 кВ в 1980–1984 гг. [Плеханов, 1990 (Plekhanov, 1990)]. ЛЭП эксплуатировались с 1967 г. Они пересекают различные биоценозы, а также посевы овса, картофеля, пшеницы, гороха и подсолнечника. Изучение возможного влияния полей ЛЭП на растительные объекты велось по нескольким направлениям: сравнение видового состава растений в зоне ЛЭП и за её пределами; сопоставление обилия наиболее типичных видов под ЛЭП и рядом с ними; морфометрия отдельных видов в агроценозах и в естественных биоценозах. Не было обнаружено влияния фактора нахождения биоценозов под проводами ЛЭП на видовой состав и обилие отдельных видов. Возможно, большое разнообразие естественных микрoэкологических условий маскировало действие ЛЭП [Плеханов, 1990 (Plekhanov, 1990)]. На пшеничном поле, через которое проходят ЛЭП, изучались следующие показатели: общее число побегов, число колосющихся растений, количество недоразвитых побегов, высота нормальных побегов, длина колосьев. По сумме полученных результатов было установлено, что под прово-

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ИМИТАЦИЯ ПОЛЕЙ ЛЭП

Прямые природные наблюдения за реакцией растений на поля ЛЭП трудоёмки, а результаты их могут быть противоречивы, завися от текущих или предыдущих погодных условий. Поэтому в различных лабораториях в стандартизированных условиях проводились опыты с использованием ЭМП частотой 50 или 60 Гц и различной величиной магнитной индукции. Экспонирование гороха *Pisum sativum* L. в ЭМП 60 Гц в течение 2 суток снижало митотический индекс в клетках корешков и тормозило их рост. После прекращения воздействия поля эти показатели возвращались к уровню контроля [Brulfert et al., 1985; Robertson et al., 1981]. По данным Браймана с соавторами действие магнитного поля с частотой 60 Гц в течение двух суток на корешки огурца *Cucumis sativus* L. и крупноплодной тыквы *Cucurbita maxima* Duchesne ex Lam. сопровождалось снижением клеточного роста у этих видов [Brauman et al., 1987]. Снижение темпа роста растений может быть связано с ингибированием поглощения углекислоты при действии ЭМП. Это предположение подтверждается результатами, полученными при длительной (6–15 суток) экспозиции проросших семян редиса *Raphanus sativus* L. в магнитном поле с частотой 60 Гц и индукцией 50 мкТл [Yano et al., 2004]. Исследование роста корешков фасоли *Vicia faba* L. в экспериментально индуцированном электрическом поле 60 Гц показало снижение этого показателя до 35% от кон-

тами ЛЭП уменьшается кустистость, но увеличивается доля развитых и колосющихся растений [Плеханов, 1990 (Plekhanov, 1990)].

Другие исследователи изучали продукционные показатели озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. и кукурузы *Zea mays* L., специально выращенных на площадках непосредственно под проводами ЛЭП и на площадках в 40 м от крайнего провода [Soja et al., 2003]. Напряжение в данной линии составило 380 кВ при частоте 50 Гц, величина магнитной индукции была от 0.4 мкТл в 40 м от ЛЭП до 4.5 мкТл в непосредственной близости. Сырая масса зёрен пшеницы на делянках, максимально приближенных к ЛЭП, оказалась в среднем на 7% ниже по сравнению с удалёнными участками. Для кукурузы никакой разницы в росте между растениями под ЛЭП и в удалении от неё зафиксировано не было [Soja et al., 2003]. Отметим, что мы не обнаружили в литературе сведений о наблюдениях за водными растениями, находящимися под проводами ЛЭП, несмотря на то, что ЛЭП пересекают водоёмы различных типов.

трольного значения. При этом, после прекращения воздействия, рост восстанавливался на четвёртые сутки [Inoue et al., 1985]. Раджендра с соавторами [Rajendra et al., 2005] подвергали действию ЭМП 50 Гц с величиной магнитной индукции 5, 50 и 100 мкТл рассаду *V. faba*. Авторы анализировали рост, содержание сахаров и белков, а также активность амилаз, протеаз и липаз. Изменений в содержании сахаров и белков обнаружено не было, но на 2-ой и 4-ый дни опыта падала активность некоторых ферментов. К 8-му дню значения ферментативной активности возвращались к контрольному уровню. Темп роста растений в экспериментальных условиях был выше, чем в контрольных. Авторы сделали вывод о том, что экспозиция растущей фасоли в ЭМП с указанными параметрами не приводит к каким-либо отрицательным последствиям [Rajendra et al., 2005].

Реакция растений разных видов на воздействие ЭМП с одинаковыми характеристиками может быть различной. Дэвис [1996] проводил эксперименты с полем частотой 60 Гц на трёх видах растений – редисе *Raphanus sativus* L., горчице *Sinapsis alba* L. и ячмене *Hordeum vulgare* L. Оценивались сырая и сухая масса стеблей и корней, высота растений и прочие размерно-массовые показатели в период с 9-го по 21-й дни развития. В результате было показано, что большинство размерно-массовых показателей редиса в опыте превышало таковые в контроле. Растения горчицы

не отреагировали на приложенное воздействие. Результаты для ячменя были не стабильны: направление реакции менялось от повторности к повторности [Davies, 1996]. Весь массив результатов, полученных в цитируемой работе, можно разделить на 3 группы: однопольная воспроизводимая реакция – вариант редиса; нестабильная по выраженности и направлению реакция – вариант ячменя; отсутствие реакции – вариант горчицы. Вероятно, варианты реакции на ЭМП не связаны с систематическим положением использованных видов. Редис и горчица, показавшие совершенно различные реакции, принадлежат к одному семейству Brassicaceae. Возможно, величина отклика развивающегося растения на ЭМП зависит от стадии развития, на которую приходится воздействие. Для проростков пшеницы установлено, что если подействовать ЭМП 50 Гц, 30 мТл на стадии формирования корней, то их количество, а также длина значительно увеличиваются по сравнению с контролем. Экспозиция на более поздних стадиях развития приводит к увеличению только всхожести семян, а действие того же поля на проростки со вторых суток ведёт к уменьшению числа корней [Aksyonov et al., 2001]. Экспозиция растений в ЭМП с частотой 50 Гц может не только стимулировать или угнетать их рост, но и влияет на размножение. Показано, что действие этого фактора на киви *Actinidia deliciosa* (A. Chev.) способно вызвать нарушения развития пыльцевых трубок, что снижает вероятность оплодотворения [Dattilo et al., 2005].

Изменения у растений таких показателей как линейный и весовой рост, содержание ведущих биохимических компонентов, ферментативная активность и проч. под действием ЭМП промышленной частоты принципиально обратимы на уровне особи в одном поколении. В противоположность этому возможные нарушения хромосомного аппарата могут быть устранены только путём удаления клеток с такими абберациями из дальнейшего размножения. Частота появления клеток с нарушениями митотического процесса надёжно отражает мутационный потенциал различных агентов, в том числе и ЭМП промышленной частоты. Не менее важным показателем влияния на клеточный цикл является сравнительная продолжительность фаз митоза. Повышенная частота хромосомных мутаций может свидетельствовать о проходящей в ответ на действие полей ЛЭП генетической адаптации. Рэпли с соавторами [1998] подвергали растущие корешки бобов *V. faba* воздействию ЭМП с частотой 50,

60 и 75 Гц при величине индукции 1.5 мТл в течение 3 суток. Во всех трёх вариантах эксперимента длительность профазы митоза оказалась увеличена по сравнению с контролем. Повышения частоты хромосомных аббераций при этом обнаружено не было [Rapley et al., 1998]. На двух видах растений, луке *Allium cepa* L. и пшенице-однозернянке *Triticum boeoticum* Boiss. были проведены полевые и экспериментальные работы по оценке частоты аномальных митозов и величине митотического индекса при экспонировании их в ЭМП линии электропередач 380 кВ. Растения находились на расстоянии 0, 10, 25, 50 и 100 м от проводов ЛЭП. Данные с дистанции 100 м считались эталонными. Проращиваемые луковицы экспонировались 3 суток, а семена пшеницы были собраны там же в поле и пророщены в лаборатории. Оба вида показали увеличение частоты встречаемости клеток с аномальными митозами и повышение митотического индекса в корнях растений, находившихся вблизи ЛЭП [Aksoy et al., 2010]. При этом связь между величиной митотического индекса и частотой абберантных митозов была скорее качественная, чем количественная. Резкое увеличение частоты абберантных митозов наблюдалось после достижения определённого предела в значении митотического индекса. До достижения этого предела частота хромосомных аббераций увеличивалась слабо с возрастанием митотического индекса [Aksoy et al., 2010]. В экспериментах на проростках подорожника среднего *Plantago media* L. действие ЭМП с частотой 50 Гц и индукцией 350–2000 нТл вызывало снижение всхожести семян, скорости деления клеток и скоростей протекания биосинтеза ДНК и белка [Shashurin et al., 2014]. Наиболее важным результатом данной работы, на наш взгляд, является обнаружение изменений в скорости синтеза ДНК. Как показали недавние исследования сотрудников из Университета Дьюка (США), в структуре ДНК имеется ”встроенный таймер”, определяющий частоту возникновения спонтанных мутаций. Последние возникают вследствие ошибок вставки азотистых оснований. Изменение скорости репликации внешними воздействиями может привести к увеличению частоты таких ошибок, следовательно, к возрастанию частоты мутаций [Kimsey et al., 2018]. Нельзя исключить того, что низкочастотные ЭМП способны быть одним из факторов, провоцирующих такой процесс.

Обобщая цитированные выше литературные источники, можно констатировать, что ЭМП с частотой 50 и 60 Гц могут вызвать раз-

личные реакции у растений, включая нулевые ответы, стимулирование и подавление. При этом ни один источник не сообщает о критическом уровне вызванных изменений. Это не

ЭКСПЕРИМЕНТЫ С РЯСКОЙ *LEMNA MINOR* L.

Недостаток сведений о действии полей ЛЭП на водные растения мы попытались возместить в экспериментах с ряской *Lemna minor* L. Это растение было выбрано в качестве модельного из-за широкого распространения, большой численности в местах обитания, быстрого вегетативного размножения и возможности лабораторного культивирования. В 2016 году были получены данные по росту и скорости вегетативного размножения листочков ряски, помещённых под провода ЛЭП 50 кВ около посёлка Борок Некоузского района Ярославской области. Для оценки действия ЭМП, создаваемых ЛЭП, были выбраны 3 точки: 1 – непосредственно под крайним проводом; 2 – в 20 м. от крайнего провода; 3 – в 40 м. от крайнего провода. Индукция генерируемого ЛЭП переменного магнитного поля с частотой 50 Гц, измеренная магнитометром НВ 00599Б (НПО «ЭНТ», Санкт-Петербург) на уровне земли, составила 150 нТл в точке 1, 60 нТл в точке 2 и 10 нТл в точке 3. Последнее значение находится вблизи порога чувствительности прибора и может быть принято за фоновое (контрольное). В каждой точке на уровне земли помещали по 3 пластиковых контейнера, в которых находилось по 5 двухлисточковых растений ряски. Экспозиция продолжалась 5 суток, после чего оценивали длину листочков, удельную скорость размножения, митотический индекс и частоту аномальных митозов. Эксперимент был проведен в пяти повторностях: 23.06, 29.06, 14.07, 27.07 и 05.09.

Оказалось, что нахождение растений в точках 1 и 2 снижало удельную скорость размножения и угнетало рост листочков. Цитологических отклонений, также как и изменений митотического индекса, обнаружено не было. Результаты опытов, проводимых в поле, могут в значительной степени зависеть от сезона года, а также от конкретных погодных условий во время их проведения. По нашим наблюдениям, похолодание или длительная пасмурная погода могут в большей степени снизить рост и интенсивность вегетативного размножения ряски, чем пребывание под проводами ЛЭП.

В 2017 году был поставлен лабораторный эксперимент, в котором имитировали магнитное поле ЛЭП в точке 1 в опытах 2016 года (50 Гц, 150 нТл). Эксперимент проходил в термостатированном помещении при 23°C и световом режиме 16 часов день и 8 ча-

удивительно, учитывая, что низкочастотные ЭМП по своим физическим характеристикам относятся к слабым воздействиям.

сов ночь. Продолжительность экспозиции составила 15 суток. В 6 полипропиленовых сосудов было помещено по 15 одиночных разного размера листочков: по 3 сосуда в опытный и контрольный варианты. В контроле величина магнитной индукции для поля промышленной частоты (50 Гц) составила 20 нТл. Каждые 3 суток во всех сосудах подсчитывали количество листочков и измеряли их длины. Результаты опыта представлены на рисунке 1. Из-за неоднозначности полученных данных, их можно назвать характерными для опытов с низкочастотными ЭМП.

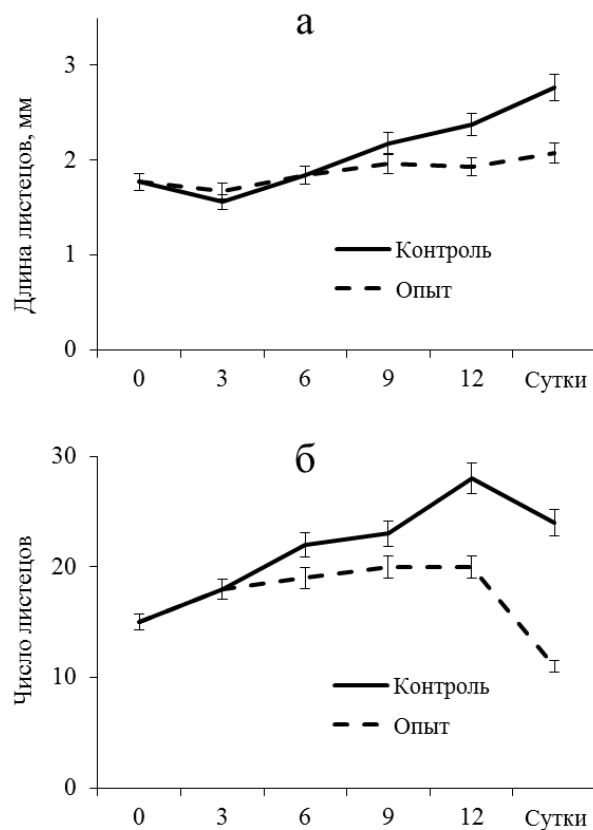


Рис. 1. Влияние ЭМП на линейный рост (а) и вегетативное размножение (б) листочков ряски.

Fig. 1. Effect of EMF on linear growth (a) and vegetative reproduction (b) of duckweed fronds.

Если оценивать результаты в разные дни от начала опыта, можно сделать 3 вывода. 1 – исследуемое магнитное поле стимулирует линейный рост листочков, но не влияет на их вегетативное размножение (рис. 1, 3-и сутки опыта). 2 – исследуемое магнитное поле не влияет на линейный рост листочков, но подавляет вегетативное размножение (рис. 1, 6-е сутки опыта). 3 – исследуемое магнитное поле

подавляет линейный рост и вегетативное размножение листочков (рис. 1, последующие сутки опыта). Итоговый эффект длительной экспозиции будет соответствовать 3-му выводу, для получения которого потребовалось изучение временной динамики оцениваемых показателей. Мы полагаем, что именно оценка временной динамики различных показателей растительных объектов в ЭМП даёт объективную оценку их действия.

Анализ литературных и собственных данных по действию ЭМП, характерных для ЛЭП, выявил многообразие ответов растений. На наш взгляд, этих данных всё же не достаточно. Описанные результаты, прежде всего, подводят к вопросу: существует ли адаптация растений к длительному обитанию в зонах отчуждения ЛЭП и каковы её возможные механизмы. На решение этого вопроса могут быть направлены последующие исследования.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Плеханов Г.Ф. Основные закономерности низкочастотной электромагнитобиологии. Томск: Изд-во Томского университета, 1990. 188 с.
- Aksoy H., Unal F., Ozcan S. Genotoxic effects of electromagnetic fields from high voltage power lines on some plants // *Int. J. Environ. Res.* 2010. Vol. 4. № 4. P. 595–606.
- Aksyonov S.I., Bulychiev A.A., Grunina T.Yu., Goryachev S.N., Turovetsky V.B. Effects of ELF–EMF treatment on wheat seeds at different stages of germination and possible mechanisms of their origin // *Electromagn. Biol. Med.* 2001. Vol. 20. № 2. P. 231–253.
- Brayman A.A., Miller M.W., Cox C. Effects of 60-Hz electric fields on cellular elongation and radial expansion growth in cucurbit roots // *Bioelectromagnetics*. 1987. Vol. 8. № 1. P. 57–72.
- Brulfert A., Miller M.W., Robertson D., Dooley D.A., Economou P. A cytohistological analysis of roots whose growth is affected by a 60-Hz electric field // *Bioelectromagnetics*. 1985. Vol. 6. № 3. P. 283–291.
- Dattilo A.M., Bracchini L., Loiselle S.A., Ovidi E., Tiezzi A., Rossi C. Morphological anomalies in pollen tubes of *Actinidia deliciosa* (kiwi) exposed to 50 Hz magnetic field // *Bioelectromagnetics*. 2005. Vol. 26. № 2. P. 153–156.
- Davies M.S. Effects of 60 Hz electromagnetic fields on early growth in three plant species and a replication of previous results // *Bioelectromagnetics*. 1996. Vol. 17. № 2. P. 154–161.
- Freeman D.C., Graham J.H., Tracy M., Emlen J.M., Alados C.L. Developmental instability as a means of assessing stress in plants: a case study using electromagnetic fields and soybeans // *Int. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160(suppl.). P. S157–S166.
- Handy S.M., McBreen K., Cruzan M.B. Patterns of fitness and fluctuating asymmetry across a broad hybrid zone // *Int. J. Plant Sci.* 2004. Vol. 165. № 6. P. 973–981.
- Inoue M., Miller M.W., Cox C. Growth rate and mitotic index analysis of *Vicia faba* L. roots exposed to 60-Hz electric fields // *Bioelectromagnetics*. 1985. Vol. 6. № 3. P. 293–303.
- Kellogg C. Effects of electromagnetic fields on the growth and development of bean leaves. MS thesis. Detroit: Wayne State University, 1994.
- Kimsey I.J., Szymanski E.S., Zahurancik W.J., Shakya A., Xue Y., Chu C.C., Sathyamoorthy B., Suo Z., Al-Hashimi H.M. Dynamic basis for dG-dT misincorporation via tautomerization and ionization // *Nature*. 2018. Vol. 554. P. 195–201.
- Rajendra P., Sujatha Nayak H., Sashidhar R.B., Subramanyam C., Devendranath D., Gunasekaran B., Aradhya R.S., Bhaskaran A. Effects of power frequency electromagnetic fields on growth of germinating *Vicia faba* L., the broad bean // *Electromagn. Biol. Med.* 2005. Vol. 24. № 1. P. 39–54.
- Rapley B.I., Rowland R.E., Page W.H., Podd J.V. Influence of extremely low frequency magnetic fields on chromosomes and the mitotic cycle in *Vicia faba* L., the broad bean // *Bioelectromagnetics*. 1998. Vol. 19. P. 152–161.
- Robertson D., Miller M.W., Cox C., Davis H.T. Inhibition and recovery of growth processes in roots of *Pisum sativum* L. exposed to 60-Hz electric fields // *Bioelectromagnetics*. 1981. Vol. 2. № 4. P. 329–340.
- Shashurin M.M., Prokopiev I.A., Shein A.A., Filippova G.V., Zhuravskaya A.N. Physiological responses of *Plantago media* to electromagnetic field of power-line frequency (50 Hz) // *Russ. J. Plant Physiol.* 2014. Vol. 61. № 4. P. 484–488.
- Soja G., Kunsch B., Gerzabek M., Reichenauer T., Soja A.M., Rippar G., Bolhar-Nordenkampf H.R. Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) and corn (*Zea mays* L.) near a high voltage transmission line // *Bioelectromagnetics*. 2003. Vol. 24. № 2. P. 91–102.
- Yano A., Yoshiaki O., Tomoyuki H., Kazuhiro F. Effects of a 60 Hz magnetic field on photosynthetic CO₂ uptake and early growth of radish seedlings // *Bioelectromagnetics*. 2004. Vol. 25. № 8. P. 572–581.

REFERENCES

- Aksoy H., Unal F., Ozcan S. Genotoxic effects of electromagnetic fields from high voltage power lines on some plants // *Int. J. Environ. Res.* 2010. Vol. 4. № 4. P. 595–606.
- Aksyonov S.I., Bulychev A.A., Grunina T.Yu., Goryachev S.N., Turovetsky V.B. Effects of ELF–EMF treatment on wheat seeds at different stages of germination and possible mechanisms of their origin // *Electromagn. Biol. Med.* 2001. Vol. 20. № 2. P. 231–253.
- Brayman A.A., Miller M.W., Cox C. Effects of 60-Hz electric fields on cellular elongation and radial expansion growth in cucurbit roots // *Bioelectromagnetics*. 1987. Vol. 8. № 1. P. 57–72.
- Brulfert A., Miller M.W., Robertson D., Dooley D.A., Economou P. A cytohistological analysis of roots whose growth is affected by a 60-Hz electric field // *Bioelectromagnetics*. 1985. Vol. 6. № 3. P. 283–291.
- Dattilo A.M., Bracchini L., Loisele S.A., Ovidi E., Tiezzi A., Rossi C. Morphological anomalies in pollen tubes of *Actinidia deliciosa* (kiwi) exposed to 50 Hz magnetic field // *Bioelectromagnetics*. 2005. Vol. 26. № 2. P. 153–156.
- Davies M.S. Effects of 60 Hz electromagnetic fields on early growth in three plant species and a replication of previous results // *Bioelectromagnetics*. 1996. Vol. 17. № 2. P. 154–161.
- Freeman D.C., Graham J.H., Tracy M., Emlen J.M., Alados C.L. Developmental instability as a means of assessing stress in plants: a case study using electromagnetic fields and soybeans // *Int. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160(suppl.). P. S157–S166.
- Handy S.M., McBreen K., Cruzan M.B. Patterns of fitness and fluctuating asymmetry across a broad hybrid zone // *Int. J. Plant Sci.* 2004. Vol. 165. № 6. P. 973–981.
- Inoue M., Miller M.W., Cox C. Growth rate and mitotic index analysis of *Vicia faba* L. roots exposed to 60-Hz electric fields // *Bioelectromagnetics*. 1985. Vol. 6. № 3. P. 293–303.
- Kellogg C. Effects of electromagnetic fields on the growth and development of bean leaves. MS thesis. Detroit: Wayne State University, 1994.
- Kimsey I.J., Szymanski E.S., Zahurancik W.J., Shakya A., Xue Y., Chu C.C., Sathyamoorthy B., Suo Z., Al-Hashimi H.M. Dynamic basis for dG–dT misincorporation via tautomerization and ionization // *Nature*. 2018. Vol. 554. P. 195–201.
- Plekhanov G.F. Osnovnyye zakonomernosti nizkочastotnoy elektromagnitobiologii [The main regularities of low-frequency electromagnetobiology]. Tomsk: Izd-vo Tomskogo universiteta, 1990. 188 s. [In Russian]
- Rajendra P., Sujatha Nayak H., Sashidhar R.B., Subramanyam C., Devendranath D., Gunasekaran B., Aradhya R.S., Bhaskaran A. Effects of power frequency electromagnetic fields on growth of germinating *Vicia faba* L., the broad bean // *Electromagn. Biol. Med.* 2005. Vol. 24. № 1. P. 39–54.
- Rapley B.I., Rowland R.E., Page W.H., Podd J.V. Influence of extremely low frequency magnetic fields on chromosomes and the mitotic cycle in *Vicia faba* L., the broad bean // *Bioelectromagnetics*. 1998. Vol. 19. P. 152–161.
- Robertson D., Miller M.W., Cox C., Davis H.T. Inhibition and recovery of growth processes in roots of *Pisum sativum* L. exposed to 60-Hz electric fields // *Bioelectromagnetics*. 1981. Vol. 2. № 4. P. 329–340.
- Shashurin M.M., Prokopiev I.A., Shein A.A., Filippova G.V., Zhuravskaya A.N. Physiological responses of *Plantago media* to electromagnetic field of power-line frequency (50 Hz) // *Russ. J. Plant Physiol.* 2014. Vol. 61. № 4. P. 484–488.
- Soja G., Kunsch B., Gerzabek M., Reichenauer T., Soja A.M., Rippar G., Bolhar-Nordenkampf H.R. Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) and corn (*Zea mays* L.) near a high voltage transmission line // *Bioelectromagnetics*. 2003. Vol. 24. № 2. P. 91–102.
- Yano A., Yoshiaki O., Tomoyuki H., Kazuhiro F. Effects of a 60 Hz magnetic field on photosynthetic CO₂ uptake and early growth of radish seedlings // *Bioelectromagnetics*. 2004. Vol. 25. № 8. P. 572–581.

EFFECTS OF POWER LINE ELECTROMAGNETIC FIELDS ON PLANTS

Yu. G. Izyumov, M. G. Talikina, V. V. Krylov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: izum@ibiw.yaroslavl.ru*

Data on the reaction of plants growing in the zones covered by electromagnetic fields of power transmission lines are given. Researchers noted the suppression of plant's production characteristics in these zones. The effects of magnetic fields that simulated the fields of power transmission lines on plants in laboratories were close to the effects observed in nature. Data on the reaction of aquatic plants to the fields of power transmission lines in natural and experimental conditions were obtained. Duckweed *Lemna minor* was used as a model species. Based on the obtained results, it was concluded that instead of single estimates it is necessary to study the dynamics of the production and cytological parameters of plants in the zones covered by electromagnetic fields of power transmission.

Keywords: electromagnetic field, power transmission lines, plants, duckweed (*Lemna minor*)

COMPARATIVE LYSOZYME ANALYSIS IN CARP FISHES (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)

T. A. Subbotkina¹, M. F. Subbotkin¹, Vo Thi Ha²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia

²Russian-Vietnam Tropical Research and Technological Center, Coastal branch, Nha Trang, Vietnam
e-mail: smif@ibiw.yaroslavl.ru

Eleven species of the family Cyprinidae inhabiting waters in temperate latitudes and tropics were studied on the basis of the lysozyme analysis. Cyprinidae are characterized by low and very low content of lysozyme in the liver, kidneys, and spleen compared to fish of other groups. Lysozyme is not detected in the serum of some carps. Fish cultivated in the tropics do not differ in the enzyme content from fish in temperate latitudes. The related species with the lowest lysozyme content and the species lacking lysozyme in serum were found in different climatic zones. The pattern of the enzyme distribution in the studied organs and tissues of some cyprinid is as follows: kidneys > spleen > liver > serum. Such distribution is also observed in fish from other phylogenetic groups, but it is not the rule for all species. The study demonstrates that cyprinid species in various climatic zones are more similar in the lysozyme level compared to intraspecific differences of common carp *Cyprinus carpio* and Indian major carp *Labeo rohita* in experiences of other authors.

Keywords: lysozyme, organs, serum, temperature, climatic zones

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10018

INTRODUCTION

Cypriniformes represent the group of freshwater fishes. Some species are capable of surviving from near freezing to high tropical temperatures and exist in a wide thermal range [Nikolsky, 1974; Bowden, 2008]. Many cyprinids from the family Cyprinidae are important in the human diet and their importance has increased as evidenced by their widespread use in aquaculture. In aquaculture rapid fish growth is promoted, but there also exists adverse factors that can quickly lead to large losses in production. Therefore, the development of different approaches for improving the resistance of fish is of interest to many experts. Parameters of immunity are part of the sensitive physiological-biochemical system and are considered as bio-indicators to determine both the condition of fish and habitat [Skouras et al., 2003; Thilagam et al., 2009]. Innate immunity or non-specific resistance is an important part of the mechanisms that support homeostasis and maintain individual organism integrity [Lukyanenko, 1989; Saurabh, Sahoo, 2008].

Lysozyme (EC 3.2.1.17) is an enzyme of the glycosidase group identified in plants and animals including fish, and is an important component of the innate immune defense system. Lysozyme activity or content varies widely in many species and depends on the physiological condition of the fish, the influence of environmental factors and other reasons [Lukyanenko, 1989; Saurabh, Sahoo, 2008; Subbotkin, Subbotkina, 2016; 2018]. It is one of the most studied components of innate immunity of fish [Tort et al., 2003]. However, many questions remain unstudied such as comparative

differences in enzyme activity among various species, differential responses of various species to the same adverse factors or pathogens, among others. There is no consensus among researchers on the nature of these phenomena. Some authors suppose that the similarity in enzyme activity may be caused by the fish's ecology and genetic relationships among species [Lie et al., 1989; Lukyanenko, 1989]. Previously, we examined the levels of lysozyme in fishes from various taxonomic groups [Subbotkina, Subbotkin, 2002; 2003; 2004; 2013]. It was found that the content of enzyme in related species does not depend on the type of feeding (predatory and nonpredatory), as well as of freshwater or saltwater fish. This results support the hypothesis that level and distribution of lysozyme may be associated with fish phylogeny [Subbotkina, Subbotkin, 2003]. Although lysozyme is widely distributed in the body of fish, only serum or blood plasma is usually analyzed. The limited information on the enzyme in the immune organs restrains an understanding of the immune response mechanisms to immunomodulatory factors.

The aim of this work is to make a comparative analysis of lysozyme in tissues: 1) related fish species of the family Cyprinidae from different climatic zones, which differ significantly in the temperature of the environment; 2) cyprinid fish of the order Cypriniformes with that of some species from other orders. To broaden the knowledge about the role of the immune organs, the lysozyme content was determined not only in the serum but in the kidneys, spleen, and liver as well.

MATERIALS AND METHODS

European specimens were a wild fishes of the Volga-Caspian basin. Tropical fishes were an aquaculture of Central Vietnam (Table 1). Fishes were obtained from commercial or special scientific fisheries. The caught fish were immediately killed by a sharp blow to the head and bled. Then the fish were transported to the laboratory for sampling organs, where they were

measured and weighed. Fish were caught in water bodies of various climatic zones which differ significantly in temperature. The annual temperature varied from 0.4 °C to 23 °C in the Rybinsk reservoir, from 5 °C to 26 °C in the Volga River delta [Litvinov, Roshchupko, 1993] and from 17 °C to 37 °C and higher in the tropics [Kumari et al., 2006; Das et al., 2012].

Table 1. Species and collection locations

Species	Number, ind.	Fork length, cm	Mass, g	Location of sampling
Ide – <i>Leuciscus idus</i> (L.)	5	24.5–40	180–890	Rybinsk Reservoir, near Borok – Sutka River, Verkhne Nikul'skoe
Roach – <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	12	29–33	270–420	
Bream – <i>Abramis brama</i> (L.)	15	27–52	490–1410	
White bream – <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	5	23–24.5	no data	
Tench – <i>Tinca tinca</i> (L.)	5	27–30	no data	
Rudd – <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)	10	19–26	220–400	Volga River Delta, Zhitnoe
Japanese (white) crucian carp – <i>Carassius cuvieri</i> (Temminck & Schlegel)	10	25–33	320–800	
Asp – <i>Aspius aspius</i> (L.)	13	33.5–40	470–740	North part of Caspian Sea, near Little Pearl Island
Grass carp – <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Val.)	5	31–34	280–390	Ponds, Central Vietnam, Nha Trang
Common carp – <i>Cyprinus carpio</i> (L.)	5	33–41	630–1080	
Silver carp – <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Val.)	10	35–54	420–1770	

The fishes were killed by a sharp blow to the head and blood was taken from the caudal vein immediately after the capture. The fish were placed in a thermos with ice and transported to the laboratory where they were weighed and the length to the end of the scale cover was measured. Then, their immune organs such as the liver, kidney and spleen were removed for lysozyme concentration determination. Serum was obtained from the blood taken. The lysozyme content was determined by the lysoplate method as described previously [Subbotkina, Subbotkin, 2003]. The method is based on the ability of lysozyme to lyse *Micrococcus lysodeikticus* cells dispersed in an

agar gel. By this method, not only clear liquids, such as serum, but also turbid and intensively colored supernatants of tissue homogenates are analyzed similarly successfully. The diameter of cleared zone is proportional to the log of lysozyme concentration [Osserman, Lawlor, 1966]. The lysozyme concentration in the samples was determined by the calibration curve based on the standard preparation from chicken egg protein and was expressed in µg/g for organ tissue and in µg/ml for serum.

All results were presented as means ± standard error. Statistical significances were evaluated by the Student's test for $p < 0.05$.

RESULTS AND DISCUSSION

The level of lysozyme varied widely in the organs and tissues of the fish studied (Fig. 1). The highest lysozyme content were found in the kidneys in the asp *Leuciscus aspius*, and the rudd *Scardinius erythrophthalmus*, from the Northern Caspian and the Volga River delta, as well as in the tench *Tinca tinca*, the roach *Rutilus rutilus* and the ide *Leuciscus idus* from the Rybinsk reservoir. Lysozyme content in the spleen is lower than the kidneys. The highest levels of enzyme in the spleen were also found in the asp and rudd from the Northern Caspian and the Volga River delta, as well as in the tench and the roach from the

Rybinsk reservoir. The highest content of lysozyme in the liver was found in the tench and the asp. The serum is characterized by a minimal content of lysozyme in roach, tench, rudd and Japanese crucian carp *Carassius cuvieri*, or its absence in other species. The fish with the lowest lysozyme were found in those areas that most differed in temperature, such as the Rybinsk Reservoir (bream *Abramis brama*, white bream *Blicca bjoerkna*) where the temperature varies from 0.4–1.9 °C in winter to 23 °C in summer [Litvinov, Roshchupko, 1993],

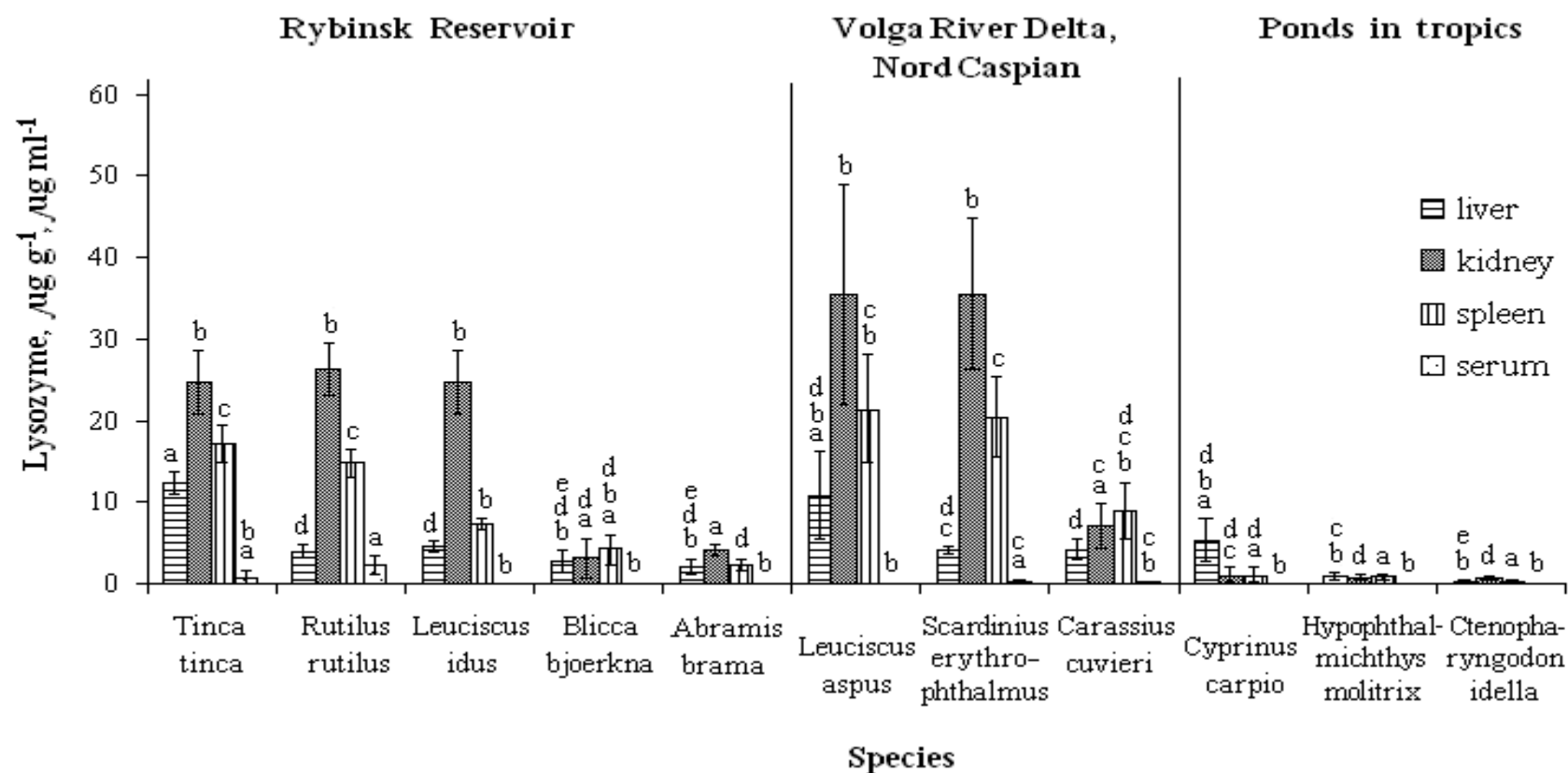


Fig. 1. The lysozyme content in carp species from different climatic zones in $\mu\text{g/g}$ for liver, kidney, spleen, and $\mu\text{g/ml}$ for serum. Data are expressed as means values + standard errors. Different lowercase letters on bars indicate significant difference ($p < 0.05$) for the same tissue in various species.

and the ponds in tropics (common carp *Cyprinus carpio*, silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*, grass carp *Ctenopharyngodon idella*) with the temperature ranging from 17 °C in cold to 37 °C in warm seasons [Kumari et al., 2006; Das et al., 2012]. Individuals, without enzyme activity in some organs, were observed among them. The species with no serum lysozyme, namely *Leuciscus idus*, *Leuciscus aspius*, *Abramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Cyprinus carpio*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Ctenopharyngodon idella* were found in all climatic zones.

The effect of temperature on the fish immune response is an important factor in the studies of non-specific defense. The enhancing of lysozyme serum activity in fish with increasing water temperature has been shown through many experiments [Dautremepuits et al., 2004; Dominguez et al., 2005; Bowden, 2008; Saurabh, Sahoo, 2008]. However, the energy and physiological possibilities of the organism are limited therefore the increase of enzyme activity and the maintenance of it level higher than the physiological norm cannot be continuous. Perhaps the results showing a decrease of lysozyme activity in fish at the water temperature 32.5–33 °C are due by this [Dautremepuits et al., 2004; Kumari et al., 2006], although such temperature is not extreme for tropical water bodies [Swain et al., 2007; Das et al., 2012]. Increase of lysozyme activity under the impact of rising temperature in an experiment does not mean high levels of enzyme in fish, when a species adapts to constant habitat at high environmental temperatures. Thus, we have not found high values of lysozyme in fishes that have been cultivated in tropical Central Vietnam. It should be noted that these data were found in the fishes in warm period. These species showed lower levels of the enzyme in their organs than other species living in the colder European waters although among them the *Abramis brama* and *Blicca bjoerkna* also contain lowest lysozyme. The lysozyme content in *Cyprinus carpio*, *Ctenopharyngodon idella* and *Hypophthalmichthys molitrix*, in the tropics did not differ ($p > 0.05$) from that of fish grown in the Volga River delta, 2.2–2.9 µg/g in kidneys, 1.14–2.0 µg/g in spleen, 0.46–0.74 µg/g in liver [Lukyanenko, 1989]. Comparison of the same species from different regions of the Volga River basin indicated that the content of lysozyme is 1.8–2.5-fold in bream, 4–6.2-fold in roach, 6.2–8.4-fold in ide higher in the Rybinsk reservoir than in the delta [Lukyanenko, 1989]. Taking into account phylogenetic relationships, we have found a similarity in lysozyme levels among related species of cyprinids from different climatic zones.

Physiological norm of variability range for immune parameters may be considered as a result of seasonal changes. The study of seasonal variability in lysozyme activity showed that in the tropical Indian major carp *Labeo rohita* in winter (7.26 ± 0.87 µg/ ml⁻¹) it is lower than in warm periods of the year (12.93 ± 1.66 µg/ ml⁻¹) [Swain et al., 2007]. Thus, the range of seasonal changes in the enzyme activity in *Labeo rohita* on average did not exceeded two-fold of the value. However, for another tropical species of carps, *Puntius sarana*, seasonal variation of serum lysozyme activity (3.46–3.94 µg/ ml⁻¹) was not appeared [Das et al., 2012].

The study of *Abramis brama* in different seasons showed no relationship between water temperature and the content of lysozyme in the liver, kidneys and spleen. The highest lysozyme levels in the organs were observed during the cold months. In contrast, the amount of the enzyme was lower at high water temperatures in summer. The range of variation from the lowest to the highest mean value of enzyme is as follow: kidneys 3.4–12.5 µg/g; in spleen 1.7–7.4 µg/g; liver 0.5–3.9 µg/g. Lysozyme was not detected in serum of bream in all studied periods of the annual cycle regardless of its amount in immune organs [Subbotkin, Subbotkina, 2016]. These results are not unexpected. Previously, we reported the highest content of kidney lysozyme in winter and the lowest in summer in the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* and beluga *Huso huso* from the Volga River. In contrast, the serum had the highest enzyme content in late summer and the lowest level in winter [Subbotkina, Subbotkin, 2012]. Extreme differences have been recorded in sturgeon up to 7-fold in serum, 5-fold in liver and spleen, and 3-fold in kidneys, which were observed for one year [Subbotkina, Subbotkin, 2002; 2012]. Muona and Soivio (1992) reported the intra-annual variation of the enzyme activity in the plasma up to 9-fold in Atlantic salmon *Salmo salar*.

The common pike, *Esox lucius*, showed a 2-fold reduction of lysozyme content in serum from spring to autumn. The highest level of enzyme in liver and spleen was recorded in summer, but it remained unchanged in kidneys through spring, summer and autumn [Izvekova et al., 2010]. Common pike is infected with *Triaenophorus nodulosus*, which lives in the intestine during the cold season, but emerges from it in the summer. The lysozyme level in the intestine mucosa of fish free parasites increases by a factor of 75 [Izvekova et al., 2010].

Table 2. The lysozyme content and activity in fish of the family Cyprinidae

Species	Localization	Activity or content		Acting factor	References
		control	experiment		
<i>Cyprinus carpio</i> var. Jian	serum	trace	1.69 µg/ ml ⁻¹	vitamin A	Yang et al., 2008
<i>C. carpio</i>	serum	0.55–0.73 µg/ml	0.32–0.41 µg/ml	trichlorphon, <i>Pseudomonas alcaligenes</i> Monias,	Siwicki et al., 1990
			0.14–1.13 µg/ml	<i>Aeromonas punctata</i> Snieszko	
<i>C. carpio</i>	serum	151.28 µg/ml	172.4 µg/ml	Qompsell	Wu et al., 2007
<i>C. carpio</i>	serum	0.66; 0.72 mg/ml	0.34; 0.74 mg/ml	cadmium	Ghiasi et al., 2010
<i>C. carpio</i>	serum	58.14 mg/ml	70.6–80.14 mg/ml	apidaecin	Zhou et al., 2008
<i>C. carpio</i>	serum	0.003–0.012 U	0.012–0.03 U	CpG oligode-oxynucleotides	Tassakka, Sakai, 2002
<i>C. carpio</i>	serum	0.060–0.061 U	0.040–0.072 U	1-methyl-3-octylimidazolium bromide	Li et al., 2012b
	kidney	0.31–0.32 U	0.24–0.37 U		
	spleen	0.17 U	0.11– 0.29 U		
<i>C. carpio</i>	serum	0.6–1 U	0.3–1.7 U	chlorpyrifos	Li et al., 2013
	kidney	1.4–1.5 U	1.3–2 U		
	spleen	0.4–0.6 U	0.15–1.23 U		
	liver	0.9–1.3 U	0.6–2 U		
<i>C. carpio</i>	serum	55 U	140 U	nucleotide from yeast RNA, bovine albumin	Sakai et al., 2001
<i>C. carpio</i> var. Jian	serum	no activity	2.2–7.9 U/ml	pyridoxine	Feng et al., 2010
<i>C. carpio</i>	serum	922–975 U/ml	1708–4148 U/ml	<i>Ocimum basilicum</i> , <i>Cinnamomum zeylanicum</i> , <i>Juglans regia</i> , <i>Mentha piperita</i>	Abasali, Mohamad, 2010
<i>C. carpio</i>	serum	918 IU/mL	1546–6228 IU/mL	β-(1,3) glucan, <i>Sacharomyces uvarum</i>	Gopalakannan, Arul, 2010
<i>C. carpio</i>	serum	860–1296 IU/mg prot	1884–3257 IU/mg prot	levamisole	Maqsood et al., 2009
<i>C. carpio</i>	plasma	no activity	0.27–6.11 U/g prot	copper, chitosan	Dautremepuits et al., 2004
	kidney	2.41–2.49 U/g prot	1.44–3.53 U/g prot		
	liver	no activity	no activity		
<i>Carassius auratus</i>	serum	0.010–0.017 U	0.011–0.072 U	<i>Alcaligenes faecalis</i>	Wang et al., 2011a
<i>C. auratus</i>	serum	58 U/ml	48 and 80 U/ml	cyanobacteria	Qiao et al., 2013
<i>C. auratus gibelio</i>	serum	102 U/ml	133–309 U/ml	plant extracts	Lu et al., 2013

<i>C. auratus gibelio</i> ♀ x <i>Cyprinus carpio</i> ♂	serum	31 U/100 ml	27–32 U/100 ml	cottonseed meal, gossypol	Cai et al., 2011
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	serum	0.82 µg/ml	0.52; 1.14 µg/ml	bacillus	Weifen et al., 2012
<i>C. idella</i>	serum	10.54–14.56 µg/ml	1.07–14.6 µg/ml	diazinon	Soltani, Pourgholam, 2007
	kidney	4–6 µg/ml	3.8–6.2 µg/ml		
	spleen	6–7.1 µg/ml	5.5–9.3 µg/ml		
<i>C. idella</i>	serum	49.4 U/ml	47.0–60.2 U/ml	magnesium	Wang et al., 2011b
<i>C. idella</i>	serum	109 U/ml	101–260 U/ml	cortisol, cocoa butter carrier	Wang et al., 2005
<i>C. idella</i>	serum	0.12 UL	0.11–0.53 UL	lipopolysaccharide, protein of <i>Aeromonas hydrophila</i> (Chester)	Sun et al., 2011a
<i>C. idella</i>	serum	0.07 U/mg prot	0.14–0.87 U/mg prot	chitosan	Han et al., 2010
	kidney	2.94 U/mg prot	prot		
	spleen	0.41 U/mg prot	1.71–4.41 U/mg prot		
	liver	0.49 U/mg prot	0.24–4.55 U/mg prot		
			0.30–2.00 U/mg prot		
<i>C. idella</i>	head kidney	14.08 U/mg prot	25.76–38.40 U/mg prot	thiamin	Wen et al., 2015
	spleen	13.85 U/mg prot	prot		
	liver	11.75 U/mg prot	24.02–28.58 U/mg prot		
			21.41–30.13 U/mg prot		
<i>Rutilus rutilus</i>	serum	40.0 µg/ml	50.25–64.0 µg/ml	fructooligosaccharide	Soleimani et al., 2012
<i>Rutilus frisii kutum</i>	female:			season, temperature,	Ghafoori et al., 2014
	mucus	0.77–13.92 µg/ml	no data	reproductive migration, salinity, gonadal growth, sex	
	serum	0.5–2.35 µg/ml	no data		
	male:				
	mucus	0.85–17.89 µg/ml	no data		
	serum	0.82–1.45 µg/ml	no data		
<i>Tinca tinca</i>	plasma	0.146–0.186 absorbance	0.144–0.178 absorbance	testosterone, β-glucan	Vainikka et al., 2005
<i>Megalobrama amblycephala</i>	serum	3.9 µg/ml	2.8–5.6 µg/ml	anthraquinone extract from <i>Rheum officinale</i> , <i>Aeromonas hydrophila</i>	Liu et al., 2012
<i>M. amblycephala</i>	serum	10–13 µg/ml	11.6–17 µg/ml	emodin, vitamin C, temperature	Ming et al., 2012

<i>M. amblycephala</i>	serum	1.9–2.1 U/ml	2.2–2.6 U/ml	proteins of <i>A. hydrophila</i>	Wang et al., 2013
<i>M. amblycephala</i>	plasma	no data	247–372 U/ml	carbohydrate, lipid	Li et al., 2012a
<i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson)	serum	0.29 U/ml	0.24–0.28 U/ml	fish oil, rapeseed oil	Sun et al., 2011b
<i>Labeo rohita</i>	serum	0.08–16.62 µg/mL 0.76–8.89 µg/mL	no data	normal range	Mohanty et al., 2007
<i>L. rohita</i>	serum	231 µg/ml	280–400 µg/ml	<i>Achyranthes aspera</i>	Rao et al., 2006
<i>L. rohita</i>	serum	123.3–125.8 U/l	132.5–236.8 U/l	β-glucan	Misra et al., 2006
<i>L. rohita</i>	serum	130–208 U/ml	130–430 U/ml	<i>Euglena viridis</i>	Das et al., 2009
<i>L. rohita</i>	serum	483.06–612.02 U/mg serum protein	677.60–808.74 U/mg serum protein	corn carbohydrate, temperature	Alexander et al., 2011
<i>L. rohita</i>	serum	no data	675.41–1122.34 U/min/mg protein of serum	starch	Kumar et al., 2007
<i>Labeo bata</i>	serum	7.97–24.09 µg/ml	no data	normal range	Saurabh, Sahoo, 2008
<i>Labeo calbasu</i>	serum	3.40–19.62 µg/ml	no data	normal range	Saurabh, Sahoo, 2008
<i>Catla catla</i> (Hamilton)	serum	2.50–8.05 µg/ml	no data	physiological normal range	Sahoo et al., 2005
<i>C. catla</i>	serum	549–857 U/ml	851–1549 U/ml	<i>Cynodon dactylon</i>	Kaleeswaran et al., 2011
<i>C. catla</i>	serum	762.98 U/min/mg protein	470–1711.48 U/min/mg protein	yeast RNA, ω-3 fatty acid, b-carotene	Jha et al., 2007
<i>Cirrhinus mrigala</i> (Hamilton)	serum	4.65–10.25 µg/ml	no data	physiological normal range	Sahoo et al., 2005
<i>C. mrigala</i>	serum	706–731 U/m	572–830 U/m	azadirachtin, camphor, curcumin, <i>Aphanomyces</i> <i>invadans</i>	Harikrishnan et al., 2009

Thus, seasonal variation of serum lysozyme does not reflect the full dynamics of the enzyme in fish and it has deeper physiological basis than simply the direct effect of water temperature.

We found very low content or absence of the serum lysozyme in carps. A very low activity or level of enzyme in other studies has also been recorded in *Cyprinus carpio* [Siwicki et al., 1990; Yang et al., 2008; Ardo et al., 2010; Liu et al., 2011], *Ctenopharyngodon idella* [Weifen et al., 2012], *Rutilus frisii kutum* [Ghafoori et al., 2014], *Megalobrama amblycephala* [Liu et al., 2012; Wang et al., 2013]. Also, the tropical carp, *Labeo rohita*, and olive barb, *Puntius sarana*, exhibit low lysozyme activity [Dash et al., 2011; Das et al., 2012]. However, the activity of serum lysozyme in other studies was higher. Enzyme activity in *Cyprinus carpio* increased from trace or very low in both the control and the experimental treatment [Siwicki et al., 1990; Yang et al., 2008; Ardo et al., 2010; Liu et al., 2011] to 151.28 µg/ml in the control and 172.4 µg/ml in the experience [Wu et al. 2007]. The range in other units is as follows: from undetectable value–7.9 U/ml [Feng et al., 2010] to 4148–6228 U/ml [Abasali, Mohamad, 2010; Gopalakannan, Arul, 2010], or from 0.003–0.03 U to 140 U [Sakai et al., 2001; Tassakka, Sakai, 2002]. The data (Table 2) also indicate a very wide range of variation in the serum enzyme in other species. For example, the normal range of activity in the *Labeo rohita* is 0.08–16.62 µg/ml [Mohanty et al., 2007], but has been observed as high as 231–400 µg/ml [Rao et al., 2006]. The range in other units is as follows: from 123.3–236.8 U/l (0.123–0.237 U/ml) to 432.6 U/ml [Misra et al., 2006; Das et al., 2009]. The lysozyme activity in the *Megalobrama amblycephala* varies from 1.9–2.6 U/ml to 372 U/ml [Li et al., 2012a; Wang et al., 2013].

The data obtained in the experimental conditions in the control fish of various species carps (Table 2) are significantly greater than 5–9-fold of value for the physiological range of seasonal changes in other fish. As a result, the lysozyme content in the serum of various cyprinids species from different climatic zones in our studies are more similar than the values for one species in experiments by many researchers.

Very few studies have assayed lysozyme simultaneously in kidneys, spleen and liver. Most researchers measure serum or plasma lysozyme. There are reports of enzyme measured in organs for seven species of cyprinids [Lukyanenko, 1989], *Cyprinus carpio*, *Ctenopharyngodon idellus*, *Carassius auratus gibelio* [Dautremepuits et al., 2004; Soltani, Pourgholam, 2007; Han et al., 2010; Li et al., 2012b; 2013; Kurovskaya,

Stril'ko, 2016]. In addition, it is difficult to compare results due to differences in assay procedures. Variants of turbidimetric methods and diffusion into agar gel (lysoplate) are the most widespread approaches for the lysozyme assay each with its own units. Moreover, data in the same units may be reported as either lysozyme content or activity. Nevertheless, these studies also show low levels of lysozyme activity or its absence in organs and serum of cyprinids.

Many researchers studying innate immunity or nonspecific resistance in fish uses the term "health" or "healthy" fish [Sahoo, Mukherjee, 2002; Das et al., 2009; Dash et al., 2011; Lin et al., 2011; Sun et al., 2011b; Baruah et al., 2012; Devi et al., 2012; Kiron, 2012; Li et al., 2012a]. The condition of these fish is, probably, determined visually by external features. The data in Table 2 show that the values of lysozyme in "healthy" fish of the control vary widely. The notion of "health" or "healthy" fish based on the lysozyme content/activity in the species becomes elusive on the one hand or very narrow for a unique experiment on the other hand, under variability of the parameter such as in *Cyprinus carpio* or *Labeo rohita*.

Carp fishes are important for aquaculture. The lysozyme assay has been considered as an indicator of the efficiency for manipulations that should improve viability and sustainability of fish to adverse factors by enhancing nonspecific immunity. However, the difference in the initial condition of "healthy" fishes within the species can make it difficult to evaluate the results of immunostimulatory manipulations. This is due to the fact that the increased lysozyme activity under the influence of immunomodulatory factors in some experiments [Sahoo, Mukherjee, 2002; Yang et al., 2008; Kuang et al., 2012; Sieroslawska et al., 2012] is lower than the control in other studies [Rao et al., 2006; Wu et al., 2007; Jiang et al., 2010]. Moreover, high values of lysozyme in the control fish may require elevated energy expenses for the organism [Kortet, Vainikka, 2008], and therefore the immunomodulatory effect may not be adequate. It has been shown that both water salinity and growth hormone enhance the lysozyme activity in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, acting as individual factors. However, increase of the enzyme activity caused by treatment with growth hormone in fresh water did not continued after moving fish into salt water [Yada et al., 2001].

The comparison among species from different taxonomic groups showed that the cyprinids (order Cypriniformes) are characterized by low or very low content of lysozyme.

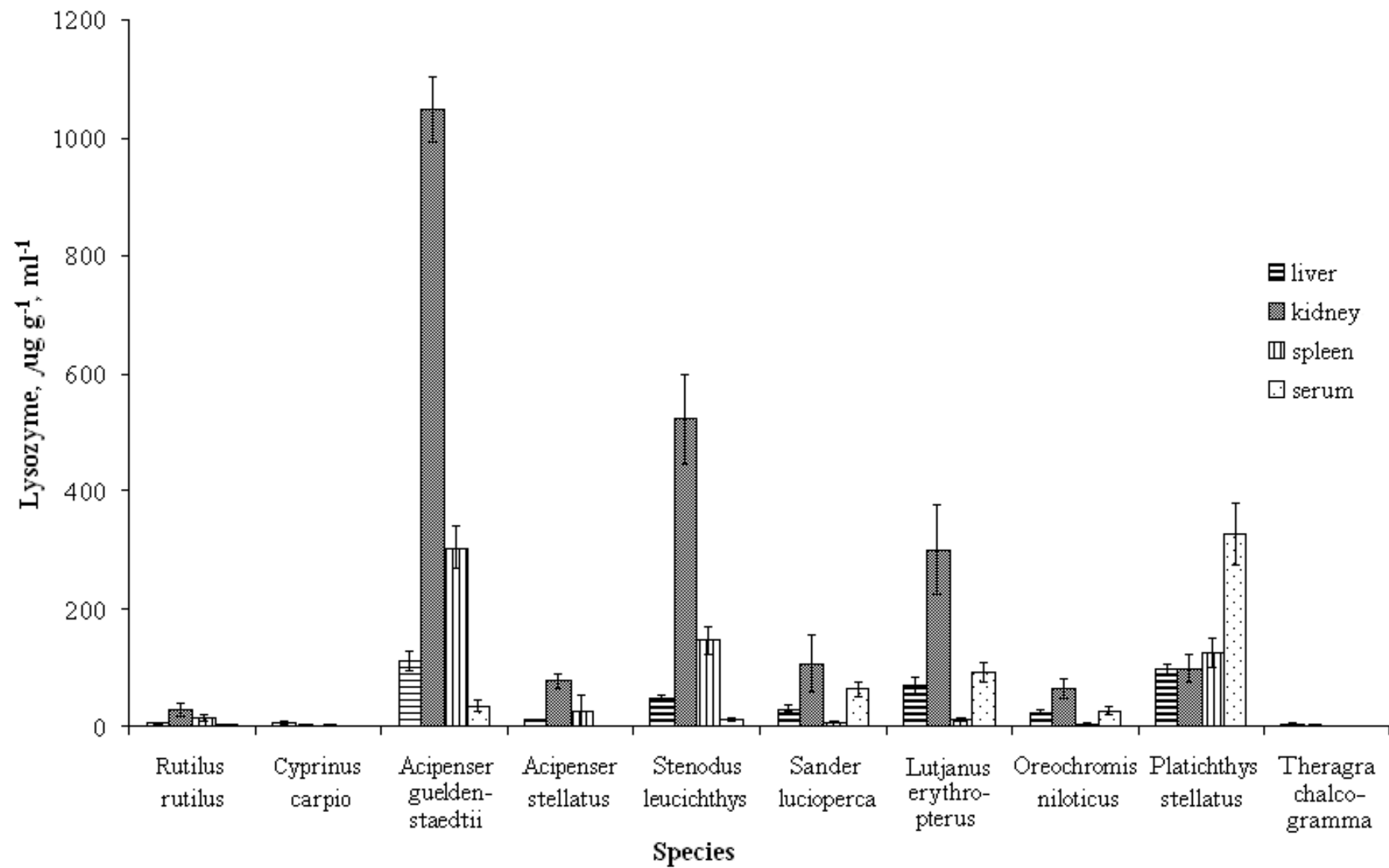


Fig. 2. The lysozyme content in different fishes. Data are expressed in $\mu\text{g/g}$ for liver, kidney, spleen, and $\mu\text{g/ml}$ for serum as means values \pm standard errors.

Research of species from some orders has found the highest content of the enzyme in Acipenseriformes (Fig. 2). The highest concentrations of enzyme, an average exceeding 1000 µg/g and individual values of more than 1500 µg/g, were reported in the kidneys of the *Acipenser gueldenstaedtii*, and the sterlet *Acipenser ruthenus* [Subbotkina, Subbotkin, 2002; 2003]. The lysozyme content in codfish is even lower than in cyprinids. The minimal level of the enzyme or its absence has been observed in cods inhabiting both salt and fresh water [Fletcher, White, 1973; Lie et al., 1989; Subbotkina, Subbotkin, 2003; 2013]. The Alaska pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Fig. 2), is the species with the highest content of lysozyme in codfish [Subbotkina, Subbotkin, 2013].

It has previously been shown that lysozyme activity or content distribution in plaice, *Pleuronectes platessa*, rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and common pike, *Esox lucius*, is the highest in the kidneys followed by spleen, serum, and liver [Fletcher, White, 1973; Lie et al., 1989; Izvekova et al., 2010]. The sturgeons, inconnu, *Stenodus leucichthys*, and pike, *Esox lucius*, have the same pattern of distribution as the cyprinids in the present study [Subbotkina, Subbotkin, 2003]. A similar distribution of enzyme among these organs, with none in the serum, has been shown in 17 species from the Volga River delta [Lukyanenko, 1989]. The higher or the same lysozyme activity in the liver compared to the spleen in carps has been noted by other authors

[Han et al., 2010; Li et al., 2013]. High levels of lysozyme in the kidneys and spleen is not the rule for all fish. In perch fish a high content of the enzyme have been identified in the serum [Subbotkina, Subbotkin, 2003; 2012]. The pattern of lysozyme distribution in these fish is as follows: kidneys > serum ≥ liver > spleen (Fig. 2). Two flatfish species from the Sea of Okhotsk, including starry flounder, *Platichthys stellatus*, (Fig. 2) have the highest lysozyme levels in the serum [Subbotkina, Subbotkin, 2013]. The pattern of lysozyme distribution most likely reflects the role of the immune organs in functions of nonspecific defense in phylogenetically various fish groups.

The results of the present study of some cyprinids show that low and very low levels of lysozyme are found in the kidneys, spleen and liver and enzyme may be absent in the serum. The pattern of lysozyme distribution in many carp species is as follows: kidneys > spleen > liver > serum, but this will differ depending on the species of other related fish groups. *Cyprinus carpio*, *Ctenopharyngodon idella* and *Hypophthalmichthys molitrix*, and their related species are similar in the level of lysozyme in water bodies which are significantly differ by the temperature regime. The seasonal dynamics of serum lysozyme does not fully explain the changes of this enzyme in fishes. A review of the published data demonstrates a wide range of variability in the content or activity of serum lysozyme.

This research was partly funded by the Russian-Vietnam Tropical Research Centre (Project "Ecolan E.3.2.6"). Another part of results was obtained in the framework of the state assignment (theme No. AAAA-A18-118012690222-4). We are deeply grateful Diana Papoulias for improvement in our manuscript and Nadezhda Ruban for help with English.

REFERENCES

- Abasali H., Mohamad S. Immune response of common carp (*Cyprinus carpio*) fed with herbal immunostimulants diets // Agric. J. 2010. V. 5. № 3. P. 163–172.
- Alexander C., Sahu N.P., Pal A.K., Akhtar M.S. Haemato-immunological and stress responses of *Labeo rohita* (Hamilton) fingerlings: effect of rearing temperature and dietary gelatinized carbohydrate // J. Anim. Physiol. An. N. 2011. V. 95. № 5. P. 653–663.
- Ardo L., Jeney Z., Adams A., Jeney G. 2010. Immune responses of resistant and sensitive common carp families following experimental challenge with *Aeromonas hydrophila* // Fish Shellfish. Immunol. V. 29. № 1. P. 111–116.
- Baruah A., Saha R.K., Kamilya D. Inter-Species transmission of the epizootic ulcerative syndrome (EUS) pathogen, *Aphanomyces invadans*, and associated physiological responses // Isr J Aquacult - Bamidgeh. 2012. V. 64. 9 p.
- Bowden T.J. Modulation of the immune system of fish by their environment // Fish Shellfish. Immunol. 2008. V. 25. № 4. P. 373–383.
- Cai C., Li E., Ye Y., Krogdahl A., Jiang G., Wang Y., Chen L. Effect of dietary graded levels of cottonseed meal and gossypol on growth performance, body composition and health aspects of allogynogenetic silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* ♀ x *Cyprinus carpio* ♂ // Aquacult Nutr. 2011. V. 17. № 4. P. 353–360.
- Das B.K., Pradhan J., Sahu S. The effect of *Euglena viridis* on immune response of rohu, *Labeo rohita* (Ham.) // Fish Shellfish Immunol. 2009. V. 26. № 6. P. 871–876.
- Das A., Jena J.K., Sahoo P.K. Haematological and innate immune responses in *Puntius sarana*: normal range and seasonal variation // Cent. Eur. J. Biol. 2012. V. 7. № 3. P. 460–469.

- Dash S., Das S.K., Samal J., Ojha P.K., Patra J.K., Thatoi H. Dose dependence specific and non-specific immune responses of Indian major carp (*L. rohita* Ham) to intraperitoneal injection of formalin killed *Aeromonas hydrophila* whole cell vaccine // Vet. Res. Commun. 2011. V. 35. № 8. P. 541–552.
- Dautremepuits C., Betoulle S., Paris-Palacios S., Vernet G. Immunology-related perturbations induced by copper and chitosan in carp (*Cyprinus carpio* L.) // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2004. V. 47. № 3. P. 370–378.
- Devi T.B., Kamilya D., Abraham T.J. Dynamic changes in immune-effector activities of Indian major carp, catla (*Catla catla*) infected with *Edwardsiella tarda* // Aquaculture. 2012. V. 366–367. P. 62–66.
- Dominguez M., Takemura A., Tsuchiya M. Effects of changes in environmental factors on the non-specific immune response of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. // Aquacult. Res. 2005. V. 36. № 4. P. 391–397.
- Feng L., He W., Jiang J., Liu Y., Zhou X-Q. Effects of dietary pyridoxine on disease resistance, immune responses and intestinal microflora in juvenile Jian carp (*Cyprinus carpio* var. Jian) // Aquacult. Nutr. 2010. V. 16. № 3. P. 254–261.
- Fletcher T.C., White A. Lysozyme activity in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) // Experientia. 1973. V. 29. № 10. P. 1283–1285.
- Han J-F., Hua X-M., Huang X-X., Wang J., Yu N., Zhou H-Q. Effects of feeding modes of chitosan on prevention of starvation of *Ctenopharyngodon idellus* // J. Fish. China. 2010. V. 34. № 3. P. 459–465.
- Harikrishnan R., Balasundaram C., Dharaneedharan S., Moon Y-G., Kim M-C., Kim J-S., Heo M-S. Effect of plant active compounds on immune response and disease resistance in *Cirrhina mrigala* infected with fungal fish pathogen, *Aphanomyces invadans* // Aquacult. Res. 2009. V. 40. № 10. P. 1170–1181.
- Ghafoori Z., Heidari B., Farzadfar F., Aghamaali M. Variations of serum and mucus lysozyme activity and total protein content in the male and female Caspian kutum (*Rutilus frisii kutum*, Kamensky 1901) during reproductive period // Fish Shellfish. Immunol. 2014. V. 37. № 1. P. 139–146.
- Ghiasi F., Mirzargar S.S., Badakhshan H., Shamsi S. Effects of low concentration of cadmium on the level of lysozyme in serum, leukocyte count and phagocytic index in *Cyprinus carpio* under the wintering conditions // J. Fish. Aquat. Sci. 2010. V. 5. № 2. P. 113–119.
- Gopalakannan A., Arul V. Enhancement of the innate immune system and disease-resistant activity in *Cyprinus carpio* by oral administration of β -glucan and whole cell yeast // Aquacult. Res. 2010. V. 41. № 6. P. 884–892.
- Izvekova G.I., Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. Lysozyme content in the organism of pike infected with cestodes // Inland Water Biol. 2010. V. 3. № 2. P. 170–173. DOI: 10.1134/S1995082910020112.
- Jha A.K., Pal A.K., Sahu N.P., Kumar S., Mukherjee S.C. Haemato-immunological responses to dietary yeast RNA, ω -3 fatty acid and b-carotene in *Catla catla* juveniles // Fish Shellfish Immunol. 2007. V. 23. № 5. P. 917–927.
- Jiang J., Zhao M-j., Lin F., Yang L., Zhou X-q. Effect of conjugated linoleic acid on *Cyprinus carpio* var. Jian regarding growth, immunity, and disease resistance to *Aeromonas hydrophila* // Lipids. 2010. V. 45. № 6. P. 531–536.
- Kaleeswaran B., Ilavenil S., Ravikumar S. Dietary supplementation with *Cynodon dactylon* (L.) enhances innate immunity and disease resistance of Indian major carp, *Catla catla* (Ham.) // Fish Shellfish. Immunol. 2011. V. 31. № 6. P. 953–962.
- Kiron V. Fish immune system and its nutritional modulation for preventive health care // Anim. Feed Sci. Tech. 2012. V. 173. № 1–2. P. 111–133.
- Kortet R., Vainikka A. Seasonality of innate immunity; evolutionary aspects and latest updates // New Research on Innate Immunity. Nova Science Publishers, Inc. 2008. P. 13–45.
- Kuang S-Y., Xiao W-W., Feng L., Liu Y., Jiang J., Jiang W-D., Hu K., Li S-H., Tang L., Zhou X-Q. Effects of graded levels of dietary methionine hydroxy analogue on immune response and antioxidant status of immune organs in juvenile Jian carp (*Cyprinus carpio* var. Jian) // Fish Shellfish Immunology. 2012. V. 32. № 2. P. 629–636.
- Kumar V., Sahu N.P., Pal A.K., Kumar S. Immunomodulation of *Labeo rohita* juveniles due to dietary gelatinized and non-gelatinized starch // Fish Shellfish Immunol. 2007. V. 23. № 2. P. 341–353.
- Kumari J., Sahoo P.K., Swain T., Sahoo S.K., Sahu A.K., Mohanty B.R. Seasonal variation in the innate immune parameters of the Asian catfish *Clarias batrachus* // Aquaculture. 2006. V. 252. № 2–4. P. 121–127.
- Kurovskaya, L. Ya., Stril'ko G. A. Vliyanie pH vodnoi sredy na uroven' zarazhennyya ektoparazitami, sodержanie belka i lizotsima u nekotorykh vidov karpovykh ryb [Effect of aquatic environment pH on the level of ectoparasite infestation, protein and lysozyme content in some cyprinid species (Cyprinidae)] // Rybohospod. nauka Ukr. 2016. V. 1. № 35. S. 88–101. [In Russian]
- Li X-F., Liu W-B., Lu K-L., Xu W-N., Wang Y. Dietary carbohydrate/lipid ratios affect stress, oxidative status and non-specific immune responses of fingerling blunt snout bream, *Megalobrama amblycephala* // Fish Shellfish Immunol. 2012a. V. 33. № 2. P. 316–323.
- Li X-Y., Miao X-Q., Zhang L-F., Wang J-J. Immunotoxicity of 1-methyl-3-octylimidazolium bromide on brooked carp (*Cyprinus carpio* L.) // Ecotox. Environ. Safe. 2012b. V. 75. P. 180–186.
- Li X., Liu L., Zhang Y., Fang Q., Li Y., Li Y. Toxic effects of chlorpyrifos on lysozyme activities, the contents of complement C3 and IgM, and IgM and complement C3 expressions in common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Chemosphere. 2013. V. 93. № 2. P. 428–433.
- Lie O., Evensen O., Sorensen A., Froysadal E. Study on lysozyme activity in some fish // Dis. Aquat. Org. 1989. V. 6. P. 1–5.

- Lin S., Pan Y., Luo L. et al. Effects of dietary β -1,3-glucan, chitosan or raffinose on the growth, innate immunity and resistance of koi (*Cyprinus carpio koi*) // Fish Shellfish. Immunol. 2011. V. 31. № 6. P. 788–794.
- Litvinov A.S., Roshchupko V.F. Termicheskiye kharakteristika vodokhranilishch Volzhskogo kaskada [Thermal characteristics of the Volga cascade reservoirs] // Trudy IBVV RAN. 1993. V. 63. № 66. S. 3–24. [In Russian]
- Liu J., Lei Y., Wang F., Yi Y., Liu Y., Wang G. Immunostimulatory activities of specific bacterial secondary metabolite of *Anoxybacillus flavithermus* strain SX-4 on carp, *Cyprinus carpio* // J. Appl. Microbiol. 2011. V. 110. № 4. P. 1056–1064.
- Liu B., Ge X., Xie J., Xu P., He Y., Cui Y., Ming J., Zhou Q., Pan L. Effects of anthraquinone extract from *Rheum officinale* Bail on the physiological responses and HSP70 gene expression of *Megalobrama amblycephala* under *Aeromonas hydrophila* infection // Fish Shellfish Immunol. 2012. V. 32. № 1. P. 1–7.
- Lu C., Luo X., Luo R., Chen X., Xing L., Tang Z., Li H. Assessment of antibacterial properties and the active ingredient of plant extracts and its effect on the performance of crucian carp (*Carassius auratus gibelio* var. *E'ergisi*, Bloch) J. Sci. Food. Agric. 2013. V. 93. № 4. P. 902–909.
- Lukyanenko V.I. Immunobiologiya ryb: Vrozhdeonnyi immunitet [Immunobiology of fishes: Innate immunity]. 1989. M.: Agropromizdat. 271 p. [In Russian]
- Maqsood S., Samoon M.H., Singh P. Immunomodulatory and growth promoting effect of dietary levamisole in *Cyprinus carpio* fingerlings against the challenge of *Aeromonas hydrophila* // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 2009. V. 9. № 1. P. 111–120.
- Ming J., Xie J., Xu P., Ge X., Liu W., Ye J. Effects of emodin and vitamin C on growth performance, biochemical parameters and two HSP70s mRNA expression of Wuchang bream (*Megalobrama amblycephala* Yih) under high temperature // Fish Shellfish. Immunol. 2012. V. 32. № 2. P. 651–661.
- Misra C.K., Das B.K., Mukherjee S.C., Pattnaik P. Effect of long term administration of dietary β -glucan on immunity, growth and survival of *Labeo rohita* fingerlings // Aquaculture. 2006. V. 255. № 1–4. P. 82–94.
- Mohanty B.R., Sahoo P.K., Mahapatra K.D., Saha J.N. Innate immune responses in families of Indian major carp, *Labeo rohita*, differing in their resistance to *Edwardsiella tarda* infection // Curr. Sci. 2007. V. 92. № 9. P. 1270–1274.
- Muona M., Soivio A. Changes in plasma lysozyme and blood leucocyte levels of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) during parr-smolt transformation // Aquaculture. 1992. V. 106. № 1. P. 75–87.
- Nikolsky G.V. Ekologiya ryb [The Ecology of fishes]. 1974. M.: Vysshaya shkola. 368 p. [In Russian]
- Osserman E.F., Lawlor D.P. Serum and urinary lysozyme (Muramidase) in monocytic and monomyelocytic leukemia // J. Exp. Med. 1966. V. 124. P. 921–952.
- Qiao Q., Liang H., Zhang X. Effect of cyanobacteria on immune function of crucian carp (*Carassius auratus*) via chronic exposure in diet // Chemosphere. 2013. V. 90. № 3. P. 1167–1176.
- Rao Y. V., Das B. K., Jyotirmayee P., Chakrabarti R. Effect of *Achyranthes aspera* on the immunity and survival of *Labeo rohita* infected with *Aeromonas hydrophila* // Fish Shellfish Immunol. 2006. V. 20. № 3. P. 263–273.
- Sahoo P.K., Kumari J., Mishra B.K. Non-specific immune responses in juveniles of Indian major carps // J. Appl. Ichthyol. 2005. V. 21. № 2. P. 151–155.
- Sahoo P.K., Mukherjee S.C. Influence of high dietary α -tocopherol intakes on specific immune response, nonspecific resistance factors and disease resistance of healthy and aflatoxin B₁-induced immunocompromised Indian major carp, *Labeo rohita* (Hamilton) // Aquacult. Nutr. 2002. V. 8. № 3. P. 159–67.
- Sakai M., Taniguchi K., Mamoto K., Ogawa H., Tabata M. Immunostimulant effects of nucleotide isolated from yeast RNA on carp, *Cyprinus carpio* L. // J. Fish Dis. 2001. V. 24. № 8. P. 433–438.
- Saurabh S., Sahoo P. K. Lysozyme: an important defence molecule of fish innate immune system // Aquacult. Res. 2008. V. 39. № 3. P. 223–239.
- Sieroslawska A., Rymuszka A., Velisek J., Pawlik-Skowronska B., Svobodova Z., Skowronski T. Effects of microcystin-containing cyanobacterial extract on hematological and biochemical parameters of common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Fish Physiol. Biochem. 2012. V. 38. № 4. P. 1159–1167.
- Siwicki A.K., Cossarini-Dunier M., Studnicka M., Demael A. In vivo effect of the organophosphorus insecticide trichlorophon on immune response of carp (*Cyprinus carpio*). II. Effect of high doses of trichlorophon on nonspecific immune response // Ecotox. Environ. Safe. 1990. V. 19. № 1. P. 99–105.
- Skouras A., Lang T., Vobach M., Danischewski D., Wosniok W., Scharfack J. P., Steinhagen D. Assessment of some innate immune responses in dab (*Limanda limanda* L.) from the North Sea as part of an integrated biological effects monitoring. // Helgol. Mar. Res. 2003. V. 57. № 3–4. P. 181–189.
- Soleimani N., Hoseinifar S.H., Merrifield D.L., Barati M., Abadi Z.H. Dietary supplementation of fructooligosaccharide (FOS) improves the innate immune response, stress resistance, digestive enzyme activities and growth performance of Caspian roach (*Rutilus rutilus*) fry // Fish Shellfish Immunol. 2012. V. 32. № 2. P. 316–321.
- Soltani M., Pourgholam R. Lysozyme activity of grass carp (*Ctenopharingodon idella*) following exposure to sublethal concentrations of organophosphate, diazinon // 2007. J. Vet. Res. V. 62. № 2. P. 49–52.
- Subbotkin M.F., Subbotkina T.A. Variability of the lysozyme content in bream from the Rybinsk reservoir in different seasons of the annual cycle // Biol. Bull. 2016. V. 43. № 3. P. 257–262. DOI: 10.1134/S1062359016020096.

- Subbotkin M. F., Subbotkina T. A. Effect of environment and physiological state of an organism on the activity and content of lysozyme in the fishes of the family Cyprinidae: A review // *Inland Water. Biol.* 2018. V. 11. № 2. P. 184–194. DOI: 10.1134/S1995082918020037.
- Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. Lizotsim chetyrekh vidov osetrovyykh ryb sem. Acipenseridae r. Volgi [Lysozyme of four sturgeon species of the family Acipenseridae in the Volga River] // *Biol. Vnutr. Vod. [Inland Water Biol.]*. 2002. № 2. P. 88–93. [In Russian]
- Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. Lysozyme content in organs and blood serum in various species in the Volga River // *J. Evol. Biochem. Phys.* 2003. V. 39. № 5. P. 537–546. DOI: 10.1023/B:JOEY.0000015961.99374.62.
- Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. Uroven' lizotsima u nekotorykh vidov khishchnykh ryb [A level of the lysozyme in some species of the predatory fish] // *Problemy immunologii, patologii i okhrany zdorov'ya ryb: Rasshiren. materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems of immunology, pathology and fish health protection: Enlarged materials of All-Russian scientific and applied research conference]* / Pod red. prof. Mikryakova V.R. i dr. [Ads. prof. Mikryakov V.R. et al.]. 2004. M: Izd-vo IBVV RAN. P. 159–168. [In Russian]
- Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. Peculiarities of the lysozyme content in cods (Order Gadiformes) and flatfishes (Order Pleuronectiformes) // *J. Evol. Biochem. Phys.* 2013. V. 49. № 4. P. 415–422. DOI: 10.1134/S0022093013040051.
- Subbotkina T.A., Subbotkin M.F. Adaptivnye reaktsii nespetsificheskogo immuniteta ryb [Adaptive response of nonspecific immunity in fish] // *Fiziologicheskiye, biokhimicheskiye i molekulyarno-geneticheskiye mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov: Materialy Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem*. 2012. IBVV RAN. Borok. S. 346–352. [In Russian]
- Sun J., Wang Q., Qiao Z., Bai D., Sun J., Qiao X. Effect of lipopolysaccharide (LPS) and outer membrane protein (OMP) vaccines on protection of Grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) against *Aeromonas hydrophila* // *Isr J Aquacult – Bamidgah*. 2011a. V. 63. 8 p.
- Sun S., Ye J., Chen J., Wang Y., Chen L. Effect of dietary fish oil replacement by rapeseed oil on the growth, fatty acid composition and serum non-specific immunity response of fingerling black carp, *Mylopharyngodon piceus* // *Aquacult. Nutr.* 2011b. V. 17. № 4. P. 441–450.
- Swain P., Dash S., Sahoo P.K., Routray P., Sahoo S.K., Gupta S.D., Meher P.K., Sarangi N. Non-specific immune parameters of brood Indian major carp *Labeo rohita* and their seasonal variations // *Fish Shellfish. Immunol.* 2007. V. 22. № 1–2. P. 38–43.
- Tassakka A. R., Sakai M. CpG oligodeoxynucleotides enhance the non-specific immune responses on carp, *Cyprinus carpio* // *Aquaculture*. 2002. V. 209. № 1–4. P. 1–10.
- Thilagam H., Gopalakrishnan S., Bo J., Wang K-J. Effect of 17 β -estradiol on the immunocompetence of Japanese sea bass (*Lateolabrax japonicus*) // *Environ. Toxicol. Chem.* 2009. V. 28. № 8. P. 1722–1731.
- Tort L., Balasch J.C., Mackenzie S. Fish immune system. A crossroads between innate and adaptive responses // *Immunologia*. 2003. V. 22. № 3. P. 277–286.
- Vainikka A., Jokinen E.I., Kortet R., Pauku S., Pirhonen J., Rantala M.J., Taskinen J. Effects of testosterone and β -glucan on immune functions in tench // *J. Fish Biol.* 2005. V. 66. № 2. P. 348–361.
- Wang W.B., Li A.H., Cai T.Z., Wang J.G. Effects of intraperitoneal injection of cortisol on nonspecific immune functions of *Ctenopharyngodon idella* // *J. Fish Biol.* 2005. V. 67. № 3. P. 779–793.
- Wang G-X., Li F-Y., Cui J., Wang Y., Liu Y-T., Han J., Lei Y. Immunostimulatory activities of a decapeptide derived from *Alcaligenes faecalis* FY-3 to crucian carp // *Scand. J. Immunol.* 2011a. V. 74. № 1. P. 14–22.
- Wang F-B., Luo L., Lin S-M., Li Y., Chen S., Wang Y-G., Wen H., Hu C-J. Dietary magnesium requirements of juvenile grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // *Aquacult. Nutr.* 2011b. V. 17. № 3. P. 691–700.
- Wang N., Yang Z., Zang M., Liu Y., Lu C. 2013. Identification of Omp38 by immunoproteomic analysis and evaluation as a potential vaccine antigen against *Aeromonas hydrophila* in Chinese breams // *Fish Shellfish Immunol.* V. 34. № 1. P. 74–81.
- Weifen L., Xiaoping Z., Wenhui S., Bin D., Quan L., Luoqin F., Jiajia Z., Yue W., Dongyou Y. Effects of Bacillus preparations on immunity and antioxidant activities in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) // *Fish Physiol. Biochem.* 2012. V. 38. № 6. P. 1585–1592.
- Wen L-M., Jiang W-D., Liu Y., Wu P. Zhao J., Jiang J., Kuang S.-Y., Tang L., Tang W-N., Zhang Y-A., Zhou X-Q., Feng L. Evaluation the effect of thiamin deficiency on intestinal immunity of young grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) // *Fish Shellfish Immunol.* 2015. V. 46. № 2. P. 501–515.
- Wu G., Yuan C., Shen M., Tang J., Gong Y., Li D., Sun F., Huang C., Han X. Immunological and biochemical parameters in carp (*Cyprinus carpio*) after Qompsell feed ingredients for long-term administration // *Aquacult Res.* 2007. V. 38. № 3. P. 246–255.
- Yada T., Azuma T., Takagi Y. Stimulation of non-specific immune functions in seawater-acclimated rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, with reference to the role of growth hormone // *Comp. Biochem. Phys. B: Bioch. Mol. Biol.* 2001. V. 129. № 2-3. P. 695-701.
- Yang Q., Zhou X., Jiang J., Liu Y. Effect of dietary vitamin A deficiency on growth performance, feed utilization and immune responses of juvenile Jian carp (*Cyprinus carpio* var. Jian) // *Aquacult. Res.* 2008. V. 39. № 8. P. 902–906.
- Zhou X-X., Wang Y-B., Li W-F. Effect of feeding apidaecin on common carp (*Cyprinus carpio*) growth performances and immune function // *Aquaculture*. 2008. V. 279. № 1–4. P. 108–112.

АНОМАЛИИ ПОЗВОНОЧНИКА И ПОЗВОНКОВЫЕ ФЕНОТИПЫ У СЕГОЛЕТОК И ДВУХЛЕТОК ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L.) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES), РАЗВИВШИХСЯ ИЗ ОДНОЙ ВЫБОРКИ ЭМБРИОНОВ

Ю. В. Чеботарева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: piscses68@mail.ru

В двух экспериментах проведено сравнение аномалий позвоночника, числа позвонков и позвонковых фенотипов у сеголеток и двухлеток плотвы, выращенных из одной выборки эмбрионов, полученной от группы производителей. Различия по большинству признаков между двумя возрастными группами отсутствуют. В одном из экспериментов обнаружено изменение направления асимметрии позвоночника. Снижение уровня аномалий позвоночника вследствие селективной гибели особей с нарушениями не обнаружено.

Ключевые слова: плотва *Rutilus rutilus*, аномалии позвоночника, позвонковые фенотипы.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10019

ВВЕДЕНИЕ

Аномалии скелета рыб в последнее время привлекают большое внимание. В первую очередь это связано с проблемами, которые они вызывают в товарном рыбоводстве, влияя на внешнюю привлекательность рыбы для потребителя и затрудняя обработку продукции на предприятиях пищевой промышленности [Boglione et al., 2001; Izquierdo et al., 2010; Sfakianakis et al., 2013; Losada et al., 2014]. Кроме того, в связи со значительной антропогенной нагрузкой на водоёмы, нарушения в развитии рыб (в том числе и осевого скелета) интересуют исследователей как тест-система для оценки качества вод [Boglione et al., 2006; Yershov, 2008; Bogutskaya et al., 2011]. Наряду с общим ростом количества аномалий позвоночника у рыб из естественных водоёмов нередко отмечают снижение их доли с возрастом [Boglione et al., 2006; Kessabi et al., 2013; Esin, 2015]. Однако на природном материале не всегда можно определить, что является причиной различий в числе особей с нарушениями в развитии. Если материал собран в течение одного сезона, то различия могут быть вызваны особенностями условий раннего развития разных возрастных групп (в первую очередь, температурой). При отлове в одной точке в разные годы не исключена поимка рыб разного происхождения, особенно если исследуемый вид мигрирующий.

Считается, что рыбы с аномалиями отличаются пониженной жизнеспособностью [Кирпичников, 1978 (Kirpichnikov, 1978); Boglione et al., 2006; Kessabi et al., 2013; Esin, 2015]. В экспериментах по воздействию на эмбрионы плотвы физических и химических факторов нами было установлено, что в выборках с повышенной эмбриональной смертностью количество и тяжесть аномалий развития позвоночника обычно ниже, чем в выборках с относительно невы-

соким отходом особей [Chebotareva et al., 2009, 2016]. Тот же эффект отмечен в популяциях арктического гольца, нерестилища которых расположены в реках с экстремальным вулканическим загрязнением. В связи с жёстким отбором девиантных особей частота морфологических аномалий у мальков из таких местобитаний ниже, чем в умеренно загрязнённых нерестилищах [Esin, 2015].

В одном из экспериментов совместное воздействие магнитного поля (500 Гц, 1.4–1.6 мкТл) и постоянной температуры 23°C на зародыши плотвы приводило к значительной эмбриональной гибели. Анализируя отдалённые эффекты этого воздействия, мы разделили выборку сеголеток на три группы: 1) рыбы без аномалий позвоночника («нормальные»), 2) рыбы с аномалиями позвоночника, но без сращений позвонков («аномальные») и 3) рыбы со сращениями позвонков. «Аномальные» сеголетки превосходили две другие группы и по длине и по массе. «Нормальные» рыбы были самыми мелкими в своей выборке, при этом их позвонковые фенотипы были ближе к природной норме, даже в сравнении с контрольной группой плотвы. У рыб со сращениями позвонков была выявлена направленная асимметрия строения позвоночника. Жёсткий отбор способствовал образованию группировок молоди, различающихся по темпу роста и степени развития аномалий позвоночника [Chebotareva et al., 2016].

С целью проследить, изменяется ли выраженность аномалий скелета у разновозрастного потомства от одних производителей, проанализированы сеголетки и двухлетки плотвы, выращенные из одной выборки эмбрионов, полученной в результате искусственного скрещивания небольшой группы производителей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Первый эксперимент был проведён в 2014–2015 гг., второй – в 2015–2016 гг. В качестве производителей в первом эксперименте использовали 3 самцов и 3 самок, во втором – 10 самцов и 8 самок плотвы, выращенных и содержавшихся в прудах на базе «Сунога» ИБВВ РАН. Искусственное оплодотворение икры проводили сухим способом. В первом эксперименте эмбрионы развивались в естественных температурных условиях (от 13.3 до 20.3°C). Во втором эксперименте развитие началось при постоянной температуре 23°C, соответствующей верхней температурной границе для эмбриогенеза плотвы [Гулидов, Попова, 1978 (Gulidov, Popova, 1978); Голованов, 2013 (Golovanov, 2013)]. Через 21 час воздействие прекратили в связи с повышенной смертностью эмбрионов (около 60%). В дальнейшем зародыши развивались при температурах от 14.1°C до 18.7°C. В первом эксперименте вылупление единичных предличинки началось через 5.5 суток, массовое вылупление – через 6 суток после оплодотворения, во втором, соответственно, через 6 и 8 суток. Выживаемость эмбрионов от оплодотворения до вылупления составила около 50% в первом эксперименте и около 20% во втором. После заполнения плавательного пузыря воздухом (через 9 суток после вылупления в первом эксперименте и через 10 суток во втором) личинок выпустили в пруды с естественной кормовой базой (1000 штук в 2014 г. и 2300 штук в 2015 г.), где они находились в течение 4 месяцев. Выживаемость в прудах в течение первого лета составила около 14% в первом эксперименте и 45% во втором. В сентябре пруды были обловлены. Часть молоди была взята на анализ (36 и 79 экземпляров в первом и втором экспериментах, соответственно); все оставшиеся сеголетки (108 в первом эксперименте и около 650 во втором) были перемещены в зимовальный пруд. В начале мая годовиков пересаживали в выростные пруды. Отход молоди за время зимовки был незначительным (около 6.5% в первом эксперименте и около 20% во втором). В конце второго летнего сезона в первом эксперименте было получено 54 двухлетка (выживаемость по сравнению с первым годом 50%). Во втором эксперименте общую выживаемость в течение лета определить было невозможно. Через два дня после пересадки годовиков в выростной пруд, в результате выхода из строя водоспуска, большая часть молоди ушла с водой. Оставшихся рыб (50 штук)

переместили в другой пруд, где осенью было выловлено 40 двухлеток.

У рыб определяли длину (от конца рыла до конца чешуйного покрова, *l*) и массу тела *Q*. Осевого скелет препарировали по методике Яковлева с соавторами (1981) (Yakovlev et al., 1981). В скелете подсчитывали число позвонков в туловищном (*vert.a.*), переходном (*vert.i.*) и хвостовом (*vert.c.*) отделах, а также их сумму (*vert.*), включая Веберовы и преуральные. К позвонкам переходного отдела относили задние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами. Позвонки переходного отдела отличаются от хвостовых отсутствием нижнего остистого отростка. Была проведена оценка выборок по позвонковым фенотипам, представленным в виде сочетания числа позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах [Касьянов, 1990 (Kas'yanov, 1990)].

У рыб определяли наличие следующих аномалий в развитии позвоночника: сращение позвонков; незамкнутые невральные или гемальные дуги; деформация позвонков; сращение невральных или гемальных дуг разных позвонков; деформация невральных или гемальных дуг; отсутствие дуг позвонков; перемещение основания невральной или гемальной дуги на соседний позвонок; несращение дуги с телом позвонка; наличие дополнительной ветви дуги [Chebotareva, 2009]. Средние значения количества аномалий каждого вида в выборках приведены в таблице 2. У рыб определяли долю позвонков с нарушениями развития (*an.Vt%*) и по отделам (*an.Va%*, *an.Vi%*, *an.Vc%* – соответственно для туловищного, переходного и хвостового отделов). Доля вычислялась как отношение числа аномальных позвонков в отделе позвоночника (или в позвоночнике в целом) к числу позвонков в соответствующем отделе в процентах у каждой рыбы отдельно. Помимо этого проводили детальный анализ сращений позвонков. Оценивали количество сращений (*N.sr.*) и число позвонков в составе сращений – общее (*N.v.sr.*) и по соответствующим отделам (*N.v.sr.Va*, *N.v.sr.Vi*, *N.v.sr.Vc*). Определяли долю асимметричных сращений у всех рыб в выборке от общего числа сращений у всех рыб (*Sr.ass.%*). Для рыб с асимметричным строением позвоночника в таблице 2 отдельно приведено среднее число позвонков слева и справа (*vert. left* и *vert. right*, соответственно). Кроме этого, были определены средняя разница в числе позвон-

ков между левой и правой сторонами позвоночника $|vert. left - vert. right|$ и доля рыб с преобладанием правосторонней асимметрии позвоночника ($vert. right > vert. left$, %).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сеголетки разных лет заметно различались по длине и массе тела. Между двухлетками достоверных различий по линейно-весовым параметрам не обнаружено (табл. 1).

Среднее число позвонков в разные годы различалось у двухлеток во всех отделах, у сеголеток – в туловищном и переходном. При этом общее число позвонков в группах достоверно не различалось. Различий в числе позвонков (общем и по отделам) у разновозрастных рыб общего происхождения не обнаружено (табл. 1).

На рисунке представлены распределения числа позвонков в позвоночнике и его отделах. У молоди из второго эксперимента распределения были более растянутыми. Только у этих рыб отмечался ряд крайних вариантов – 5 позвонков в переходном отделе, 17 в хвостовом, а также 39 и 45 позвонков во всём позвоночнике. Кроме того, среди молоди из второго эксперимента чаще всего встречались особи с 16-ю туловищными позвонками, тогда как в первом эксперименте с 17-ю.

При статистической обработке материала использовали дисперсионный анализ с последующей оценкой различий между группами с помощью LSD-теста.

У двухлеток из первого эксперимента по сравнению с сеголетками из того же эксперимента распределение позвонков в туловищном отделе позвоночника оказалось сдвинутым вправо: у двухлеток отсутствуют варианты 14 и 15 позвонков в туловищном отделе, а варианты 18 и 19 позвонков отмечены более чем у 40% особей.

Нормальное для плотвы число позвонков в туловищном отделе – 15–17. В эти рамки укладываются 77.80% сеголеток и 59.26% двухлеток из первого эксперимента, а также 72.15% сеголеток и 82.50% двухлеток из второго. Количество позвонков в переходном и хвостовом отделах позвоночника у всех рыб из первого эксперимента было обычным для плотвы: 2–4 и 14–16 позвонков, соответственно. Во втором эксперименте особи с отклонениями от нормы по этому показателю были немногочисленны (около 5%). Рыбы с «нормальным» общим количеством позвонков (40–42) составляли от 55 до 70% в разных выборках (табл. 1).

Таблица 1. Длина и масса тела, число позвонков и позвонковые фенотипы у сеголеток и двухлеток плотвы
Table 1. Length and weight, number of vertebrae, and vertebral phenotypes in roach underyearlings and yearlings

Показатель / Index	Сеголетки-1 Underyearlings-1 (n=36)	Двухлетки-1 Yearlings-1 (n=54)	Сеголетки-2 Underyearlings-2 (n=79)	Двухлетки-2 Yearlings-2 (n=40)
<i>SL</i> , мм / <i>SL</i> , mm	69.6±1.16 *	110.3±0.75	47.8±0.45*	112.0±0.90
<i>Q</i> , г / <i>Q</i> , g	6.63±0.24*	27.67±0.60	1.84±0.05*	28.52±0.55
Число позвонков / Number of vertebrae				
<i>vert.a.</i>	16.92±0.17*	17.30±0.12*	16.34±0.16*	16.13±0.18*
<i>vert.i.</i>	2.94±0.09*	3.19±0.08*	3.29±0.09*	3.50±0.11*
<i>vert.c.</i>	15.17±0.07	14.94±0.08*	15.33±0.08	15.33±0.10*
<i>vert.</i>	42.03±0.15	42.43±0.14	41.99±0.17	41.95±0.18
Позвонковые фенотипы / Vertebral phenotypes				
Типичные, % Typical, %	66.69	48.14	53.17	57.50
Природные, % Natural, %	11.12	11.11	21.52	20.00
40–42 позвонка, % 40–42 vertebrae, %	72.22	55.56	55.70	60.00

Примечание: * – различия между группами сеголеток или двухлеток достоверны при $p < 0.05$; ** – различия между сеголетками и двухлетками общего происхождения достоверны при $p < 0.01$.

Позвонковый фенотип плотвы принято представлять в виде сочетания числа позвонков в туловищном, переходном и хвостовом отделах [Касьянов, 1990 (Kas'yanov A. N. 1990)]. Типичные для плотвы Рыбинского водохранилища фенотипы (15–17 туловищных, 2–4 переходных и 14–16 хвостовых позвонков при общем числе

позвонков 40–42) отмечаются более чем у 99% молоди плотвы в этом водоеме [Chebotareva et al., 2016]. В рассматриваемых экспериментальных выборках этот показатель не превышал 67% (табл. 1). По нашим данным, в 30–50% случаев у природных сеголеток встречается фенотип 16–3–15, от 5 до 10% рыб имеют фенотипы

17-2-15, 16-3-16, 16-3-14 и 17-2-16. В целом пять последних фенотипов наблюдаются у 73.28% молоди плотвы [Chebotareva et al., 2016]. В наших экспериментальных выборках доля «природных» фенотипов была низкой – около 10% в первом эксперименте и 20% во втором

(табл. 1). Фенотип 16-3-15 был самым многочисленным (11.39%) только в выборке сеголеток из второго эксперимента. У рыб из первого эксперимента преобладал фенотип 17-3-15 (38.89% сеголеток и 22.22% двухлеток).

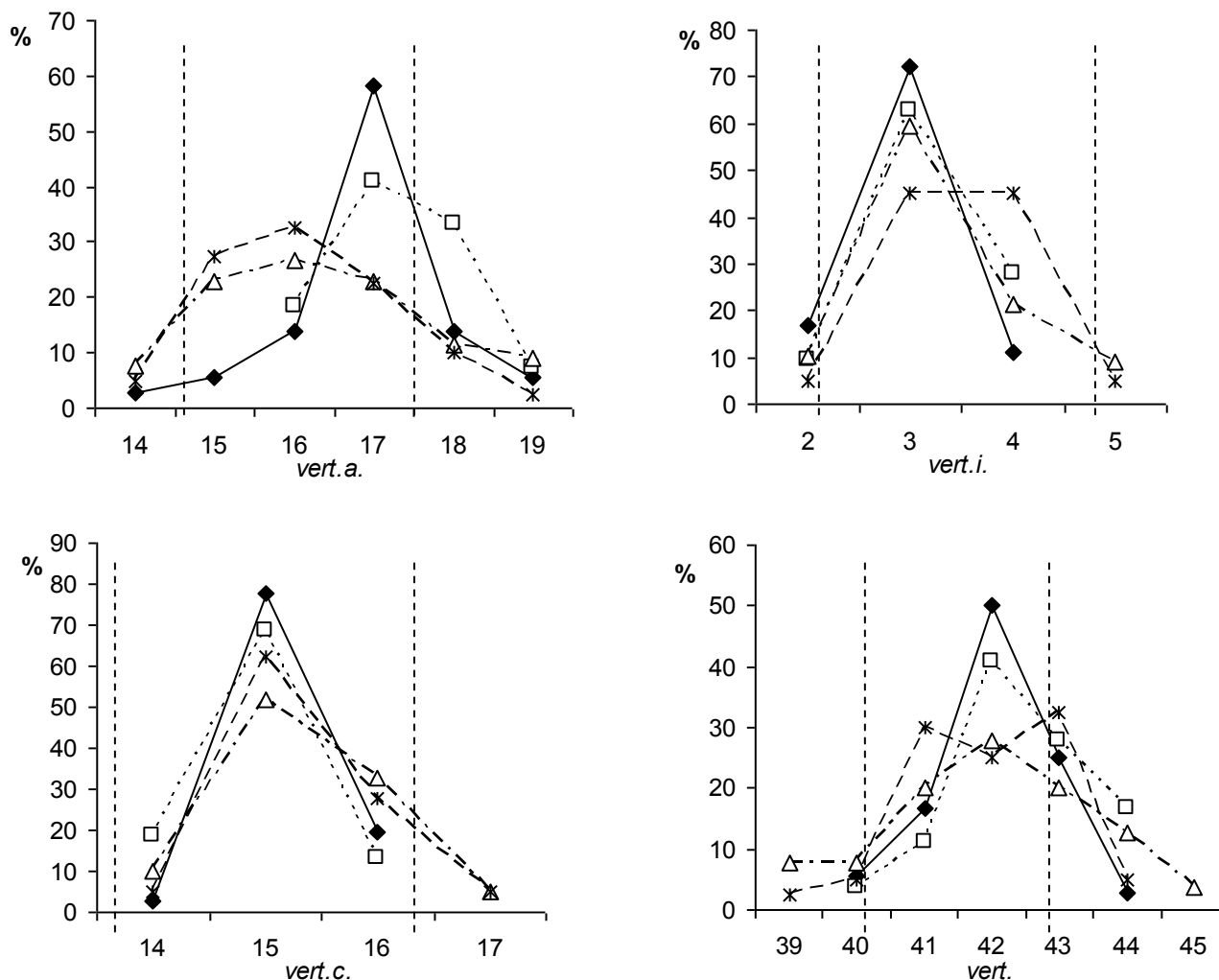


Рис. Распределение сеголеток и двухлеток плотвы по числу позвонков в разных отделах позвоночника: *vert.a.* – туловищный отдел, *vert.i.* – переходный отдел, *vert.c.* – хвостовой отдел, *vert.* – общее число. Обозначения: (—◆—) – сеголетки-1; (····■····) – двухлетки-1; (—·—△—·—) – сеголетки-2; (---ж---) – двухлетки-2. Вертикальные линии – диапазон типичных для плотвы Рыбинского водохранилища значений.

Fig. Distribution of roach underyearlings and yearlings by the number of vertebrae in different regions of backbone: *vert.a.* – truncal region, *vert.i.* – transitional region, *vert.c.* – caudal region, *vert.* – total number. Обозначения: (—◆—) – underyearlings-1; (····■····) – yearlings-1; (—·—△—·—) – underyearlings-2; (---ж---) – yearlings-2. Vertical lines is a range of typical values for the roach from Rybinsk Reservoir.

Виды аномалий, отмеченные в эксперименте (аналогичные описанным ранее у рыб разных видов в природе и экспериментальных условиях [Татарко, 1977 (Tatarko, 1977); Boglione et al., 2001; Yershov, 2008; Чеботарева, 2009; Lewis-McCrea, Lall, 2010; Bogutskaya, 2011]), и их количество приведены в таблице 2. Различия по числу аномалий в расчете на

одну особь в выборке отсутствовали между разновозрастными рыбами общего происхождения, а между выборками одного возраста были незначительными: две группы сеголеток различались только по числу деформированных позвонков и числу сращений дуг разных позвонков. По последнему признаку различались также выборки двухлеток (табл. 2).

Таблица 2. Аномалии позвоночника у сеголеток и двухлеток плотвы

Table 2. Anomalies of backbone in roach underyearlings and yearlings

Показатель Index	Сеголетки-1 Underyearlings-1 (n=36)	Двухлетки-1 Yearlings-1 (n=54)	Сеголетки-2 Underyearlings-2 (n=79)	Двухлетки-2 Yearlings-2 (n=40)
Виды аномалий позвоночника и их число / Types of anomalies of backbone and their number				
Незамкнутые дуги позвонков Open-ended vertebral arcs	4.17±0.77	4.30±0.57	5.59±0.56	5.48±0.69
Деформированные позвонки Deformed vertebrae	3.50±0.62*	3.89±0.46	5.14±0.46*	5.45±0.62
Сращение дуг разных позвонков Fusion of arcs of different vertebrae	0.25±0.10*	0.22±0.08*	0.73±0.18*	0.70±0.16*
Деформация дуг позвонков Deformation of vertebral arcs	0.47±0.24	0.48±0.16	0.32±0.07	0.38±0.12
Отсутствие дуг позвонков Absence of vertebral arcs	0.47±0.34	0.11±0.04	0.19±0.05	0.43±0.21
Перемещение дуги на соседний позвонок Dislocation of arc to neighboring vertebra	0	0.019±0.019	0.038±0.022	0.025±0.025
Несращение дуг с телом позвонка Nonunion of arcs with body of vertebra	0.111±0.066	0.093±0.048	0.089±0.037	0
Дополнительные дуги Extra arcs	0.083±0.061	0.056±0.056	0.127±0.058	0.075±0.042
Рыбы с аномалиями позвоночника / Fishes with skeleton abnormalities				
n (%)	31 (86.11%)	47 (87.04%)*	73 (92.41%)	39 (97.5%)*
an.Va%	36.32±4.63*	38.26±3.94*	49.92±3.37*	54.80±4.27*
an.Vi%	14.81±5.22	10.49±3.75	16.98±3.39	19.58±5.67
an.Vc%	8.54±3.09	5.94±1.65	11.78±2.36	9.11±2.27
an.Vt%	18.87±2.78	18.63±1.91*	25.13±1.89	26.21±2.42*
Рыбы со сращениями позвонков / Fishes with vertebral fusion				
n (%)	18 (50.00%)*	30 (55.56%)	55 (69.62%)*	28 (70.00%)
N.sr.	0.81±0.15*	1.00±0.15	1.34±0.14*	1.40±0.18
N.v.sr.	1.81±0.35*	2.37±0.37	3.37±0.35*	3.45±0.47
N.v.sr.Va	3.39±0.33	3.90±0.45	3.96±0.30	4.11±0.39
N.v.sr.Vi	0.22±0.15	0.20±0.10	0.36±0.10	0.14±0.08
N.v.sr.Vc	0	0.17±0.10	0.51±0.19	0.68±0.24
Рыбы с асимметричным позвоночником / Fishes with asymmetric backbone				
n (%)	15 (41.67%)	27 (50.00%)	48 (60.76%)	25 (62.50%)
Sr.ass.%	65.52	72.22	68.87	66.07
vert. left – vert. right	1.33±0.13	1.44±0.12	1.67±0.15	1.64±0.15
vert. left	41.67±0.27	41.85±0.22	41.25±0.28	41.44±0.32
vert. right	41.13±0.35 **	42.26±0.23**	41.50±0.24	41.20±0.25
vert. right > vert. left, %	40.00	70.37	50.00	44.00

Примечание: * – различия между группами сеголеток или двухлеток достоверны при $p < 0.05$; ** – различия между сеголетками и двухлетками общего происхождения достоверны при $p < 0.05$.

Рыбы с аномалиями в строении позвоночника во всех исследованных выборках составляли более 86%, а среди двухлеток из второго эксперимента была обнаружена только одна особь без аномалий позвоночника. Если судить по доле позвонков с аномалиями, то нарушения в развитии позвонков чаще присутствовали в туловищном отделе позвоночника. У молоди из второго эксперимента их отмечено больше, чем у рыб из первого (табл. 2).

Рыбы со сращениями позвонков составляли половину и более во всех выборках. Бла-

гополучной по этому показателю, а также по числу сращений позвонков и числу позвонков в сращении выглядит группа сеголеток из первого эксперимента. Сращения позвонков в основном были локализованы в туловищном отделе позвоночника. В хвостовом отделе они встречались редко, а у сеголеток из первого эксперимента вообще отмечены не были (табл. 2).

Более половины сращений позвонков у рыб во всех выборках асимметричны, то есть слева и справа в них можно было насчитать

разное число полупозвонков [Chebotareva et al., 2016]. Вследствие этого при подсчёте общего числа позвонков их количество с разных сторон позвоночника может различаться. Рыбы с асимметричным позвоночником во всех выборках составляли около 40–60%. Число позвонков слева и справа чаще всего различалось на единицу, но встречались рыбы и с большей асимметрией. Так, в выборке сеголеток из второго эксперимента разница в числе позвонков с разных сторон позвоночника у одной рыбы составляла 5, у трёх рыб – 4. Сравнение средних значений числа позвонков слева и справа выявило значительные различия между сеголетками и двухлетками из пер-

вого эксперимента по числу позвонков справа (более одного позвонка). Если рассматривать этот признак слева, то различия были не достоверны. Внутривыборочные различия в группах сеголеток и двухлеток из первого эксперимента между средними значениями числа позвонков слева и справа не обнаружены. Доля рыб, у которых число позвонков было больше справа, в выборке двухлеток из первого эксперимента составляла 70.37%, тогда как у сеголеток из того же эксперимента – 40%. Значение критерия χ^2 при сравнении выборок по этому признаку (3.69) не превышало критического (3.84, $p < 0.05$), но было близко к нему.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение качественных и количественных показателей позвоночника в исследованных группах молоди плотвы выявило в первую очередь различия между рыбами разного происхождения, как сеголетками, так и двухлетками. У рыб из второго эксперимента отмечено больше нарушений в развитии позвоночника, но это касается не всех аномалий скелета. Молодь разного происхождения различается по числу позвонков в отделах позвоночника, но при этом по общему числу позвонков достоверных различий не обнаружено, а сеголетки из первого эксперимента очень близки по этому показателю к сеголеткам и двухлеткам из второго эксперимента. Причиной различий между рыбами из двух экспериментов, скорее всего, были особенности их раннего развития, и в первую очередь, различия в температурном режиме. Именно температура является главным фактором, влияющим на метамеризацию и число позвонков у рыб, а также на развитие аномалий [Татарко, 1977 (Tatarko, 1977); Гулидов, Попова, 1978 (Gulidov, Popova, 1978); Павлов, 2007 (Pavlov, 2007)].

Различия между сеголетками и двухлетками общего происхождения, выявление которых и было целью настоящей работы, оказались незначительны. Особенно это касается рыб из второго эксперимента, не различавшихся ни по одному исследованному признаку. В качестве отличительной черты сеголеток из этого эксперимента, в сравнении с двухлетками, можно отметить только присутствие рыб с 45 позвонками, а также особей с разницей в 4 и 5 позвонков между их числом с левой и правой стороны позвоночника. Небольшое снижение разнообразия в группе двухлеток из второго эксперимента связано, скорее всего, с действием стабилизирующего отбора, устранившего из популяции крайние варианты. По-

добное снижение разнообразия с возрастом было описано ранее для молоди щуки *Esox lucius* [Иванова, Свирская, 2000 (Ivanova, Svirskaya, 2000)].

Различия между сеголетками и двухлетками в первом эксперименте более значительны. Число позвонков по отделам и в целом позвоночнике не различалось, но среднее значение суммы числа позвонков в туловищном и переходном отделах было достоверно выше у двухлеток (20.46 ± 0.13) по сравнению с сеголетками (19.86 ± 0.16). Кроме того, в выборке двухлеток вариационный ряд по числу позвонков в туловищном отделе позвоночника был сдвинут вправо относительно кривой для сеголеток, отсутствовали особи с вариантами 14 и 15 позвонков. У двухлеток наблюдалась тенденция к снижению доли рыб с типичными для плотвы позвонковыми фенотипами и увеличению количества сращений и позвонков в составе сращений в расчете на одну особь. Наиболее значительные различия оказались между рыбами с асимметрией позвоночника. Их доля в выборке, а также доля асимметричных сращений имели тенденцию к увеличению с возрастом. При этом асимметрия позвоночника в выборках сеголеток и двухлеток была разнонаправлена. Двухлетки достоверно превосходили сеголеток по числу позвонков справа (табл. 2), тогда как сравнение числа позвонков слева не выявило различий. Это было вызвано преобладанием среди двухлеток рыб с правосторонним расположением дополнительных полупозвонков. Аналогичное преобладание рыб с правосторонней асимметрией позвоночника было обнаружено среди сеголеток, которые во время эмбрионального развития находились под воздействием повышенной температуры и магнитного поля [Chebotareva et al., 2016]. Снижение численности молоди во вто-

рое лето их жизни в первом эксперименте было почти 50%-ным, но выживаемость не была связана с наличием и количеством аномалий скелета. Напротив, фенотипы двухлетней молодежи в большей степени отличались от типичных для плотвы Рыбинского водохранилища по сравнению с сеголетками.

Таким образом, селективной смертности рыб с аномалиями в развитии позвоночника в наших экспериментах не наблюдалось. Возможно, это было связано с благоприятными условиями существования в пруду: обилием корма и отсутствием хищников.

Молодь рыб, выращиваемая в искусственных условиях, нередко отличается повышенным уровнем нарушений в развитии [Boglione et al., 2001; Izquierdo et al., 2010; Losada et al., 2014; Hernandez et al., 2015]. С одной стороны, это связывают с отклонениями условий выращивания от природных, что может приводить к увеличению вероятности развития аномалий [Deschamps, Sire, 2010; Izquierdo et al., 2010]. С другой стороны, при заводском и прудовом разведении рыб смертность особей с нарушениями относительно невысокая [Sfakianakis et al., 2013]. Выяснение возможности выживания таких рыб в природе важно при работе по поддержанию численности природных популяций рыб путём выпуска в водоёмы искусственно выращенной молодежи. Большинство аномалий скелета ненаследственны, поэтому их влияние на следующие поколения незначительно. Однако такие уродства могут способствовать повышению смертности заводской молодежи рыб, отличающейся крайне невысокой выживаемостью вследствие отсутствия адаптации к течению и прессу хищников [Blaxter, 1988], в природных водоёмах.

В рыбоводной практике принято оценивать качество молодежи по темпу линейно-весаго роста. У рыб с аномалиями позвоночника в ряде случаев отмечали снижение темпа роста [Татарко, 1977 (Tatarko, 1977); Hansen et al., 2010; Kessabi et al., 2013]. Это снижение обычно тем значительнее, чем больше нарушений в развитии позвоночника, особенно сращений позвонков [Татарко, 1977 (Tatarko, 1977); Hansen et al., 2010]. Однако, при наличии многочисленных и многопозвонковых сращений, уменьшение длины тела нередко объясняется укорочением позвоночника без значимых нарушений в темпе роста, поскольку тела позвонков в сращениях нередко сильно сжаты и их длина составляет от 35 до 70% длины нормальных позвонков [Татарко, 1977 (Tatarko, 1977)]. В ряде случаев рыбы

со значительными искривлениями позвоночника не отличались от нормальных по скорости накопления массы тела [Sfakianakis et al., 2013]. В то же время, высокий темп роста у рыб – это не всегда показатель благополучного развития. Например, в наших экспериментах, после совместного воздействия на эмбрионы плотвы магнитного поля и повышенной температуры, рыбы без аномалий отличались сниженным темпом роста, а быстрорастущая группа имела различные аномалии позвонков (не сращения). В стрессовых условиях снижение уровня нарушений во время раннего развития может происходить за счёт уменьшения количества ошибок в онтогенезе при замедлении метаболизма и снижении темпов линейного роста. [Михайленко, 2002 (Mikhaylenko, 2002)].

Считается, что рыбы с аномалиями уступают нормальным в жизнеспособности [Татарко, 1977 (Tatarko, 1977); Кирпичников, 1987 (Kirpichnikov, 1987)], и с возрастом доля рыб с различного рода нарушениями развития падает вследствие жёсткого стабилизирующего отбора [Кирпичников, 1987 (Kirpichnikov, 1987); Boglione et al., 2006; Kessabi et al., 2013; Esin, 2015]. Выживаемость особи зависит от способности приспосабливаться к меняющимся абиотическим условиям, успешно питаться и избегать хищников. Серьёзные деформации позвоночника могут снижать плавательные способности рыб и их возможности в конкуренции за пищу [Hansen et al., 2010]. Но это наблюдается не всегда. Мальки арктического гольца *Salvelinus alpinus* с серьёзными искривлениями позвоночника при содержании в аквариуме не уступали нормальным рыбам в скорости и успешности захвата живого мотыля при кормлении, хотя траектория их движения отличалась от таковой нормальных рыб [Пичугин М.Ю., личное сообщение]. У молодежи обыкновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* с выраженным лордозом также не наблюдалось проблем с плаванием и кормлением [Sfakianakis et al., 2013]. У особей со значительными нарушениями в организме, являющимися результатом травм или мутаций, возможны компенсаторные фенотипические модификации. Например, у рыб без хвостового плавника его функции могут выполнять разросшиеся спинной и анальный плавники [Иорданский, 2009 (Iordansky, 2009)].

Проявления некоторых аномалий скелета могут уменьшаться с возрастом рыбы [Jezierska et al., 2009; Sfakianakis et al., 2013]. Однако это относится скорее к тем нарушениям, которые возникают у личинок и мальков

рыб в результате несбалансированного питания, несоответствующего качества воды или травмирующих гидродинамических условий, в первую очередь, при искусственном выращивании. Обнаруженные нами аномалии развития позвонков плотвы, в первую очередь их сращения, закладываются во время раннего зародышевого развития. Одним из таких фенотипических интервалов является обрастание желтка бластодермой [Павлов, 2007 (Pavlov, 2007)]. Скорее всего, степень проявления аномалий развития позвонков не может измениться в постэмбриогенезе, хотя не исключены другие компенсационные реакции в организме,

снижающие неблагоприятные последствия нарушений в строении позвоночника.

Результаты работы показывают, что, по крайней мере, в прудовых условиях, рыбы с аномалиями позвоночника способны выживать в течение продолжительного периода. На основании наших данных нельзя сделать вывод о возможности благополучного существования таких особей в природных водоёмах. Вместе с тем, пережившие ряд критических периодов онтогенеза особи, несмотря на наличие аномалий, возможно, имеют потенциал для выживания.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс. 2013. 300 с.
- Гулидов М.В., Попова К.С. Влияние температуры на некоторые особенности развития зародышей плотвы // Вопросы раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. думка. 1978. С. 28–29.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 5. С. 606–613.
- Иорданский Н.Н. Фенотипическая пластичность организмов и эволюция // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 3–9.
- Касьянов А.Н. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // “Микроэволюция пресноводных организмов”. Труды ИБВВ. 1990. Вып. 59 (62). С. 64–86.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. 1987. 520 с.
- Михайленко В.Г. Неоднозначность резистентности организмов // Успехи соврем. биологии. 2002. Т. 122. № 4. С. 334–341.
- Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС. 2007. 246 с.
- Татарко К.И. Аномалии карпа и роль температурного фактора в их развитии // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. XXI. Биологический режим водоёмов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. 1977. С. 157–196.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. 1981. № 2. С. 98–101.
- Blaxter J.H.S. Pattern and variety in development // Fish physiology. Vol. XI. Physiology of developing fish. Pt. A. Eggs and Larvae. / Eds. Haar W.S., Randall D.J. San Diego et al.: Acad. Press. SNC. 1988. P. 1–58.
- Boglione C., Gagliardi F., Scardi M., Cataudella S. Skeletal descriptors and quality assessment in larvae and post-larvae of wild-caught and hatchery reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L. 1758) // Aquaculture. 2001. Vol. 192. P. 1–22.
- Boglione C., Costa C., Giganti M., Cecchetti M., Di Dato P., Scardi M., Cataudella S. Biological monitoring of wild thicklip grey mullet (*Chelon labrosus*), golden grey mullet (*Liza aurata*), thinlip mullet (*Liza ramada*) and flathead mullet (*Mugil cephalus*) (Pisces: Mugilidae) from different Adriatic sites: meristic counts and skeletal anomalies // Ecological Indicators. 2006. № 6. P. 712–732. DOI: 10.1016/j.ecolind.2005.08.032
- Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B. Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelabinsk Province, Russia) nuclear plant // Journal of Fish Biology. 2011. Vol. 79. P. 991–1016. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x
- Chebotareva Yu.V. Anomalies in the backbone structure in roach (*Rutilus rutilus*) (Cyprinidae, Cypriniformes) underyearlings following toxic impact during early development stages // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 1. P. 96–104. DOI: 10.1134/S0032945209010123
- Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry) // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 2. P. 200–207. DOI: 10.1134/S0032945209020076
- Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Krylov V.V. Some morphological features of fry of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) after separate and combined exposure of embryos to magnetic and elevated temperature // Journal of Ichthyology. 2016. Vol. 56. № 3. P. 445–455. DOI: 10.7868/S0042875216030036
- Deschamps M.-H., Sire J.-Y. Histomorphometrical studies of vertebral bone condition in farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. P. 377–380. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01438.x

- Esin E.V. Developmental abnormalities in salmonids (Salmonidae) under the conditions of large-scale volcanic pollution of their spawning ground (using dolly varden *Salvelinus malma* as an example) // Russian Journal of Developmental Biology. 2015. Vol.46. № 2. P.88–98. DOI: 10.1134/S1062360415020046
- Hansen T., Fjellidal P.G., Yurtzeva A., Berg A. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. № 2. P. 355–359. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01434.x
- Hernandez D. R., Aguero C. H., Santinon J. J., Gonzalez A. O., Sanchez S. Growth, survival and bone alterations in *Piaractus mesopotamicus* larvae under different rearing protocols // Ciencia Rural. 2015. Vol.45. № 9. P. 1667–1673. DOI: 10.1590/0103-8478cr20141139
- Ivanova M.N., Svirskaya A.N. Some biological characteristics and the number of vertebrae in the young *Esox lucius* (Esocidae) // Journal of Ichthyology. 2000. Vol. 40. № 8. P. 577–584.
- Izquierdo M.S., Socorro J. и Roo J. Studies on the appearance of skeletal anomalies in red porgy: effect of culture intensiveness, feeding habits and nutritional quality of live preys // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. № 2. P. 320–326. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01429.x
- Jezierska B., Lugowska K., Witeska M. The effects of heavy metals on embryonic development of fish (a review)// Fish Physiol Biochem. 2009. Vol. 35. P. 625–640. DOI 10.1007/s10695-008-9284-4
- Kessabi K., Said K., Messaoudi I. Comparative study of longevity, growth, and biomarkers of metal detoxication and oxidative stress between normal and deformed *Aphanius fasciatus* (Pisces, Cyprinodontidae)// Journal of Toxicology and Environmental Health. Part A. 2013. Vol. 76. P. 1269–1281. DOI: 10.1080/15287394.2013.850136
- Lewis-McCrea L.M., Lall S.P. Effects of phosphorus and vitamin C deficiency, vitamin A toxicity and lipid peroxidation on skeletal abnormalities in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. № 2. P. 334–343. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01431.x
- Losada A. P., de Azevedo A. M., Barreiro A., Barreiro J. D., Ferreira I., Rianza A., Quiroga M. I., Vazquez S. Skeletal malformations in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup, 1858): gross morphology and radiographic correlation// Journal of Applied Ichthyology. 2014. Vol. 30. № 4. P. 804–808. DOI: 10.1111/jai.12524
- Sfakianakis D.G., Papadakis I.E., Papadaki M., Sigelaki I., Mylonas C.C. Influence of rearing temperature during early life on sex differentiation, haemal lordosis and subsequent growth during the whole production cycle in European sea bass *Dicentrarchus labrax*// Aquaculture. 2013. V. 412–413. P. 179–185. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2013.07.033
- Yershov P.N. The vertebral abnormalities in eelpout *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Zoarcidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2008. V. 312. № 1/2. P. 74–82.

REFERENCES

- Blaxter J.H.S. Pattern and variety in development // Fish physiology. Vol. XI. Physiology of developing fish. Pt. A. Eggs and Larvae. / Eds. Haar W.S., Randall D.J. San Diego et al.: Acad. Press. SNC. 1988. P. 1-58.
- Boglione C., Gagliardi F., Scardi M., Cataudella S. Skeletal descriptors and quality assessment in larvae and post-larvae of wild-caught and hatchery reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L. 1758)// Aquaculture. 2001. Vol. 192. P. 1–22.
- Boglione C., Costa C., Giganti M., Cecchetti M., Di Dato P., Scardi M., Cataudella S. Biological monitoring of wild thicklip grey mullet (*Chelon labrosus*), golden grey mullet (*Liza aurata*), thinlip mullet (*Liza ramada*) and flathead mullet (*Mugil cephalus*) (Pisces: Mugilidae) from different Adriatic sites: meristic counts and skeletal anomalies// Ecological Indicators. 2006. № 6. P. 712–732. DOI: 10.1016/j.ecolind.2005.08.032
- Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B. Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelabinsk Province, Russia) nuclear plant // Journal of Fish Biology. 2011. Vol. 79. P. 991–1016. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x
- Chebotareva Yu.V. Anomalies in the backbone structure in roach (*Rutilus rutilus*) (Cyprinidae, Cypriniformes) underyearlings following toxic impact during early development stages // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 1. P. 96–104. DOI: 10.1134/S0032945209010123
- Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Talikina M.G. Some morphological features of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) fry after exposure to toxicants in the early stages of ontogenesis (vertebral phenotypes, plastic features, and fluctuating asymmetry// Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 2. P. 200–207. DOI: 10.1134/S0032945209020076
- Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G., Krylov V.V. Some morphological features of fry of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) after separate and combined exposure of embryos to magnetic and elevated temperature // Journal of Ichthyology. 2016. Vol. 56. № 3. P. 445–455. DOI: 10.7868/S0042875216030036
- Deschamps M.-H., Sire J.-Y. Histomorphometrical studies of vertebral bone condition in farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. P. 377–380. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01438.x
- Esin E.V. Developmental abnormalities in salmonids (Salmonidae) under the conditions of large-scale volcanic pollution of their spawning ground (using dolly varden *Salvelinus malma* as an example) // Russian Journal of Developmental Biology. 2015. Vol. 46. № 2. P. 88–98. DOI: 10.1134/S1062360415020046
- Golovanov V.K. 2013. Temperaturnye kriterii zhiznedejatel'nosti presnovodnyh ryb [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish] Moskva: Poligraf-Pljus. 300 s. [In Russian]

- Gulidov M.V., Popova K.S. Vliyanie temperatury na nekotorye osobennosti razvitiya zarodyshey plotvy [Influence of temperature on some peculiarities of roach embryos development] // Voprosy rannego ontogeneza ryb. Kiev: Naukova dumka. 1978. S. 28–29. [In Russian]
- Hansen T., Fjellidal P.G., Yurtzeva A., Berg A. A possible relation between growth and number of deformed vertebrae in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. № 2. P. 355–359. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01434.x
- Hernandez D. R., Agüero C. H., Santinon J. J., Gonzalez A. O., Sanchez S. Growth, survival and bone alterations in *Piaractus mesopotamicus* larvae under different rearing protocols // Ciencia Rural. 2015. Vol.45. № 9. P. 1667–1673. DOI: 10.1590/0103-8478cr20141139
- Iordansky N.N. Fenotipicheskaya plastichnost' organizmov i evolutsiya [Phenotypic plasticity of organisms and evolution] // Zhurnal obshchey biologii. 2009. T. 70. № 1. S. 3–9. [In Russian]
- Ivanova M.N., Svirskaya A.N. Some biological characteristics and the number of vertebrae in the young *Esox lucius* (Esocidae) // Journal of Ichthyology. 2000. Vol. 40. № 8. P. 577–584.
- Izquierdo M.S., Socorro J. и Roo J. Studies on the appearance of skeletal anomalies in red porgy: effect of culture intensiveness, feeding habits and nutritional quality of live preys // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. № 2. P. 320–326. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01429.x
- Jezierska B., Ługowska K., Witeska M. The effects of heavy metals on embryonic development of fish (a review)// Fish Physiol Biochem. 2009. Vol. 35. P. 625–640. DOI 10.1007/s10695-008-9284-4
- Kas'yanov A. N. 1990. Populatsionnaya struktura i nekotorye voprosy mikrofilogeneza plotvy (*Rutilus rutilus* L.) [The population structure and some questions of roach (*Rutilus rutilus* L.) microphylogenesis] // “Mikroevolyutsiya presnovodnykh organizmov”. Trudy IBVV. Vyp. 59 (62). S. 64–86. [In Russian]
- Kessabi K., Said K., Messaoudi I. Comparative study of longevity, growth, and biomarkers of metal detoxication and oxidative stress between normal and deformed *Aphanius fasciatus* (Pisces, Cyprinodontidae)// Journal of Toxicology and Environmental Health. Part A. 2013. Vol. 76. P. 1269–1281. DOI: 10.1080/15287394.2013.850136
- Kirpichnikov V.S. Genetika i selektsiya ryb [Genetics and selection of fishes]. L.: Nauka. 1987. 520 s. [In Russian]
- Lewis-McCrea L.M., Lall S.P. Effects of phosphorus and vitamin C deficiency, vitamin A toxicity and lipid peroxidation on skeletal abnormalities in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. № 2. P. 334–343. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01431.x
- Losada A. P., de Azevedo A. M., Barreiro A., Barreiro J. D., Ferreira I., Ríaza A., Quiroga M. I., Vázquez S. Skeletal malformations in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup, 1858): gross morphology and radiographic correlation// Journal of Applied Ichthyology. 2014. Vol. 30. № 4. P. 804–808. DOI: 10.1111/jai.12524
- Mikhaylenko V.G. Neodnoznachnost' rezistentnosti organizmov [Ambiguity of organisms resistancy] // Uspekhi sovremennoy biologii. 2002. T. 122. № 4. S. 334–341. [In Russian]
- Pavlov D.A. Morfologicheskaya izmenchivost' v rannem ontogeneze kostistukh ryb [Morphological variation in the early ontogeny of teleost fishes]. M.: GEOS. 2007. 246 s. [In Russian]
- Sfakianakis D.G., Papadakis I.E., Papadaki M., Sigelaki I., Mylonas C.C. Influence of rearing temperature during early life on sex differentiation, haemal lordosis and subsequent growth during the whole production cycle in European sea bass *Dicentrarchus labrax*// Aquaculture. 2013. V. 412–413. P. 179–185. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2013.07.033
- Tatarko K.B. Anomalii karpa i rol'temperaturnogo faktora v ikh razvitii [Anomalies in carp and the role of the temperature factor in their development] // Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva. T. XXI. Biologicheskii rezhim vodoemov-okhladiteley TETS i vliyanie temperatury na gidrobiontov. 1977. S. 157–196. [In Russian]
- Yakovlev V.N., Izumov Yu.G., Kas'yanov A.N. 1981. Feneticheskiy metod issledovaniy populatsiy karpovykh ryb [The phenetical research method of the cyprinid fish populations] // Biol. nauki. № 2. S. 98–101. [In Russian]
- Yershov P.N. The vertebral abnormalities in eelpout *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Zoarcidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2008. V. 312. № 1/2. P. 74–82.

BACKBONE ANOMALIES AND VERTEBRAL PHENOTYPES OF ROACH *RUTILUS RUTILUS* (L.) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) UNDERYEARLINGS AND YEALINGS RECEIVED FROM SINGLE SAMPLE OF EMBRYOS

Yu. V. Chebotareva

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Science,
152742 Borok, Russia, e-mail: pisces68@mail.ru*

A comparison of backbone anomalies, the number of vertebrae and vertebral phenotypes in roach underyearlings and yearlings from a single sample of embryos produced by a group of parental fish was performed in two experiments. There were no differences in most of studied features between the two age groups. Changes in the direction of the backbone asymmetry were observed in one of the experiments. Reduction in the level of vertebral anomalies due to selective death of individuals with abnormalities was not observed.

Keywords: roach *Rutilus rutilus*, backbone anomalies, vertebral phenotypes

ОБОБЩЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ИМИДАКЛОПРИДСОДЕРЖАЩИХ ИНСЕКТИЦИДОВ НА *DAPHNIA MAGNA*

Г. А. Папченкова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: gala_al@mail.ru

Инсектицид имидаклоприд является одним из наиболее широко применяемых пестицидов в мире. В силу повсеместного использования возможно его попадание в водоемы. Некоторыми исследователями было обнаружено присутствие имидаклоприда в водной среде, представляющее опасность для экосистем. Водные организмы, в том числе беспозвоночные, широко используются для экологического биомониторинга. Изменения, как видового состава, так и отдельных показателей у представителей некоторых видов гидробионтов считаются достоверными биомаркерами, сигнализирующими о неблагополучии окружающей среды. В частности, смертность и продукционные показатели *Daphnia magna* широко используются для определения токсичности воды. В настоящей работе были исследованы эффекты влияния различных концентраций имидаклоприда на половозрелых и новорожденных особей *D. magna*. Острую токсичность этого инсектицида оценивали в диапазоне концентраций от 3.0×10^2 мг/л до 3.0×10^{-7} мг/л с шагом один порядок. Были установлены витальные, летальные и средние летальные концентрации. Хроническая токсичность имидаклоприда исследовалась в концентрациях 3.0×10^{-1} , 3.0×10^{-2} , 3.0×10^{-7} мг/л, фиксировались суммарная плодовитость, сроки полового созревания (день первой репродукции) и линейные размеры тела. Обнаружено негативное влияние имидаклоприда на раннее развитие рачков, что проявлялось в ингибировании роста ооцитов, аномальном функционировании кишечника, замедлении роста тела и скорости роста популяции, а также наличии патологических изменений в тканях.

Ключевые слова: *Daphnia magna*, инсектицид, имидаклоприд, токсичность.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10020

ВВЕДЕНИЕ

Современное аграрное производство в большом объеме использует высокотехнологичные средства защиты от насекомых. С одной стороны, применение в сельском хозяйстве высокотехнологичных препаратов неизбежно. С другой – эти средства влияют не только на вредителей конкретной культуры, но и на всю окружающую экосистему, загрязняют водную среду. Во время обработки посадок пестицидом действие его на вредителей и сопутствующих представителей животного и растительного мира носит острый характер. В том случае, когда применённое вещество остаётся и накапливается в среде обитания, действие его принимает хронический характер. Неизбирательное использование пестицидов стало серьезной экологической проблемой. В силу широкомасштабного применения имидаклопридсодержащих инсектицидов и возможности их попадания в водные экосистемы необходимо изучение их токсического действия на жизнедеятельность гидробионтов. Имидаклоприд относится к классу химических веществ, называемых неоникотиноидами, которые действуют на центральную нервную систему насекомых. Неоникотиноиды являются вторыми наиболее используемыми пестицидами в мире [Jeschke et al., 2011].

Имидаклоприд и продукты его разложения обнаруживаются в пробах воды в природных водоемах в местах проведения постоянно-

го эколого-токсикологического мониторинга в Европе и Северной Америке от следовых количеств до 11.9 мкг/л. Отмечается, что его содержание в воде повышается после дождей за счет вымывания из почв. Инсектицид весьма стоек, по данным некоторых исследователей период полураспада в водной среде составляет 36 сут и более [Canadian water quality..., 2007]. По другим источникам имидаклоприд может сохраняться в почве с периодом полураспада 28 – 1250 сут, который сильно варьирует в зависимости от типа почвы и некоторых других факторов [Goulson, 2013]. Кроме того, в зависимости от количества осадков и типа почв, от 2.4% до ~80% от массы неоникотиноидов (в том числе имидаклоприд) могут проникать в водоемы [Kurwadkar et al., 2013]. В связи с этим хроническое действие имидаклоприда на компоненты водных экосистем весьма вероятны.

Токсикологические исследования чрезвычайно важны, поскольку в водоемах разного типа обитает большое количество организмов. Использование живых организмов (биоиндикаторов), способных указывать на наличие стрессов, вызванных загрязнителями [Carneiro, Takayanagui, 2009; Hosnia, Manal, 2015], является одним из способов мониторинга негативных процессов в окружающей среде. В качестве тест-объектов используются многие виды рыб, ракообразных, моллюсков и пр., демонст-

рирующие чувствительность к различным неоникотиноидам. Биотестирование в данных исследованиях проводили на *Daphnia magna* Straus, 1820 (Daphniidae, Cladocera, Crustacea). Эти ракообразные много лет используются для стандартных испытаний токсичности. Дафнии – важное звено в трофической сети водных экосистем. Кроме того, они обладают высокой чувствительностью к химическим веществам и большой скоростью воспроизводства. Используя лабораторные популяции при контроли-

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованные инсектициды

Использовали имидаклопридсодержащие инсектициды: биотлин, искра золотая, корrado, муссон, сонет+, танрек, жукоед. Они предназначены для уничтожения насекомых вредителей сельского и лесного хозяйства. Действующим веществом в первых шести вышеперечисленных препаратах является имидаклоприд в концентрации 200 г/л. По действующему веществу эти препараты относятся к классу неоникотиноидов, являются водорастворимыми концентратами. Ингредиенты, усиливающие активность действующего вещества или облегчающие использование инсектицида, в инструкциях к препаратам не указаны. В состав препарата жукоед входят три активных действующих вещества, принадлежащие к разным классам химических соединений, отличающихся по механизму действия и физическим свойствам альфа-циперметрин 125 г/л, имидаклоприд 100 г/л, клотианидин 50 г/л.

-Альфа-циперметрин относится к пиретроидам – оказывает контактное действие, характеризуется мгновенным действием – “нокдаун-эффект”.

-Имидаклоприд из класса неоникотиноидов – обладает системным действием.

-Клотианидин также принадлежит к классу неоникотиноидов.

Действующие вещества из группы неоникотиноидов воздействуют непосредственно на нервную систему насекомых, связываясь с рецепторами нервных клеток. При этом нарушается передача импульсов, происходит нервное перевозбуждение и наступает необратимый паралич всех жизненно важных центров [Инсектицид Танрек®, 2015 (Insecticide Tanrek®, 2015)].

Все инсектициды зарегистрированы в России, выпускаются разными производителями: биотлин, танрек и жукоед – ЗАО Фирма “Август”, искра золотая и сонет+ – ООО “ЦСП

руемых условиях, можно измерить многие показатели, в т. ч. удельную скорость роста популяции, а также влияние на неё различных факторов [Odum, 1953]. В природных популяциях измерить эти показатели трудно или невозможно.

Целью настоящей работы является обобщение результатов серии экспериментов по выявлению токсичности имидаклопридсодержащих инсектицидов на *D. magna*.

Техноэкспорт”, корrado – ООО “Ваше хозяйство”, муссон – ООО “МосАгро”.

Для проведения экспериментов по изучению острой токсичности готовили растворы инсектицидов на культивационной воде в диапазоне концентраций от 3.0×10^2 мг/л до 3.0×10^{-7} мг/л (по имидаклоприду) с шагом 1 порядок. Для изучения хронической токсичности готовили растворы в концентрации 3.0×10^{-1} , 3.0×10^{-2} , 3.0×10^{-7} мг/л (в пересчете на имидаклоприд). Такой выбор концентраций обусловлен тем, что 3.0×10^{-2} мг/л – это предельно допустимая концентрация (ПДК) имидаклоприда в воде водоемов в России [ГН 1.2.1323_03. Гигиенические нормативы..., 2003 (GN 1.2.1323_03. Gigenicheskie normativy..., 2003)]. Было важно проанализировать биологические эффекты в ответ на воздействие заведомо более высоких и сверхнизких концентраций токсикантов по сравнению с ПДК. В контроле использовали насыщенную кислородом культивационную воду без добавления инсектицидов.

Тест-объект

Биотестирование проводили на партеногенетической лабораторной культуре *D. magna*. Эти рачки обладают высокой чувствительностью к химическим веществам и большой скоростью воспроизводства. Опыты проводили с учетом методических рекомендаций Государственного комитета РФ по охране окружающей среды [Токсикологические методы..., 1999 (Toxicological control..., 1999)].

Эксперименты

В зависимости от поставленных задач схемы экспериментов были разными. Так в опытах по изучению острой токсичности приготовленные растворы токсиканта и контрольный раствор разливали в сосуды объемом 0.25 л в трех повторностях на каждую концентрацию, рассаживали по 10 генетически однородных особей, возраст которых не превышал 24 часа. Фиксировали количество выживших дафний через 3, 24, 48, 72, 96 часов. Измеряли

размер тела экспериментальных рачков в возрасте <24 часов (неонаты) и 96 часов (выжившие к окончанию эксперимента особи).

В исследованиях хронической токсичности приготовленные растворы токсиканта и контрольный раствор разливали в стаканы емкостью 0.1 л в 10 повторностях, в каждый помещали 1 особь возрастом <24 часов с целью регистрации первого вымета для каждой дафнии. Ежедневно контролировали появление молоди, которую удаляли. Длительность хронического эксперимента обычно составляла 21 сут, если не было специальных задач. Если в эксперименте были задействованы взрослые особи, то они отбирались по принципу одинакового физиологического состояния: выводковая камера заполнена эмбрионами, в яичниках набирающие желток яйца. Измерения размера тела особей проводилось в начале эксперимента, в некоторых случаях после 6-ти сут экспозиции и в последний день экспериментов.

В случае исследования популяционных характеристик использовались сосуды с токсикантом объемом 0.45 л в трех повторностях для каждой концентрации и контроля. В зависимости от задачи по 5 экз. рачков либо возрастом <24 часов, либо специально отобранные половозрелые помещались в растворы токсиканта. Ежедневно фиксировали количество выживших особей, удаляли погибших, вновь родившуюся в течение эксперимента молодежь не отсаживали, а включали в состав модельной популяции. Условием окончания эксперимента служила неизменность показателя численности популяции или его снижение в течение 3–5 сут из-за ограниченного объема среды. Удельную скорость роста популяции (r) рассчитывали по уравнению

$r = \ln[N(t_2)/N(t_1)] / (t_2 - t_1)$ для определения среднего значения скорости роста на произвольном интервале времени $t_2 - t_1$ и при произвольном законе изменения численности $N(t)$ популяции [Воронов, 2005 (Voronov, 2005)].

Рачков ежедневно кормили хлореллой *Chlorella vulgaris* Beyer., которая культивируется в лаборатории. Оптимальные условия содержания: температура $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$ и световой режим день-ночь (16-8 часов) поддерживались автоматически. В длительных экспериментах среда полностью менялась через 5 сут. Для этого сразу при запуске эксперимента готовили резервные растворы токсикантов всех концентраций. Таким образом, концентрация токсиканта в экспериментальных сосудах совпадала с концентрацией обновленной среды, поскольку со временем уровень содержания имидаклоприда снижается за счет естественной деградации. Измерения размера тела экспериментальных рачков проводили от вершины головы до основания хвостовой иглы под бинокулярным микроскопом при увеличении $\times 8$. После 6-суточной экспозиции в растворах инсектицида и контроле анализировали общее состояние особей, а также состояние яичников и кишечника с помощью микроскопа Olympus CX31 при увеличении $\times 40$. С целью сравнения степени развития (или деградации) фотографировали яичники и окрашенные гистологические срезы при помощи окуляр-камеры JVC TK_C1481BEG. Действие токсиканта оценивали по выживаемости, динамике и удельной скорости роста популяции, изменению некоторых биологических параметров (длина тела, день первого вымета), а также степени развития яичников, состоянию кишечника и жирового тела.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение токсичности ряда имидаклопридсодержащих инсектицидов

Как уже упоминалось, в последнее десятилетие были созданы сотни биоцидных препаратов на основе имидаклоприда для применения в аграрном производстве во всем мире. Ряд самых популярных в России имидаклопридсодержащих инсектицидов (сонет+, корrado, биотлин, танрек, муссон, искра золотая – готовая форма в концентрации 200 г/л) исследованы на острую и хроническую токсичность в отношении *D. magna* [Папченкова, 2016 (Papchenkova, 2016)]. Анализ результатов исследования острой токсичности показал, что все инсектициды в растворах концентрацией 3.0×10^2 мг/л угнетающе действовали на рачков с момента помещения их в токсикант. Гибель

отдельных особей отмечалась уже через три часа, а через 24 часа наблюдалась 100%-ная смертность. В растворах всех инсектицидов с концентрацией 3.0×10^1 мг/л через 24 часа смертность не превышала 10–15%, хотя визуально токсическое действие проявлялось явно – особи были малоподвижны, окраска тела была значительно светлее, чем в контроле. Через 48 часов в инсектицидах биотлин, корrado, муссон смертность составляла 100%; в остальных (искра, сонет+, танрек) 80–90%. Через 72 часа смертность во всех без исключения токсикантах этой концентрации была 100%. В растворах инсектицидов с концентрацией 3.0 мг/л визуальные эффекты токсического воздействия присутствовали уже через 24 часа, летальные эффекты были выражены не сильно. Так,

только в растворе корадо этой концентрации через 72 часа смертность составляла 100%, в растворах биотлин и сонет+ порядка 60%, в инсектицидах искра, муссон, танрек смертность была менее 10%. Через 96 часов только в сонет+ смертность была 100%, в остальных инсектицидах повысилась незначительно. После 72-часовой экспозиции рачков в токсикантах с концентрациями 3.0×10^{-1} – 3.0×10^{-3} мг/л

смертность не превышала 5–6%. Та же картина наблюдалась после экспозиции длительностью 96 часов во всех токсикантах за исключением корадо. В растворах корадо с указанными концентрациями после экспозиции длительностью 96 часов смертность рачков составляла порядка 10–12%. В сверхнизких концентрациях токсикантов 3.0×10^{-4} – 3.0×10^{-7} мг/л выживаемость дафний была фактически 100%-ной.

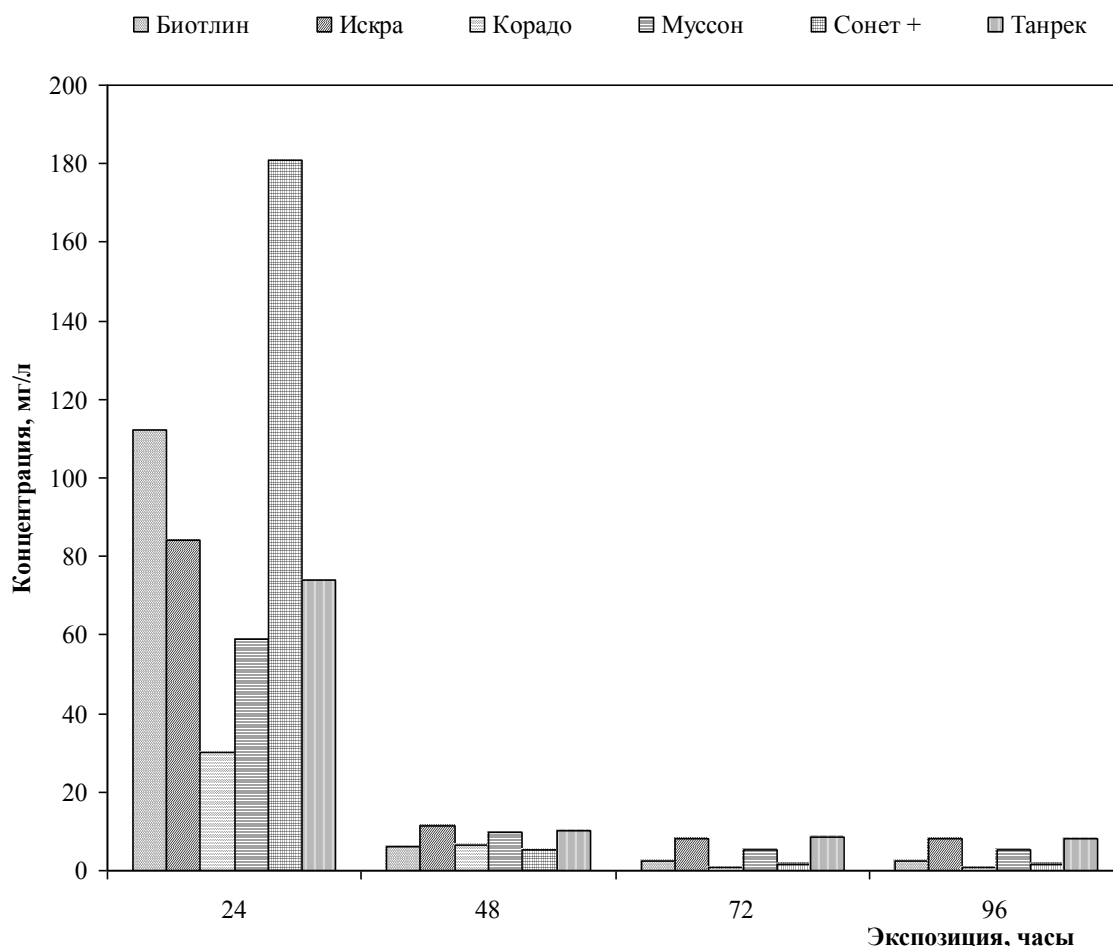


Рис. 1. Значения средней летальной концентрации (LC₅₀) инсектицидов биотлин, искра золотая, корадо, муссон, сонет+, танрек через 24, 48, 72, 96 часов экспозиции в токсиканте.

Fig. 1. The values of the average lethal concentration (LC₅₀) of insecticides biotlin, golden iskra, corado, mosson, sonet+, tanrek in 24, 48, 72, 96 hours exposure in the toxicant.

Результаты исследования острой токсичности позволяют рассчитать летальные концентрации токсиканта. Одна из основных характеристик острой токсичности это средняя летальная концентрация (LC₅₀), т.е. концентрация, вызывающая гибель 50% животных. На рис. 1 представлены значения средней летальной концентрации (LC₅₀) всех исследуемых инсектицидов через 24, 48, 72, 96 часов экспозиции тест-объекта в токсиканте. Как видно из графика, значения средней летальной концентрация существенно снижаются с увеличением экспозиции с 24 часов до 48 часов, незначительно с увеличением экспозиции с

48 часов до 72 часов и фактически остаются без изменения при 96 часовой экспозиции по сравнению с 72 часовой.

Исследования хронической токсичности основывались на изучении влияния инсектицидов на линейные размеры тела дафний и репродукцию. Как уже отмечалось, в остром опыте рачки в растворах с высокой концентрацией токсиканта в первые же часы начинали терять окраску, затем наблюдалось отставание в росте. В таблице 1 приведены некоторые биологические параметры *D. magna* в эксперименте. Сильное влияние токсикант оказывал на линейный рост тела особей (измерения про-

водили в конце опытов – острого на 4-е и хронического на 21-е сутки). Этот показатель у особей, экспонировавшихся в растворах всех инсектицидов с концентрацией 3.0×10^{-1} – 3.0×10^{-2} мг/л достоверно отличался от контрольных значений. Для всех растворов в кон-

центрации 3.0×10^{-7} мг/л отмечалась тенденция к уменьшению длины тела. Причем инсектицид корадо даже в столь малой концентрации приводил к статистически значимым отличиям от контроля.

Таблица 1. Биологические параметры *D. magna* в растворах инсектицидов и контроле

Table 1. Biological parameters of *D. magna* in solutions of insecticides and control

Концентрация токсиканта, мг/л Toxic agent con- centration, mg/L	Суммарная плодность, экз. No. young per adult for 21 days	Сроки первого вымета, сут Days to first brood	Кол-во пометов за 21 сутки No. broods per adult for 21 days	Длина тела особи на 4-е сутки, мм Length of the body to 4 day, mm	Длина тела особи на 21-е сутки, мм Length of the body to 21 day, mm
Биотлин Biotlin					
3.0×10^{-7}	172.5±24.5	7.3±1.16	6.7±0.48	2.15±0.08	3.92±0.22
3.0×10^{-2}	164.2±20.3	6.5±1.71	7.0±0	1.93±0.13*	3.87±0.08*
3.0×10^{-1}	160.6±51.9	7.8±1.14*	6.1±1.52	1.77±0.14*	3.76±0.14*
Искра золотая Golden iskra					
3.0×10^{-7}	147.2±22.5	7.0±0.21	6.7±0.15	2.13±0.10	3.91±0.17
3.0×10^{-2}	150.6±19.5	7.7±0.48*	6.3±0.48*	2.01±0.10*	3.91±0.10*
3.0×10^{-1}	155.0±25.3	7.8±0.63*	6.3±0.67*	2.08±0.10*	3.85±0.11*
Корадо Corado					
3.0×10^{-7}	149.8±15.5	6.9±0.74	6.7±0.48	1.88±0.24*	3.52±0.11*
3.0×10^{-2}	58.0±19.3*	9.4±1.06*	4.6±1.06*	1.64±0.08*	3.17±0.17*
3.0×10^{-1}	113.0±25.1*	9.4±0.52*	5.3±1.06*	1.43±0.21*	3.29±0.10*
Муссон Mosson					
3.0×10^{-7}	141.6±30.7	7.1±0.71	6.3±1.10	2.11±0.14	3.95±0.05
3.0×10^{-2}	53.7±21.6*	10.0±3.36*	4.5±1.64*	1.66±0.14*	3.15±0.37*
3.0×10^{-1}	72.3±13.5*	9.5±1.29*	5.3±0.96*	1.78±0.10*	3.25±0.18*
Сонет+ Sonet+					
3.0×10^{-7}	155.6±28.2	6.7±0.95	6.8±0.63	2.10±0.16	3.97±0.06
3.0×10^{-2}	127.6±21.4*	7.0±0.94	6.5±0.52*	1.96±0.18*	3.73±0.08*
3.0×10^{-1}	111.4±21.9*	7.5±0.71*	6.2±0.42*	1.84±0.23*	3.60±0.10*
Танрек Tanrek					
3.0×10^{-7}	141.6±37.2	7.1±0.93	6.7±0.50	2.13±0.05	3.93±0.13
3.0×10^{-2}	109.6±18.8*	7.5±0.85*	6.1±0.32*	1.95±0.20*	3.45±0.19*
3.0×10^{-1}	100.6±16.2*	8.5±1.08*	5.9±0.57*	1.87±0.11*	3.51±0.08*
Контроль Control	164.7±19.5	6.4±0.7	7.0±0	2.28±0.22	4.02±0.06

Примечание: “*” - показатели, достоверно отличающиеся от контрольных значений. Приведены значения среднего арифметического и стандартного отклонения.

Суммарная плодовитость 4-х из 6-ти исследованных инсектицидов была достоверно ниже контрольной в концентрациях 3.0×10^{-1} – 3.0×10^{-2} мг/л. В растворах с концентрацией 3.0×10^{-2} мг/л (ПДК в воде водоемов) суммарная плодовитость была ниже контрольной для корадо на 64.6%, муссона на 67.3%, сонета на 22.6%, танрека на 33.5%; а в растворах с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л суммарная плодовитость корадо, муссона, сонета и танрека была на 31.1%, 55.9%, 32.3% и 39.0% ниже этого показателя в контроле. Сроки достижения ста-

дии половой зрелости рачков (сутки первого вымета) в преобладающем большинстве исследуемых инсектицидов достоверно отличались от контроля в концентрациях 3.0×10^{-1} – 3.0×10^{-2} мг/л. У дафний, экспонированных в растворах с этими концентрациями, первый вымет происходил на 1–3 сут позднее, чем в контроле. Вследствие задержки полового созревания рачков в растворах инсектицидов с вышеназванными концентрациями количество пометов за 21 день было достоверно ниже для всех растворов за исключением биотлин. Ре-

зультаты опыта по изучению хронической токсичности указывают на то, что экспозиция дафний даже в растворе в концентрации равной ПДК в воде водоемов – 3.0×10^{-2} мг/л имидаклоприда не безобидна для дафний. Первое отрождение молоди в растворах с такой концентрацией происходило позднее, чем в контроле, снижалась суммарная плодовитость.

Несмотря на то, что все исследованные имидаклопридсодержащие инсектициды биотлин, искра золотая, корадо, муссон, сонет+, танрек имеют одинаковую концентрацию действующего вещества (200 г/л) токсическое воздействие на *D. magna* оказалось разным. Средняя летальная концентрация (LC_{50}) корадо в первые 24 часа эксперимента была в 2 раза меньше, чем у муссона, в 3 раза меньше чем у танрека, искры золотой, биотлина и в 6 раз меньше, чем у сонета+. Влияние на воспроизводство тоже разное. Так суммарная плодовитость дафний в препаратах корадо, муссон, танрек, сонет в 1.5–2 раза меньше чем в контроле. Сроки полового созревания и количество пометов достоверно отличаются от контроля. Суммируя результаты острого и хронического опытов можно сделать вывод, что токсичность инсектицидов убывает в следующем порядке: корадо, муссон, танрек, искра золотая, сонет+, биотлин.

Исследование влияния имидаклоприда на органы и ткани

Аналогичные концентрации (3.0×10^{-1} , 3.0×10^{-2} , 3.0×10^{-7} мг/л в пересчете на имидаклоприд) использовались нами в опыте по исследованию влияния одного из имидаклопридсодержащих инсектицидов (танрек) на органы и ткани *D. magna* [Papchenkova, Makrushin, 2013]. Действие токсиканта на дафний оценивали по степени развития яичников, состоянию кишечника и жирового тела. В этом эксперименте на протяжении всего опыта делали снимки внутренних органов рачков, как контрольных особей, так и из растворов инсектицида. Было обнаружено повреждающее действие препарата, особенно в период раннего развития рачков, выраженное в замедлении или даже прекращении развития ооцитов, что приводит к задержке начала репродукции и угнетению воспроизводства.

Рассмотрим действие токсиканта на дафний после 6 сут экспозиции. На рис. 2 представлены наиболее часто встречающиеся варианты развития яичников для каждой исследованной концентрации токсиканта и контроля.

Большое число контрольных рачков имели в выводковой сумке хорошо развитые

подвижные эмбрионы первого вымета, готовые покинуть выводковую камеру, а также хорошо видимые яйцеклетки следующей генерации в яичниках (рис. 2а). Т. е. на этой стадии яйца контрольных особей перешли из яичников в выводковую сумку уже довольно значительное время назад и следующая генерация яйцеклеток была на завершающей стадии накопления желтка. Некоторое влияние инсектицида на репродукцию заметно уже и в растворах сверхнизких концентраций, так большая часть особей из раствора токсиканта с концентрацией 3.0×10^{-7} мг/л имела в выводковой сумке недавно перешедшие из яичников яйца, а следующая генерация яйцеклеток только начинала накапливать желток (рис. 2б). У дафний, содержащихся в растворах с концентрацией 3.0×10^{-2} мг/л, чаще всего в выводковой сумке наблюдали только что перешедшие из яичников яйца. Следующая генерация яйцеклеток в яичнике еще не просматривалась (рис. 2с). Рачки из растворов с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л имели совершенно пустую выводковую камеру и только начинающие накапливать желток яйцеклетки в яичнике (рис. 2д).

В качестве примера приведены наиболее типичные состояния развития репродуктивной системы дафний после 6 сут экспозиции в токсиканте. Во всех исследованных концентрациях встречались особи, отличающиеся от вышеописанных. Как правило, такие рачки имели недоразвитую репродуктивную систему. Например, ооциты в яичнике некоторых особей в растворах концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л не развивались совсем, т.е. происходила полная блокировка оогенеза. У некоторых рачков просматривалась только цепочка ооцитов, еще не накопивших желток. У рачков из растворов с концентрацией 3.0×10^{-2} мг/л наблюдали перешедшие в выводковую камеру яйца первого вымета, при этом следующая генерация ооцитов не созревала, роста яйцеклеток не происходило (яичник представлен оогониями). Иногда яйцеклетки распадались с последующей резорбцией (подробное описание изменений репродуктивной системы дафний в [Papchenkova, Makrushin, 2013]). Однозначно можно утверждать, что наблюдалась сильная зависимость между концентрацией токсиканта и степенью развития репродуктивной системы.

Стенки кишечника у особей из контроля были четко выражены, кишечник полностью заполнен пищей, в теле отмечены обильные скопления клеток жирового тела. У особей, экспонированных в растворах токсиканта, с увеличением концентрации наблюдали деформацию стенок кишечника, размытие границ и

неоднородное наполнение его пищей. Клетки жирового тела присутствовали, но были разрознены и не образовывали скоплений, как в контроле. Стенки кишечника рачков, экспонированных в растворе инсектицида с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л, имели рыхлую структуру,

клетки жирового тела отсутствовали. Часть выживших к окончанию эксперимента особей была покрыта снаружи водорослями, по-видимому, из-за ослабления двигательной активности рачков.

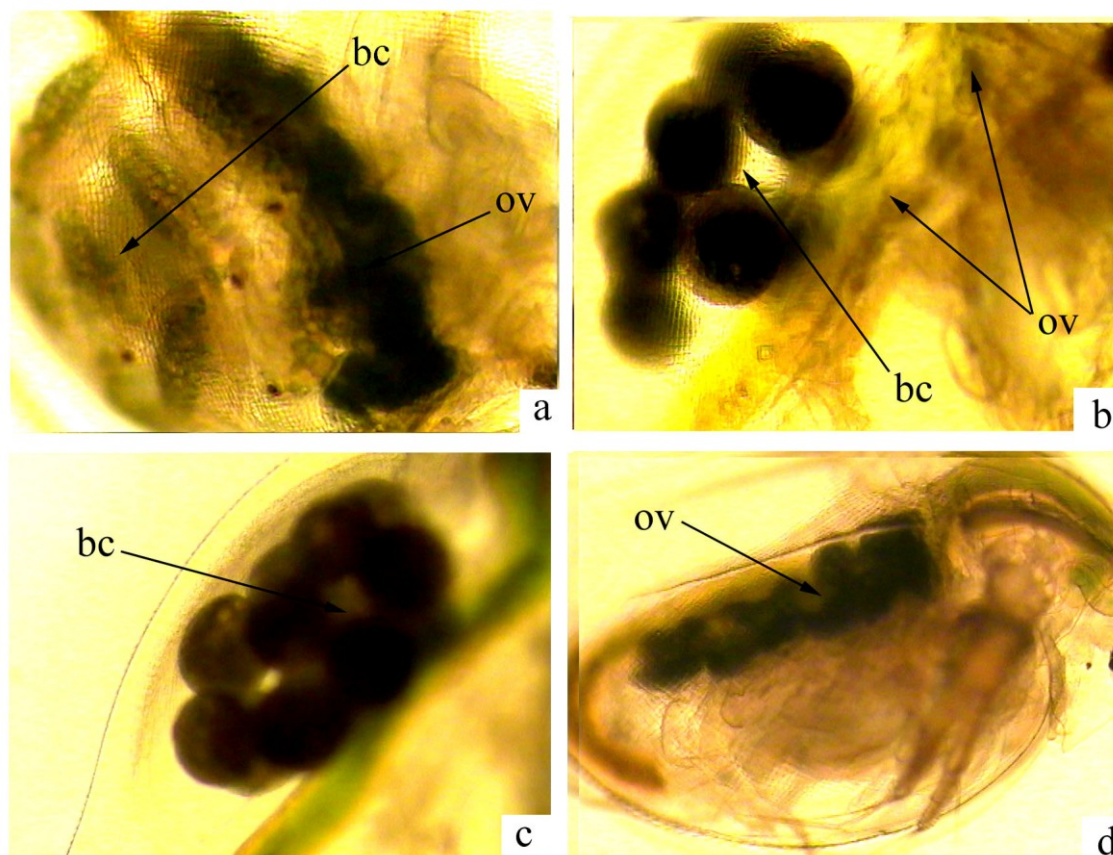


Рис. 2. Состояние яичников через 6 дней экспозиции в растворах инсектицида и контроле. Концентрации инсектицида, мг/л: а – контроль, b – 3.0×10^{-7} , c – 3.0×10^{-2} , d – 3.0×10^{-1} ; ov – яичники, bc – выводковая камера.

Fig. 2. Condition of the ovaries in 6 days of the exposure to the insecticide solutions. Insecticide concentrations, mg/L: a – control, b – 3.0×10^{-7} , c – 3.0×10^{-2} , d – 3.0×10^{-1} ; ov – ovary, bc – brood chamber.

Гистологическое исследование показало, что эпителий средней кишки в растворах танрека после шести суток экспозиции (рис. 3d) был тоньше по сравнению с таковым у контрольных рачков (рис. 3a). При концентрациях токсиканта 3.0×10^{-7} и 3.0×10^{-2} мг/л у отдельных особей наблюдалось утолщение пищеварительного эпителия (рис. 3d), связанное с набуханием клеток. Последние окрашивались слабее, чем клетки, не изменившие свою величину. В растворе с концентрацией 3.0×10^{-2} мг/л у отдельных особей наблюдалось отслоение эпителия от базальной мембраны. Эпителиальные клетки, оторвавшиеся от базальной мембраны, находились в просвете кишки. Клетки жирового тела у контрольных особей (рис. 3a и 3b) и рачков из растворов инсектицида с концентрациями 3.0×10^{-7} и 3.0×10^{-2} мг/л были крупнее, чем у дафний, экспонированных в растворе с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л. О повреждении тканей тела имидаклопридом

было известно и ранее [Mehlhorn, 1999; Mehlhorn, 2001]. На электронных микрографах срезов тканей блохи кошачьей *Ctenocephalides felis* и рунца овечьего *Melophagus ovinus*, подвергнутых воздействию препарата, содержащего имидаклоприд, наблюдали необратимое разрушение ганглий, нервных волокон, тканей мускул и др. повреждения.

Поступающие в водоемы ксенобиотики могут оказывать как негативное, так и стимулирующее влияние на различные параметры жизнедеятельности гидробионтов, в том числе на выживаемость, размер тела и плодовитость. В одних случаях токсиканты стимулируют [Syarki, Kalinkina, 2010], в других – угнетают [Papchenkova et al., 2009], повреждают и даже блокируют процессы жизнедеятельности [Папченкова, 2011 (Papchenkova, 2011)]. Некоторые химические вещества в небольшом интервале сверхнизких концентраций, воздействуя на эндокринную и иммунную системы,

способны увеличивать продолжительность жизни и стимулировать воспроизводство [Zanuncio et al., 2011]. Негативное влияние других токсикатов проявляется только через несколько поколений и выражается в появлении патоморфологических отклонений в строении структур рачков [Папченкова, Гребенюк, 2008 (Papchenkova, Grebenyuk, 2008)].

Раствор танрека во всех концентрациях снижал интенсивность окраски особей. Это явление связано с резким уменьшением количества клеток жирового тела и его размера.

Считается, что уменьшение жирового тела связано с недостаточным количеством корма [Лесников, 1971 (Lesnikov, 1971)]. На начальном этапе адаптации к интенсивным внешним воздействиям реализуется срочный, но несовершенный набор защитно-компенсаторных реакций, которые позволяют поддерживать адекватную жизнедеятельность за счет усиленного использования функциональных резервов [Кривошеков и др., 2004 (Krivoshechekov et al., 2004)].

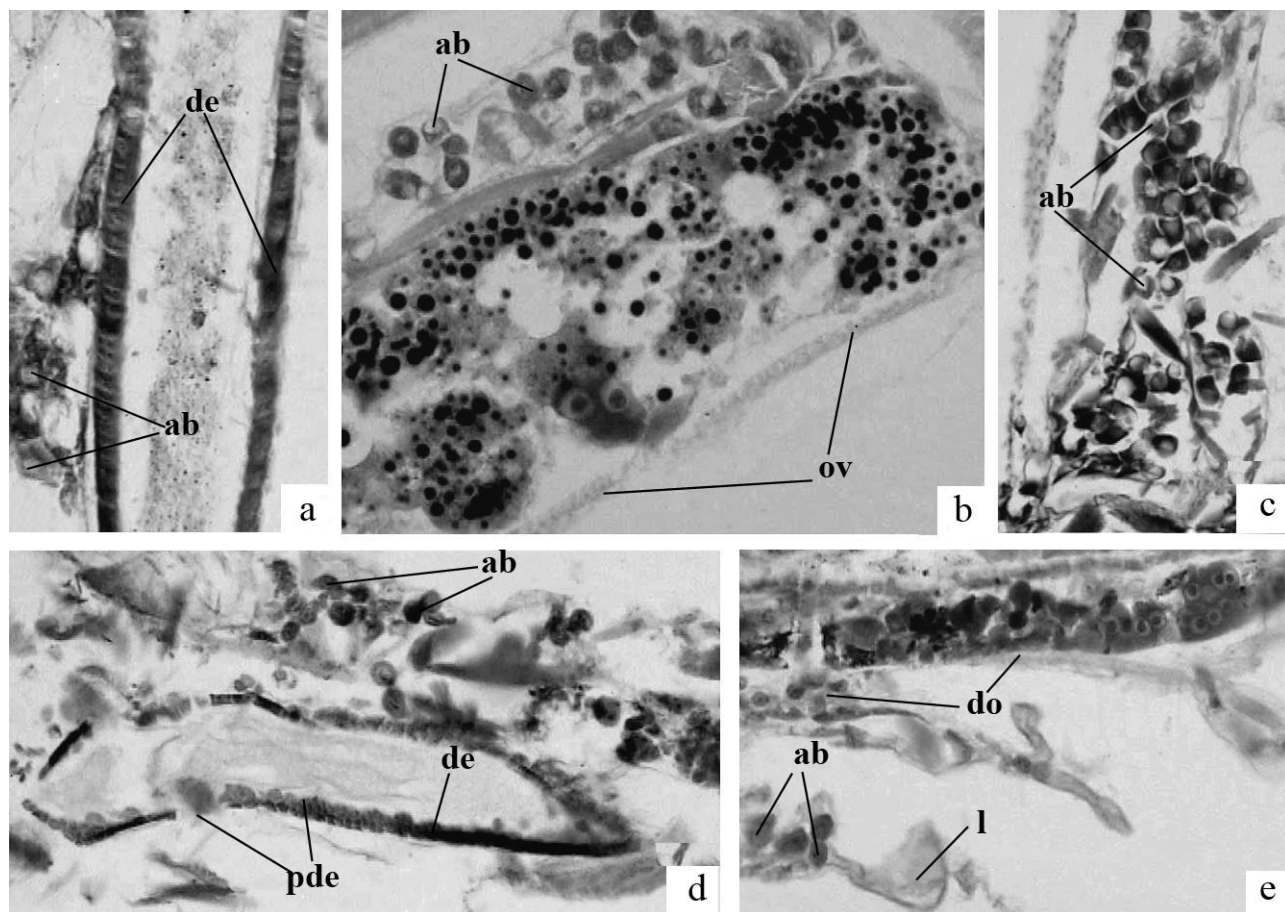


Рис. 3. Участок ткани со среза тела *Daphnia magna* из контроля (а–с) и раствора Танрека 3.0×10^{-7} мг/л (d, e): а – средняя кишка, продольный срез, b – яичник партеногенетической самки и диффузное жировое тело, с – диффузное жировое тело, d – средняя кишка, косой срез, e – яичник партеногенетической самки с распадающимися ооцитами старшей генерации и диффузное жировое тело; de – пищеварительный эпителий, pde – патологически измененный утолщенный участок пищеварительного эпителия, do – распадающиеся ооциты старшей генерации, l – нога; ov – яичник, ab – жировое тело. Полное гистологическое исследование влияния имидаклоприда на *D. magna* см. [Papchenkova, Makrushin, 2013].

Fig. 3. Region of the tissue from the cross section of the *Daphnia magna* body from control (a–c) and Tanrec solution of 3.0×10^{-7} mg/L (d, e): a – mesenteron; b – ovary of the parthenogenetic female and diffuse adipose body; c – diffuse adipose body; d – mesenteron, angular cross section; e – ovary of the parthenogenetic female with disintegrating oocytes of the older generation and diffuse adipose body; de – digestive epithelium; pde – pathologic digestive epithelium; do – disintegrating oocytes of older generation; l – leg; ov – ovary; ab – adipose body. The comprehensive histological study of the imidacloprid effect on *D. magna* see at [Papchenkova, Makrushin, 2013].

Опыт проходил при достаточном количестве корма. Следовательно, причина этого явления иная. Имидаклоприд характеризуется острым контактно-кишечным действием. Препарат

активно воздействует на нервную систему насекомых, блокируя никотинергические рецепторы постсинаптического нерва. Он быстро подавляет передачу сигналов через централь-

ную нервную систему, отчего особи теряют двигательную активность, прекращают питаться и погибают [Инсектицид Танрек®. Презентация... (Insecticide Tanrek®. Presentation...)]. Возможно, в результате воздействия токсиканта нарушалась работа сложного фильтрационного аппарата дафний, особи получали недостаточное количество корма для жизнедеятельности. В результате уменьшения числа клеток жирового тела снижалось либо блокировалось накопление желтка в яйцеклетках, а также замедлялся рост особей.

Гистологическое исследование показало, что имидаклоприд вызывал у дафний патологические и нормальные защитные онтогенетические реакции. Нормальные реакции позволяют дафниям приспособиться к недостатку корма. Внезапно наступившая нехватка пищевых ресурсов приводит к дефициту энергии для жизнедеятельности рачков. Чтобы поддерживать энергетический баланс организма, они сокращают траты энергии и используют резервные источники. Сокращение энергозатрат осуществляется путем замедления или остановки оогенеза, а использование внутренних источников энергии – путем резорбции ооцитов и уменьшения клеток эпителия средней кишки и жирового тела. В отличие от нормальных реакций, патологические – это реакции атавистические. Ими организм отвечает на те изменения среды, приспособиться к которым с помощью нормальных реакций он не в состоянии. Цена, которую организм платит за их использование, много выше цены нормальных онтогенетических реакций [Орбели, 1949 (Orbeli, 1949)]. Патологической реакцией у дафний была эрозия пищеварительного эпителия. Ранее она была описана для ветвистоусых ракообразных, как вследствие воздействия различных токсикантов в лаборатории, так и в результате загрязнения естественной среды обитания [Макрушин, 1974 (Makrushin, 1974); Макрушин, 1995 (Makrushin, 1995); Макрушин, Голубков, 2010 (Makrushin, Golubkov, 2010)].

Влияние имидаклопридсодержащих инсектицидов на рост популяции

Некоторые исследователи [Daniels, Allan, 1981] считают, что выживаемость в хронических опытах – наиболее адекватный показатель токсичности вследствие меньшей изменчивости по сравнению с репродуктивными параметрами. Другие утверждают, что репродукция более чувствительный показатель хронической токсичности пестицидов для *D. magna*, чем выживаемость [Buhl et al, 1993]. Ряд исследователей рекомендуют использо-

вать популяционные характеристики, такие как динамика численности популяции, и, в особенности, удельную скорость роста популяции (r) как лучший лабораторный токсикологический показатель, интегрирующий летальные и сублетальные эффекты [Stark and et al., 1997]. Токсикологические эксперименты чаще всего проводят с использованием новорожденных особей, т. к. молодь более восприимчива к загрязняющим веществам. Однако более реалистичную картину негативного действия токсиканта дают исследования, где используются также и половозрелые особи [Stark, Wennergren, 1995].

Эксперимент по изучению влияния имидаклопридсодержащего инсектицида на популяционный рост дафний 2-х возрастных групп показал, что в группе новорожденных особей в контроле и в растворах с концентрацией 3.0×10^{-7} и 3.0×10^{-2} мг/л рост численности начинался на 7 сут, максимум численности приходился на 14-15 сут от начала эксперимента [Папченкова, 2015 (Papchenkova, 2015)]. После этого в контроле численность рачков стабилизировалась, а при концентрациях 3.0×10^{-7} и 3.0×10^{-2} мг/л численность имела тенденцию к снижению. Кривые динамики численности популяций *D. magna* в растворах токсиканта практически совпадают с кривыми контрольной популяции. В растворе с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л рост численности начинался на 2–3 сут позднее, чем в контроле и достигал максимальных значений на 17 сут. Причем в данном варианте в течение всего периода наблюдений численность рачков была ниже, чем в контроле. К окончанию опыта численность рачков во всех растворах инсектицида была ниже, чем в контроле, но разница достоверна только для имидаклоприда в концентрации 3.0×10^{-1} мг/л (табл. 2).

В группе, сформированной из половозрелых особей, рост численности начинался на следующий день эксперимента. Максимальное значение этого показателя в контроле приходилось на 14 сут, после чего численность стабилизировалась до конца эксперимента. В варианте 3.0×10^{-7} мг/л до 14 сут численность рачков росла так же, как в контроле, затем наблюдалось снижение этого показателя. Аналогично, в варианте 3.0×10^{-2} мг/л наблюдалось отставание прироста численности дафний от контроля начиная с 15 сут эксперимента. При использовании максимальной концентрации имидаклоприда (3.0×10^{-1} мг/л) численность дафний была ниже контрольной почти весь период эксперимента, за исключением первых трёх суток, и ниже, чем при меньших концен-

трациях инсектицида. Но ни в одном из вариантов для половозрелых рачков не наблюдалось достоверной разницы численности по

сравнению с контролем, что еще раз подчеркивает их большую устойчивость к токсиканту (табл. 2).

Таблица 2. Биологические параметры *D. magna* в растворах инсектицида и контроле

Table 2. Biological parameters of *D. magna* in insecticide solutions and control

Концентрация токсиканта, мг/л Toxic agent concentration, mg/L	Макс. численность популяции, экз Max size of population, ind	Уд. скорость роста популяции, сут ⁻¹ Population grow rate, day ⁻¹	Выживание на 6 сут, % Survival in 6 days	Размер тела на 6 сут, мм Body length at the 4th day, mm	День первого вымета, сут Days to first brood
Контроль Control					
Молодь Newborn	233.0 ± 5.86	0.192 ± 0.001	100.0	2.64 ± 0.027	6.6 ± 0.131
Половозрелые Mature	167.6 ± 4.91	0.176 ± 0.001	100.0	—	—
3.0×10 ⁻⁷					
Молодь Newborn	192.8 ± 16.98	0.182 ± 0.004	92.0	2.48 ± 0.03	7.4 ± 0.272
Половозрелые Mature	135.6 ± 21.73	0.162 ± 0.009	100.0	—	—
3.0×10 ⁻²					
Молодь Newborn	213.6 ± 18.63	0.187 ± 0.004	88.0	2.14 ± 0.037	7.93 ± 0.344
Половозрелые Mature	135.6 ± 14.38	0.164 ± 0.005	100.0	—	—
3.0×10 ⁻¹					
Молодь Newborn	198.6 ± 6.80*	0.184 ± 0.002*	48.0*	1.49 ± 0.044*	9.86 ± 0.322*
Половозрелые Mature	141.0 ± 19.17	0.165 ± 0.007	100.0	—	—

Примечание. “*” — показатели, достоверно отличающиеся от контрольных значений. Приведены значения среднего арифметического и стандартной ошибки; “—” — показатели не определялись.

Аналогичным образом под влиянием растворов инсектицида изменялось значение показателя удельной скорости прироста популяции дафний (*r*). В группе, сформированной из молоди, при экспонировании в растворах с концентрациями 3.0×10⁻⁷ и 3.0×10⁻² мг/л кривые удельной скорости роста популяций практически совпадали с таковыми для контрольных групп животных, за исключением значений в пиковых точках (рис. 4). И только кривая темпов прироста популяции дафний из этой группы в растворах 3.0×10⁻¹ мг/л отличалась от контрольной. Во-первых, максимальное значения показателя приходилось на более поздние сроки (пик сдвинут вправо по оси времени), и пик был ниже, чем в двух предыдущих вариантах. Во-вторых, в первые сутки экспозиции удельная скорость прироста популяции имела отрицательное значение. Кривые темпа прироста популяций половозрелых особей мало отличались от кривых контрольных групп животных, хотя значение показателя в области

пика было ниже. Среднее значение показателя удельной скорости роста популяции достоверно отличалось от контрольного только у молоди в растворах инсектицида 3.0×10⁻¹ мг/л (табл. 2). Кривые темпов прироста популяции были более информативны (рис. 4). Так, у половозрелых особей в растворах инсектицида с концентрациями 3.0×10⁻² и 3.0×10⁻¹ мг/л в первые сутки экспозиции наблюдали пониженное значение *r*, в отличие от контроля, что, скорее всего, было связано со стрессом, вызванным сменой среды на раствор токсиканта. На кривой хорошо отражена низкая выживаемость молоди в первые сутки экспозиции в растворе токсиканта концентрацией 3.0×10⁻¹ мг/л (отрицательное значение удельной скорости прироста), а также увеличение удельной скорости прироста популяции, которое началось на 2–3 сут позднее чем в контроле. При этом пиковое значение темпов прироста популяции имело самое низкое значение.

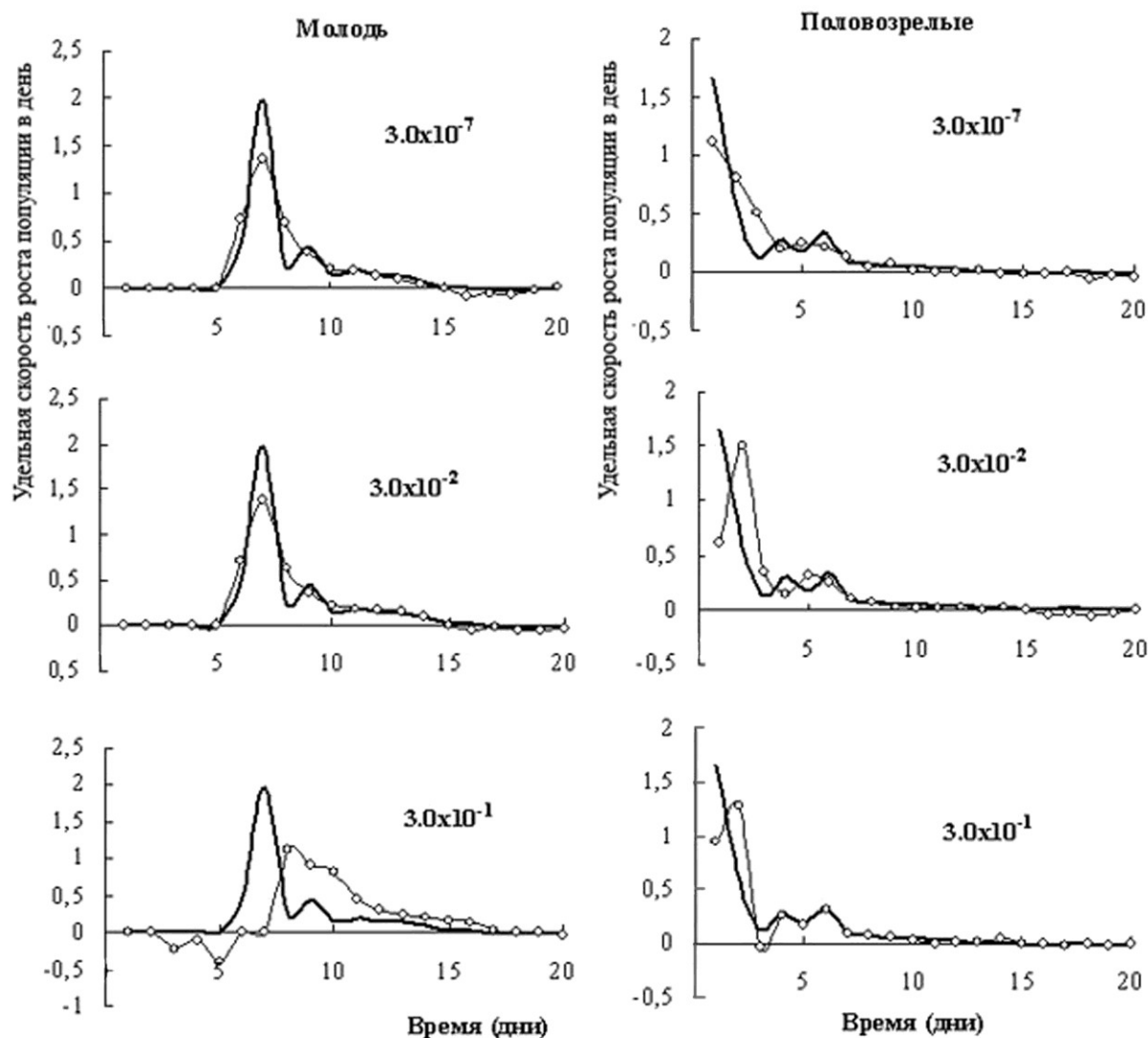


Рис. 4. Удельная скорость роста популяции *D. magna* группы, сформированной из новорожденных особей, и из половозрелых особей (“—” контроль, “o” – экспозиция в токсиканте).

Fig. 4. The population growth rate of the *D. magna* from group 1, consisting of newborn individuals, and group 2, consisting of mature individuals (“—” control, “o” – treatment).

Как уже упоминалось, молодь дафний в большей степени подвержена токсическому действию пестицида. Результаты, представленные в таблице 2, служат подтверждением этого. Гибель половозрелых особей ни в одном из экспериментальных растворов за 6 сут экспозиции не была зарегистрирована. Выживаемость особей в этой группе составила 100%. Выживаемость особей в группе, сформированной из молоди, была ниже контрольной во всех тестируемых растворах (достоверные отличия от контроля наблюдали в растворе с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л). Наиболее сильное влияние токсикант оказывал на линейный рост тела (измерения проводили после 6 суток экспозиции) и сроки полового созревания рачков (сутки первого вымета). Отличия от контрольных значений по этим показателям было

статистически значимо для дафний, экспонированных во всех исследованных растворах инсектицида. Используя удельную скорость роста популяции, можно количественно определить эффект воздействия токсического вещества. Так, на графике (рис. 4) рост популяции молоди в растворе с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л начинается на 9–10 сут. Причина этого раскрывается при сравнении состояния яичников особей всех исследованных вариантов (рис. 2). С увеличением концентрации токсиканта развитие яичников замедляется. Следовательно, влияние инсектицида на репродуктивную функцию рачков отмечается уже на стадии оогенеза. Такой эффект торможения развития или даже блокировки роста ооцитов наблюдался во всех экспериментах с имидаклопридом.

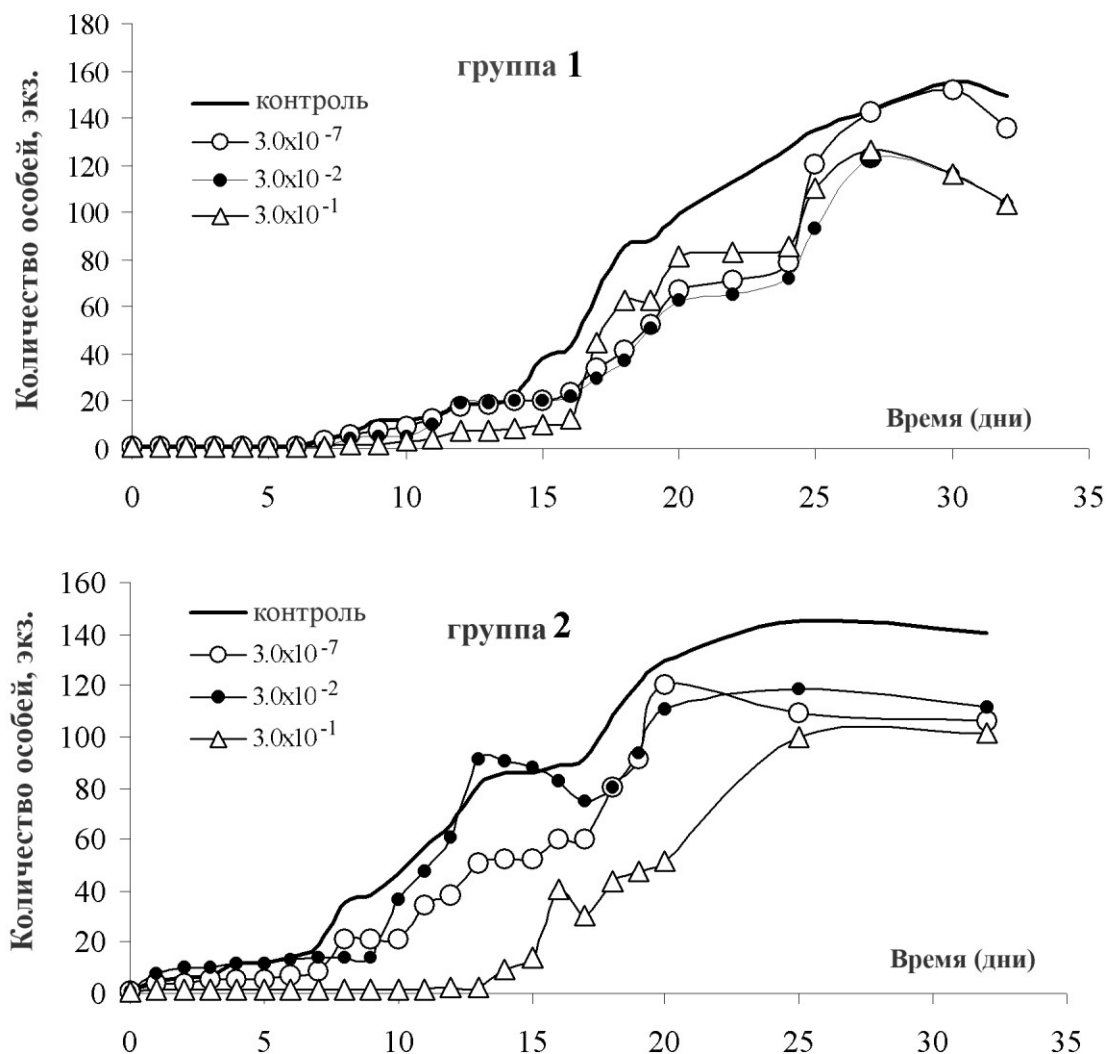


Рис. 5. Динамика численности *D. magna* группы 1, сформированной из новорожденных особей, и группы 2, сформированной из половозрелых особей.

Fig. 5. Population dynamics of *D. magna* from group 1, consisting of newborn individuals, and group 2, consisting of mature individuals.

Необходимо затронуть ещё один аспект эксперимента. Теоретически любая популяция способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды (ограниченность ресурсов, болезни, хищники, пространство и т. п. [Гиляров, 1990 (Gilyarov, 1990)]). В нашем эксперименте рост популяции во всех тестируемых растворах и в контроле, прекратился на 15–17 сут. Опыт проходил при достаточном количестве корма. Лимитирующим фактором был объем среды. Следовательно, популяция достигала критической плотности и, испытывая дефицит пространства, прекращала рост.

Была предпринята попытка провести подобное предыдущему исследованию с другим имидаклопридсодержащим инсектицидом “Жукоед”, который имеет в своем составе еще два действующих вещества (альфа-

циперметрин и клотианидин). В течение первых суток проведения эксперимента стало очевидно, что выполнить первоначально поставленную задачу невозможно из-за высокой смертности рачков в исследуемых растворах токсиканта. Поэтому были проведены три серии экспериментов, в которых имитировали три типа водоемов и водотоков: I тип – водоем практически непроточный (например, пруд), II тип слабопроточный водоем (например, озеро) и III тип водоем с хорошим водообменом (например, река). Имитацию водоемов разных типов достигали разным временем экспозиции тест объекта в растворах токсиканта. I тип – постоянная экспозиция в растворах токсиканта. II тип – экспозиция в течение суток в токсиканте, а затем *D. magna* пересаживали в чистую воду. III тип – экспозиция тест-объектов в

течение часа в токсиканте, затем рачков перемещали в чистую воду [Parchenkova, 2017].

Оценить динамику численности и скорость роста популяции удалось только в эксперименте III типа, имитирующем водоем с интенсивным водообменом. В опытах I типа в растворах токсиканта с концентрациями 3.0×10^{-1} и 3.0×10^{-2} мг/л 100% смертность наблюдалась через 72–96 часов, как у молоди так и у половозрелых особей. Если от половозрелых особей в первые сутки появлялась молодь, то она тоже погибала через некоторое время. В

концентрации 3.0×10^{-7} мг/л смертность была более 50% через 96 часов. Наблюдение за выжившими особями в течение 10 суток показало их низкую жизнеспособность – рачки продолжали гибнуть, длина тела молоди прирастала незначительно, яйцеклетки в яичнике практически не развивались, получить потомство не удалось. В эксперименте типа II результаты были аналогичными. Получить потомство не удалось, в основном из-за высокой смертности животных и блокировки развития репродуктивной системы.

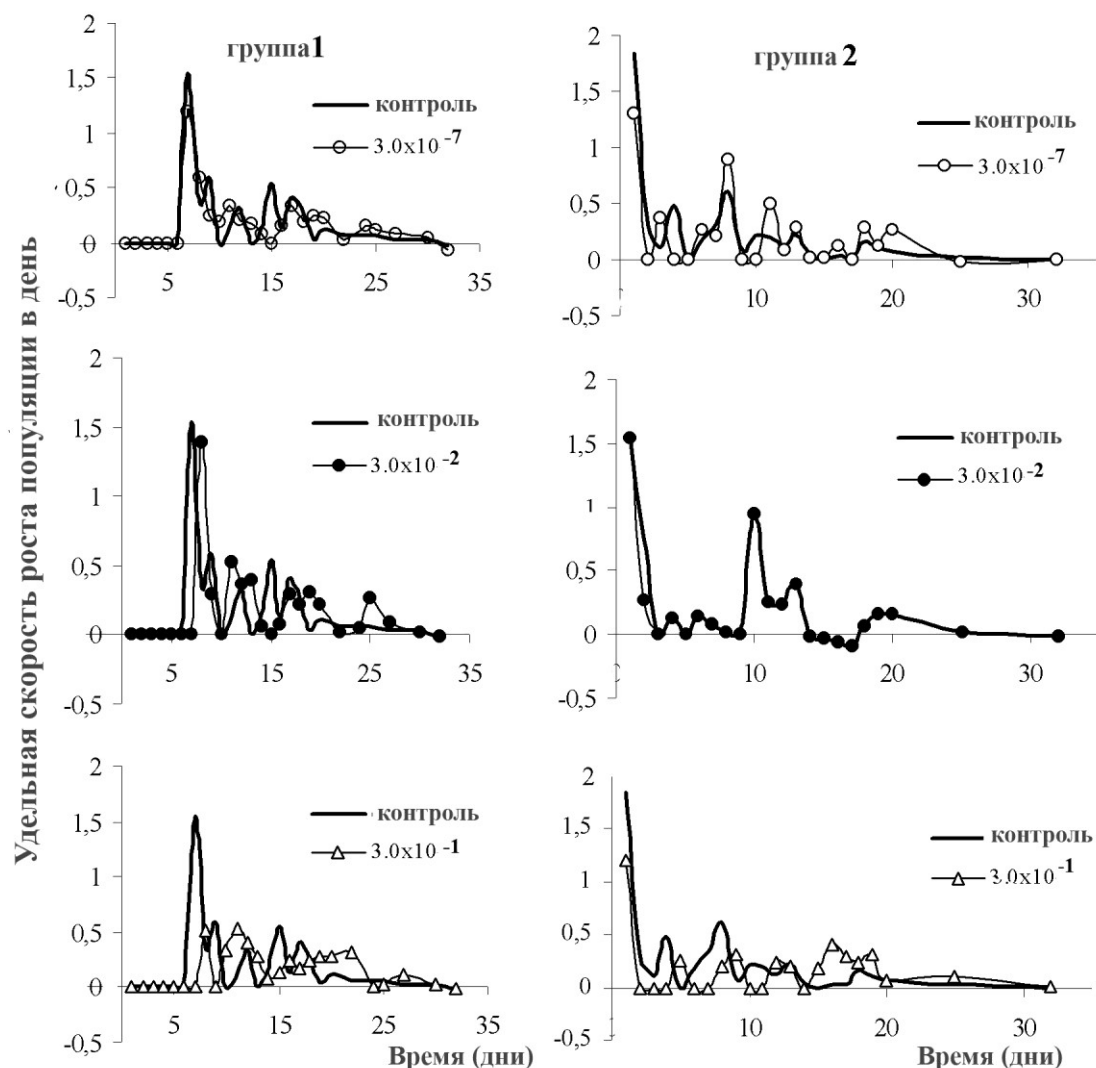


Рис. 6. Удельная скорость роста популяции *D. magna* группы 1, сформированной из новорожденных особей, и группы 2, сформированной из половозрелых особей.

Fig. 6. The population growth rate of the *D. magna* from group 1, consisting of newborn individuals, and group 2, consisting of mature individuals.

В группе 1 (тип III), где исходным материалом была молодь, в контроле и при концентрациях токсиканта 3.0×10^{-7} и 3.0×10^{-2} мг/л рост численности начинался на 7 сут, максимум численности приходился на 28–29 сутки от начала эксперимента (рис. 5). После этого численность рачков стабилизировалась на не-

которое время, затем незначительно снижалась. В растворе с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л рост популяции начинался на 2–3 сут позднее, чем в контроле, и достигал максимальных значений на 30 сутки. Кривые динамики численности популяций *D. magna* в первые дни опыта в растворах токсиканта практически совпада-

ют с кривыми контрольной популяции (рис. 5). С 14–15 сут произошел значительный рост численности в контроле. Далее, до конца эксперимента, численность рачков в контроле была постоянно выше, чем в исследуемых растворах токсиканта, но различия были достоверны только для концентрации 3.0×10^{-1} мг/л.

Аналогичным образом под влиянием растворов инсектицида изменялось значение показателя r . В группе 1 (молодь) при экспонировании в растворах с концентрациями 3.0×10^{-7} мг/л кривая удельной скорости роста популяций практически совпадала с кривой для контрольных групп животных, за исключением значений в пиковых точках (рис. 6). Кривая удельной скорости роста популяции из раствора 3.0×10^{-2} несколько отличается от кривой контроля, во-первых, высотой максимального пика, а, во-вторых, сдвигом пика

вправо по оси времени. Кривая темпа прироста популяции дафний в растворе с концентрацией 3.0×10^{-1} мг/л существенно отличалась от контрольной кривой. Максимальное значение показателя приходилось на более поздние сроки, а пик был значительно ниже, чем в двух предыдущих вариантах.

Кривые темпа прироста популяций половозрелых особей отличались от кривых контрольных групп животных некоторыми значениями показателей в области пиков. В первые сутки экспозиции у опытных рачков наблюдали пониженное значение r , что, скорее всего, было связано со стрессом, вызванным сменой среды. Кривые темпов прироста популяции довольно информативны (рис. 6). Четко дифференцируются начало торможения или прекращения роста популяции, вариации пиковых значений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты экспериментов показали, что имидаклопридсодержащие инсектициды в концентрации 3.0×10^{-1} мг/л оказывают острое токсическое действие на *D. magna*, снижают удельную скорость роста популяции (r) в результате низкой выживаемости рачков и торможения развития ооцитов. Растворы имидаклоприда в концентрациях 3.0×10^{-2} и 3.0×10^{-7} мг/л оказывают угнетающее действие на *D. magna*. Последнее выражается в уменьшении или исчезновении вакуолей в клетках жирового тела, деструкции ооцитов, блокировке оогенеза, замедлении роста тела рачков в период раннего онтогенеза, а также в снижении удельной скорости роста популяции (r). Результаты исследования имидаклопридсодер-

жащего инсектицида с дополнительными компонентами в составе (альфа-циперметрин и клотианидин) демонстрируют более негативную картину. Непродолжительное воздействие растворов этого токсиканта в концентрации 3.0×10^{-7} мг/л и более (в расчете на имидаклоприд) на дафний приводит к необратимым последствиям: высокой смертности животных и торможению или блокировке развития репродуктивной системы. Это очевидно полезное свойство инсектицида для сельскохозяйственного производства чрезвычайно пагубно для окружающей среды. При использовании исследованных препаратов необходимо учитывать вероятность их воздействия на все элементы экосистем.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронов Д.А. Расчет удельной скорости роста популяции: сопоставление определения и модели // Ж. общ. биол. 2005. Т. 66. № 5. С. 425–430.
- ГН 1.2.1323_03. Гигиенические нормативы содержания пестицидов в объектах окружающей среды (перечень). М.: Минздрав России, 2003. 79 с.
- Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987. 191 с.
- Инсектицид Танрек®. Презентация фирмы Август “Быстрый эффект и длительное воздействие” // http://www.avgust.com/product/?country=rf&drug_type=73&drug_id=1082
- Лесников Л.А. Методика оценки влияния воды из природных водоемов на *Daphnia magna* Straus // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука, 1971. С. 157–166.
- Кривошеков С.Г., Леутин В.П., Диверт В.Э. и др. Системные механизмы адаптации и компенсации // Бюл. Сиб. отд. РАМН. 2004. № 2. С. 128–153.
- Макрушин А.В. Применение гистологической методики в токсикологических исследованиях на дафниях // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1974. Т. 98. С. 40–43.
- Макрушин А.В. Гистопатологическое обследование некоторых ветвистоусых ракообразных Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 9. С. 128–130.
- Макрушин А.В., Голубков С.М. Гистопатологическое обследование Cladocera (Crustacea) из восточной части Финского залива // Регион. экол. 2010. № 4. С. 31–39.

- Орбели Л.О. Эволюционный принцип в физиологии // Проблемы советской физиологии, биохимии и фармакологии. VII Всесоюз. съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. М.: Изд-во АН СССР, 1949. Кн. 1. С. 8–13.
- Папченкова Г.А., Гребенюк Л.П. Влияние сублетальных концентраций гербицида “Раундап” на размеры, плодовитость и морфологические параметры *Daphnia magna* Straus (Cladocera) // Токсикол. вестн. 2008. № 4. С. 27–30.
- Папченкова Г.А. Влияние инсектицида Кинмикс на молодь *Daphnia magna* Straus (Cladocera) // Токсикол. вестн. 2011. № 4. С. 41–45.
- Папченкова Г. А. Влияние имидаклопридсодержащего инсектицида на рост популяции *Daphnia magna* Straus // Вода: химия и экология. 2015. № 4. С. 45–50.
- Папченкова Г.А. Сравнительная оценка токсичности имидаклопридсодержащих инсектицидов на *Daphnia magna* // Токсикол. вестн. 2016. № 3. С. 52–56.
- Токсикологические методы контроля // Методика определения токсичности воды по смертности и изменению плодовитости дафний. М.: Гос. комитет РФ по охране окружающей среды, 1999. 35 с.
- Buhl K.J., Hamilton S.J., Schmulbach J.C. 1993. Chronic toxicity of the bromoxynil formulation buctril to *Daphnia magna* exposed continuously and intermittently // Arch. Environ. Contam. Toxicol. Vol. 25. P. 152–159.
- Carneiro R.M.A., Takayanagui A.M.M. 2009. Estudos sobre bioindicadores vegetais e poluição atmosférica por meio de revisão sistemática da literatura // Rev. Bras. Eng. Agric. Ambient. Vol. 13. P. 26–44.
- Daniels R.E., Allan J.D. 1981. Life table evaluation of chronic exposure to a pesticide // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 38. P. 485–494.
- Canadian water quality guidelines: Imidacloprid the Canadian council of ministers of the environment. 2007. 51 p.
- Goulson D. 2013. Review: an overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides // J. Appl. Ecol. Vol. 50. № 4. P. 977–987.
- Mehlhorn H., Mencke N., Hansen O. 1999. Effects of imidacloprid on adult and larval stages of the flea *Ctenocephalides felis* after in vivo and in vitro application: a light and electron microscopy study // Parasitol. Res. Vol. 85. P. 625–637.
- Mehlhorn H., D’Haese J., Mencke N., Hansen O. 2001. In vivo and in vitro effects of imidacloprid on sheep keds (*Melophagus ovinus*): a light and electron microscopic study // Parasitol. Res. Vol. 87. P. 331–336.
- Hosnia S.A.M., Manal A.M.M. 2015. Accumulation of some heavy metals in *Oreochromis niloticus* from the Nile in Egypt: Potential hazards to fish and consumers. // J. Environ. Protect. Vol. 6. P. 1003–1013.
- Jeschke P., Nauen R., Schindler M., Elbert A. 2011. Overview of the status and global strategy for neonicotinoids // J. Agric. Food Chem. Vol. 59. № 7. P. 2897–2908.
- Kurwadkar S.T., Dewinne D., Wheat R., McGaha D.G., Mitchell F.L. 2013. Time dependent sorption behavior of dinotefuran, imidacloprid and thiamethoxam. // J. Environ. Sci. Health C. Vol. 48. № 4. P. 237–242.
- Odum E. P. 1953. Fundamentals of Ecology // Saunders. Philadelphia. 384 p.
- Papchenkova G.A., Golovanova I.L., Ushakova N.V. 2009. The parameters of reproduction, sizes, and activities of hydrolases in *Daphnia magna* Straus of successive generations affected by roundup herbicide // Inland Water Biol. Vol. 2. № 3. P. 286–291. DOI:10.1134/S1995082909030158
- Papchenkova G.A., Makrushin A.V. 2013. Effect of the Insecticide Tanrec® on Reproduction and Vital Activity of *Daphnia magna* Straus in a 15-day Test // Inland Water Biol. Vol. 6. № 4. P. 328–334. DOI:10.1134/S1995082913040123
- Papchenkova G.A. 2017. Preliminary assessment of the toxic effects of the novel insecticide Zhukoed on population growth and certain biological parameters of *Daphnia magna* // Curr. Top. Toxicol. Vol. 13. P. 13–21.
- Stark J.D., Wennergren U. 1995 Can population effects of pesticides be predicted from demographic toxicological studies? // J. Econom. Entomol. Vol. 88. № 5. P. 1089–1096.
- Stark J.D., Tanigoshi L., Bounfour M., Antonelli A. 1997. Reproductive potential: its influence on the susceptibility of a species to pesticides // Ecotoxicol. Environ. Saf. Vol. 37. P. 273–279.
- Syarki M.T., Kalinkina N.M. 2010. Assessment of the effect that sodium lignosulfonate, the main component of wastewaters of pulp and paper industry, has on the state of natural and laboratory cladoceran populations // Inland Water Biol. Vol. 3. № 4. P. 369–387. DOI: 10.1134/S1995082910040115
- Zanuncio J.C., Jusselino-Filho P., Ribeiro R. et al. 2011. Hormetic responses of a stinkbug predator to sublethal doses of pyrethroid // Bull. Environ. Contam. Toxicol. Vol. 87. № 6. P. 608–614.

REFERENCES

- Buhl K.J., Hamilton S.J., Schmulbach J.C. 1993. Chronic toxicity of the bromoxynil formulation buctril to *Daphnia magna* exposed continuously and intermittently // Arch. Environ. Contam. Toxicol. Vol. 25. P. 152–159.
- Carneiro R.M.A., Takayanagui A.M.M. 2009. Estudos sobre bioindicadores vegetais e poluição atmosférica por meio de revisão sistemática da literatura // Rev. Bras. Eng. Agric. Ambient. Vol. 13. P. 26–44.
- Daniels R.E., Allan J.D. 1981. Life table evaluation of chronic exposure to a pesticide // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 38. P. 485–494.
- Canadian water quality guidelines: Imidacloprid The Canadian council of ministers of the environment. 2007. 51 p.
- Goulson D. 2013. Review: an overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides // J. Appl. Ecol. Vol. 50. № 4. P. 977–987.

- Gilyarow, A.M. 1987. Dinamika chislennosti presnovodnykh planktonnykh rakoobraznykh [The population dynamics of freshwater planktonic crustaceans] // M.: Nauka. 191 s. [In Russian].
- GN 1.2.1323_03. 2003 Gigienicheskie normativy soderzhaniya pestitsidov v ob'ektakh okruzhayushchei sredy (perechen) [(HN 1.2.1323_03. Hygiene norms (HN) for chemicals and pesticides in the external entities (Checklist)] Moscow: Minzdrav Rossii. 79 s. [In Russian]
- Hosnia S.A.M., Manal A.M.M. 2015. Accumulation of some heavy metals in *Oreochromis niloticus* from the Nile in Egypt: Potential hazards to fish and consumers. // J. Environ. Protect. Vol. 6. P. 1003–1013.
- Insecticide Tanrek®. Prezentatsiya firmy Avgust “Bystryy effekt i dlitel'noye vozdeystviye” [Presentation of the Avgust Company Rapid Effect and Lasting Impact:] // http://www.avgust.com/product/?country=rf&drug_type=73&drug_id=1082
- Jeschke P., Nauen R., Schindler M., Elbert A. 2011. Overview of the status and global strategy for neonicotinoids // J. Agric. Food Chem. Vol. 59. № 7. P. 2897–2908.
- Krivoshchekov S.G., Leutin V.P., Divert V.E., et al. 2004. Sistemnyye mekhanizmy adaptatsii i kompensatsii. [Systemic mechanisms of adaptation and compensation] // Bull. Sib. Otd. RAMN. № 2. S. 128–153. [In Russian]
- Kurwadkar S.T., Dewinne D., Wheat R., McGaha D.G., Mitchell F.L. 2013. Time dependent sorption behavior of dinotefuran, imidacloprid and thiamethoxam. // J. Environ. Sci. Health C. Vol. 48. № 4. P. 237–242.
- Lesnikov L.A. 1971. Metodika otsenki vliyaniya vody iz prirodnnykh vodoyemov na *Daphnia magna* Straus [Method of assessing the effect of water from natural water bodies on *Daphnia magna* Straus] // Methods of Biological Research on Aquatic Toxicology. Moscow: Nauka. S. 157–166. [In Russian]
- Makrushin A.V. 1974. Primeneniye gistologicheskoy metodiki v toksikologicheskikh issledovaniyakh na dafniyakh. [The use of histological techniques in toxicological studies in daphnias] // Izv. gos. NII ozer. rech. ryb. khoz. T. 98. S. 40–43. [In Russian]
- Makrushin A.V. 1995. Gistopatologicheskoye obsledovaniye nekotorykh vetvistousykh rakoobraznykh Rybinskogo vodokhranilishcha. [Histopathological examination of some cladocerans of the Rybinsk reservoir] // Zool. Zh. T. 74. № 9. S. 128–130. [In Russian]
- Makrushin A.V., Golubkov S.M. 2010. Gistopatologicheskoye obsledovaniye Cladocera (Crustacea) iz vostochnoy chasti Finskogo zaliva. [Histopathological examination of Cladocera (Crustacea) from the eastern part of the Gulf of Finland] // Region. Ekol. № 4 (30). S. 31–39. [In Russian]
- Mehlhorn H., Mencke N., Hansen O. 1999. Effects of imidacloprid on adult and larval stages of the flea *Ctenocephalides felis* after in vivo and in vitro application: a light and electron microscopy study // Parasitol. Res. Vol. 85. P. 625–637.
- Mehlhorn H., D'Haese J., Mencke N., Hansen O. 2001. In vivo and in vitro effects of imidacloprid on sheep keds (*Melophagus ovinus*): a light and electron microscopic study // Parasitol. Res. Vol. 87. P. 331–336.
- Odum E. P. 1953. Fundamentals of Ecology // Saunders. Philadelphia. 384 p.
- Orbeli L.O. 1949. Evolyutsionnyy printsip v fiziologii. [Evolutionary principle in physiology]. // Problemy sovetskoy fiziologii, biokhimii i farmakologii VII All Union Congress of Physiologists, Biochemists, and Pharmacologists. Moscow: Izd. Akad. Nauk SSSR. T. 1. S. 8–13. [In Russian]
- Papchenkova G.A., Grebenyuk L.P. 2008. Vliyaniye subletal'nykh kontsentratsiy gerbitsida “Raundap” na razmery, plodovitost' i morfologicheskkiye parametry *Daphnia magna* Straus (Cladocera). [Effect of sublethal concentrations of the roundup herbicide on the size, fecundity, and morphological parameters of *Daphnia magna* Straus (Cladocera)] // Toksikol. Vestn. № 4. S. 27–30. [In Russian]
- Papchenkova G.A., Golovanova I.L., Ushakova N.V. 2009. The parameters of reproduction, sizes, and active ities of hydrolases in *Daphnia magna* Straus of successive generations affected by roundup herbicide // Inland Water Biol. Vol. 2. № 3. P. 286–291. DOI:10.1134/S1995082909030158
- Papchenkova G.A. 2011. Vliyaniye insektitsida Kinmiks na molod' *Daphnia magna* Straus (Cladocera) [Effect of insecticide Kinmiks on juvenile *Daphnia magna* Straus (Cladocera)] // Toksikol. Vestn. № 4. S. 41–45. [In Russian]
- Papchenkova G.A., Makrushin A.V. 2013. Effect of the insecticide Tanrec® on reproduction and vital activity of *Daphnia magna* Straus in a 15-day test // Inland Water Biol. Vol. 6. № 4. P. 328–334. DOI:10.1134/S1995082913040123
- Papchenkova G.A. 2015. Vliyaniye imidakloprid soderzhashchego insektitsida na rost populyatsii *Daphnia magna* Straus [The effect of imidakloprid-containing insecticide on the growth of the population of *Daphnia magna* Straus] // Voda: khimiya i ekologiya. № 4. S. 45–50. [In Russian]
- Papchenkova G.A. 2016. Sravnitel'naya otsenka toksichnosti imidaklopridsoderzhashchikh insektitsidov na *Daphnia magna* [Comparative evaluation of toxicity of imidakloprid-based insecticides to *Daphnia magna*] // Toksikol. Vestn. № 3. S. 52–56. [In Russian]
- Papchenkova G.A. 2017. Preliminary assessment of the toxic effects of the novel insecticide Zhukoed on population growth and certain biological parameters of *Daphnia magna* // Curr. Top. Toxicol. Vol. 13. P. 13–21.
- Stark J.D., Wennergren U. 1995 Can population effects of pesticides be predicted from demographic toxicological studies? // J. Econom. Entomol. Vol. 88. № 5. P. 1089–1096.
- Stark J.D., Tanigoshi L., Bounfour M., Antonelli A. 1997. Reproductive potential: its influence on the susceptibility of a species to pesticides // Ecotoxicol. Environ. Saf. Vol. 37. P. 273–279.

- Syarki M.T. Kalinkina N.M. 2010. Assessment of the effect that sodium lignosulfonate, the main component of wastewaters of pulp and paper industry, has on the state of natural and laboratory cladoceran populations // *Inland Water Biol.* Vol. 3. № 4. P. 369–387. DOI: 10.1134/S1995082910040115
- Toxicological control methods. 1999. Metodika opredeleniya toksichnosti vody po smertnosti i izmeneniyu plodovitosti dafnii [Methods of Determining the Toxicity of Water by the Mortality and Fecundity Changes in Daphnids], Moscow: Gos. Komitet RF po Okhrane Okruzhayushchei Sredy. 35 s. [In Russian]
- Voronov D.A. 2005. Raschet udel'noy skorosti rosta populyatsii: sopostavleniye opredeleniya i modeli [Calculating the intrinsic growth rate: comparison of definition and model] // *Zh. Obshch. Biol.* T. 66. № 5. S. 425–430. [In Russian]
- Zanuncio J.C., Jusselino-Filho P., Ribeiro. R. et al. 2011. Hormetic responses of a stinkbug predator to sublethal doses of pyrethroid // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* Vol. 87. № 6. P. 608–614.

GENERALIZED RESULTS OF THE INVESTIGATION OF THE INFLUENCE OF IMIDACLOPRID-BASED INSECTICIDES ON *DAPHNIA MAGNA*

G. A. Papchenkova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: gala_al@mail.ru

Insecticide imidacloprid is the second most widely used pesticides worldwide. Several researchers have discovered its presence in the aquatic environment that constituting a risk to aquatic animals. The aquatic organisms, including the invertebrates, are used worldwide for ecological biomonitoring. They are considered as excellent models indicating environmental problems. *Daphnia magna* are one of the most demanded for ecotoxicology species. The biological and populational effects of various concentrations of imidacloprid on newborn and mature individuals of *D. magna* were investigated in the present study. Acute toxicity was observed in the concentration range from 3.0×10^2 mg/l to 3.0×10^{-7} mg/l. Vital, lethal and the mean lethal concentrations were established. Chronic toxicity was studied for the concentrations of 3.0×10^{-1} , 3.0×10^{-2} , 3.0×10^{-7} mg/l. Fecundity, the day of the first reproduction, and body size were also registered. A damaging effect of imidacloprid on the early development of *D. magna* was revealed. This effect manifested as the inhibition of oocytes' growth, abnormal functioning of the intestine, the retardation of body growth, the decrease of population growth rate, and some pathological changes in tissues.

Keywords: *Daphnia magna*, insecticide, imidacloprid, toxicity

О ВОЗМОЖНОЙ СВЯЗИ ПЛОДОВИТОСТИ С МАССОЙ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ У ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L., 1758) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)

Н. И. Комова¹, А. В. Комова²

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: komova@ibiw.yaroslavl.ru

²Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт»
123182, Москва, пл. Академика Курчатова, 1

Проведен сравнительный анализ плодовитости и относительной массы глоточных зубов у плотвы разных размеров и возраста. Отмечен большой размах колебаний величины глоточных зубов у особей близких по длине тела. Установлено, что внутри размерных групп средних и крупных самок, способных потреблять моллюсков, у особей с относительно большими глоточными зубами плодовитость была несколько выше по сравнению с рыбами, имевшими небольшие глоточные зубы. Однако прямая зависимость между этими показателями не обнаружена.

Ключевые слова: плотва (*Rutilus rutilus*), глоточные зубы, абсолютная и относительная плодовитость.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10021

ВВЕДЕНИЕ

Морфология глоточных зубов в значительной степени варьирует у разных видов рыб, а также – в пределах одного вида [Изыумов, 1981 (Izyumov, 1981); Яковлев, 1992 (Yakovlev, 1992); Eastman, Underhill, 1973; Nakajima 1987; Trapani, 2004; Hulsey et al., 2008].

Плотва *Rutilus rutilus* (L.) имеет хорошо развитые глоточные зубы, которые представляют собой глоточные дужки, видоизмененные пятые жаберные дуги, на которых имеется по 5–6 зубов. Характерен один ряд глоточных зубов, число которых достаточно стабильно. Как правило, на левой дужке 6 зубов, а на правой 5, но встречаются особи и с другими вариантами. Общее количество зубов в основном 10–12 [Берг, 1949 (Berg, 1949); Мироновский, Касьянов, 1986 (Mironovskii, Kas'yanov, 1986)]. Изменение формулы глоточных зубов может быть обусловлено наследственными причинами [Shkil, Levin, 2008] или влиянием различных факторов в период раннего развития [Chebotareva et al., 2009; Bolotovskiy, Levin, 2011].

Количество, размер и структура зубов на челюстных и глоточных костях рыб связаны с типом потребляемой пищи [Белогуров, 1948 (Belogurov, 1948); Hyatt, 1979; Wainwright, 2006 Tolmacheva, 2010]. Трофическая адаптация заключается в повышенной специализации глоточного зубного ряда для захвата пищи и обработки продуктов питания [Berkovitz, Shellis, 2017]. Так, Hulsey et al. (2008) описывают 2 морфы цихлиды *Herichthys minckleyi*: одна обладает надежными челюстями и глоточными структурами с плоскими зубами и развитыми мышцами, а другая имеет более тонкие челюсти, острые зубы, и менее разви-

тую глоточную мускулатуру. Первая при питании способна дробить улиток и специализируется на них, в то время как вторая – приспособлена только к переработке растительного материала. В экспериментальных условиях [Hung et al. 2015] особи черного амура (*Mylopharyngodon piceus*, Cyprinidae) стандартной длины, питавшиеся улитками, имели более значительные общий объем, массу и внешние поверхности глоточных зубов по сравнению с рыбами, питавшимися мягким коммерческим кормом для рыб. Эти результаты указывают на то, что тип пищи влияет на развитие всего глоточного аппарата.

Для глоточных зубов характерно изменение в онтогенезе вследствие смены пищевых объектов. Отмечено, что у плотвы, начиная с этапа развития G (длина тела 19–21 мм), форма глоточных зубов меняется три раза. Они становятся заметно массивнее при длине 160 мм, когда плотва переходит на питание моллюсками. Увеличиваются не только абсолютные размеры зубов, но, в частности, и ширина глоточной дужки относительно длины тела. Самые мощные зубы у крупной плотвы длиной 240–250 мм [Ланге, 1967 (Lange, 1967)].

Потребление дрейссены привело к увеличению упитанности и темпа роста плотвы в Рыбинском водохранилище [Поддубный, 1966 (Poddubnyi, 1966); Комова, Изюмов, 2012 (Komova, Izyumov, 2012); Герасимов и др., 2015 (Gerasimov et al., 2015)] и в оз. Плещеево – после вселения и распространения этого моллюска [Касьянов, Изюмов, 1995 (Kas'yanov, Izyumov, 1995)].

У многих видов рыб, в том числе и у плотвы Рыбинского водохранилища, ранее отмечалось увеличение плодовитости, особенно

– абсолютной, с увеличением длины, массы тела и возраста [Володин, 1963, 1982 (Volodin, 1963, 1982); Shatunovskii, Ruban, 2009]. Изучение плодовитости плотвы, отловленной в 2007 и 2012 гг., подтвердило, что с увеличением длины и массы тела самок средние величины абсолютной плодовитости в оба года достоверно возрастали, увеличивалась и относительная плодовитость [Komova, 2016].

Проведенные ранее исследования биохимического состава тканей плотвы показали, что, по сравнению с мелкими рыбами, яичники рыб крупнее 220 мм были богаче общими липидами и основным резервным компонентом – триацилглицеринами (ТАГЦ), больше этой фракции было и в мышцах [Комова, 2005 (Komova, 2005)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Плотва отловлена сетями на нерестилище в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в апреле – мае 2007, 2012 и 2013 гг. У рыб измеряли длину тела – от кончика рыла до конца чешуйного покрова (l , мм), взвешивали их после извлечения гонад и внутренностей (далее в тексте для краткости это – масса тела (m , г)). Гонады самок взвешивали, а затем фиксировали в 70°-ном этиловом спирте. Рассчитывали индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП, тыс. шт.) и индивидуальную относительную плодовитость (ИОП, шт./г) [Анохина, 1969 (Anokhina, 1969)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассчитанные для массива данных, объединяющего всех исследованных в настоящей работе рыб (l – от 132 до 313 мм), коэффициенты корреляции (r) свидетельствуют об очень сильной связи ИАП с массой ($r=0.94$) и с длиной тела ($r=0.92$). Однако степень корреляции ИОП с этими показателями значительно ниже средней: $r=0.45$ и 0.51 , соответственно. Эта же тенденция отмечалась ранее [Komova, 2016]. Корреляции Иглз с массой рыб, ИАП, ИОП и возрастом оказались слабыми ($r=0.36$, 0.40 , 0.39 , 0.49 , соответственно). Для глоточных зубов характерна общая направленность к возрастанию индекса с увеличением длины тела рыб (рис. 1), хотя корреляция этих двух признаков тоже была небольшой ($r=0.44$). В данном случае уравнение линейного тренда зависимости Иглз от длины тела: $y=0.0052x+1.6095$, достоверность аппроксимации $R^2=0.2017$.

Исходя из вышеизложенных фактов о том, что переход на питание моллюсками, имеющими прочные раковины, но при этом представляющими собой гораздо более калорийный корм, приводит к развитию более мощных глоточных дуг и расположенных на них зубов у разных видов рыб, в том числе и у плотвы, а также к увеличению жирности ее мышц и гонад, к улучшению роста, возник вопрос, решению которого посвящена данная работа.

Мы попытаемся ответить: существует ли связь генеративных показателей с относительной массой глоточных зубов у самок плотвы.

После полного биологического анализа рыб отваривали, отделяли и тщательно очищали глоточные зубы (глоточные дужки с расположенными на них зубами). Сухие глоточные зубы взвешивали с точностью до 1 мг. Использовали индекс глоточных зубов (Иглз, ‰), который рассчитывали, как долю массы глоточных зубов (г) от массы тела без внутренностей (г).

Возраст определяли по чешуе и клейтруму (*cleithrum*), дополнительно использовали лобные кости (*frontale*). Всего исследовано 215 самок плотвы.

С увеличением возраста в целом отмечается тенденция к нарастанию Иглз (рис. 2). Уравнение линейного тренда зависимости Иглз от возраста для всей выборки: $y=0.1067x+2.283$, достоверность аппроксимации $R^2=0.8646$. Однако при более детальном рассмотрении оказалось, что Иглз ступенчато повышается от молодых, впервые созревающих самок 4-х лет к рыбам среднего возраста (6 лет), затем – к более старшим (9–10 лет). Так же и плодовитость достоверно увеличивается от 4-летних к 6-летним самкам, далее – от них – к 9–11-летним. Средняя длина плотвы 4, 6, 9 и 10 лет составила 152 ± 2 мм, 221 ± 3 мм, 252 ± 1 мм и 263 ± 3 мм, а масса тела – 56 ± 3 г, 185 ± 11 г, 265 ± 5 г и 301 ± 10 г, соответственно.

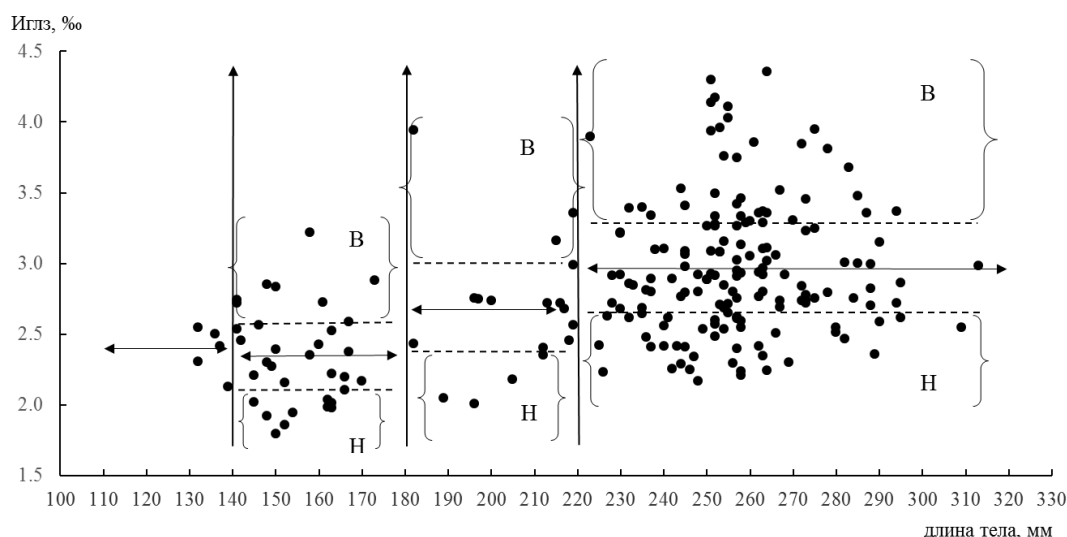


Рис. 1. Индексы глоточных зубов у плотвы разных размеров. Вертикальные стрелки – границы размерных групп, горизонтальные двухсторонние стрелки – значения средних Иглз, горизонтальные пунктирные линии и скобки – ограничивают области низких (Н) и высоких (В) значений индексов глоточных зубов для каждой размерной группы.

Fig. 1. Index of pharyngeal teeth in roach of different size. Vertical arrows show the borders of the size groups. Horizontal two-sided arrows show the meanings of average Iph.t. Horizontal dotted lines and parentheses limit the zones of high (H) and low (L) meanings of index of pharyngeal teeth for every size group.

Плотва Волжского плеса начинает питаться дрейссеной при длине 140–180 мм, в размерной группе 180–220 мм встречаются рыбы с разным типом питания, особи более 220 мм – моллюскоядные [Касьянов, Изюмов, 1997 (Kas'yanov, Izyumov, 1997); Zhokhov, 2001]. Поэтому мы провели сравнение Иглз с учетом размеров особей, разделив последних на 4 группы: растительноядные – с длиной тела 130–140 мм, условно растительноядные – 141–180 мм, со смешанным питанием – 181–220 мм и моллюскоядные – 221–313 мм. Средние значения биологических показателей рыб этих групп представлены в таблице 1. Все показатели достоверно возрастают с увеличением длины тела. Исключение составляют лишь ИОП у рыб первых трех групп, равно как и Иглз, который оказался почти неизменным у мелких самок первой и второй групп (130–140 мм и 141–180 мм). Поэтому в дальнейшем мы будем сравнивать показатели рыб отдельно по выделенным размерным группам.

Таблица 1. Биологические показатели плотвы разных размерных групп

Table 1. Biological characteristics of roach from the different size groups

Размерная группа Size groups		l , мм l , mm	m , г m , g	Иглз, % Iph.t, %	ИАП, тыс. шт. IAF, thousands eggs	ИОП, шт./г IRF, eggs/g	Возраст, лет Age, years	n
Номер Number	Диапазон l , мм Range of l , mm							
I	130–140	135.20±1.39	38.20±1.47	2.38±0.07	5.86±0.46	155.40±17.40	4.00±0.00	5
II	141–180	155.27±1.64	57.51±1.91	2.34±0.06	10.19±0.51	176.48±5.74	4.24±0.09	33
III	181–220	206.00±3.06	142.52±5.93	2.68±0.11	25.33±1.78	175.93±7.73	6.33±0.28	18
IV	221–313	258.09±1.49	287.82±5.53	2.97±0.04	64.10±1.55	222.07±2.89	9.38±0.12	159

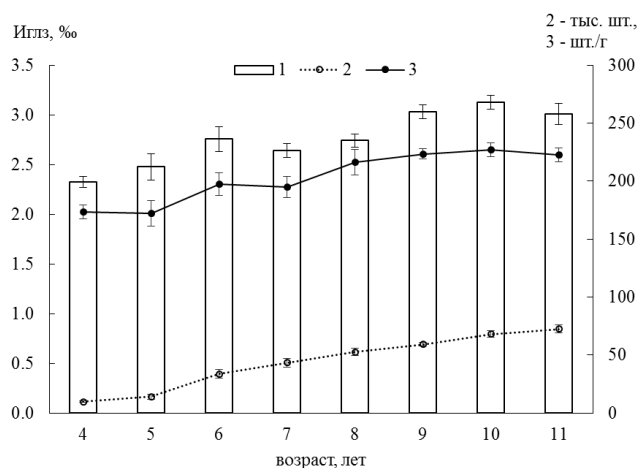


Рис. 2. Возрастная динамика Иглз и плодовитости у самок плотвы. 1 – Иглз, %; 2 – ИАП, тыс. шт., 3 – ИОП, шт./г.

Fig. 2. Age dynamics of Iph.t and fecundity in roach females. 1 – Iph.t, %, 2 – IAF, thousand eggs, 3 – IRF, eggs/g.

	Значения критерия Стьюдента (<i>tSt</i>)			Values of Student's t-test (<i>tSt</i>)			
I – II	9.34	8.02	0.38	6.35	1.15	2.77	38
II – III	14.63	13.64	2.66	8.19	0.06	7.13	51
III – IV	15.32	17.93	2.45	16.47	5.59	9.96	177

Примечание. Приведены значения средних арифметических и их стандартных ошибок. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные значения критерия Стьюдента для уровня значимости $p \leq 0.05$ при попарном сравнении различных размерных групп.

Note. Values of arithmetic means and their standard errors are given. The statistical significance of differences of means between the pairs of size groups assessed by Student's t-test at significance level $p \leq 0.05$ is marked in bold. Iph.t – index of pharyngeal teeth, IAF – the individual absolute fecundity, IRF – individual relative fecundity.

В исследованной выборке представлены рыбы с формулой глоточных зубов 5–5, 6–5 и всего 2 экз. имели формулу 6–6. Сравнение самок, имеющих в сумме 10 (формула 5–5) и 11 (формула 6–5) глоточных зубов на дужках, в каждой из размерных групп не выявило достоверных различий по Иглз, за исключением самых крупных рыб более 221 мм (табл. 2). Также у мелких особей (до 180 мм) по 10 зубов имели 4-летние самки, а среди имеющих

11 зубов встречались 5-летние, что привело к отличиям в возрасте внутри этой размерной группы. Все остальные показатели статистически достоверно не различались. Отметим, что ИАП и ИОП у мелких и средних самок с большим количеством зубов немного выше, чем – с меньшим, тогда как у самых крупных – плодовитость близка по величине, даже оказалась чуть ниже у самок, имеющих 11 зубов.

Таблица 2. Биологические показатели плотвы, имеющей по 10 или 11 зубов на глоточных дужках, из разных размерных групп

Table 2. Biological characteristics of roach with 10 or 11 pharyngeal teeth from the different size groups

Диапазон <i>l</i> , мм Range of <i>l</i> , mm	Кол-во глоточных зубов Pharyngeal teeth amount	<i>l</i> , мм <i>l</i> , mm	<i>m</i> , г <i>m</i> , g	Иглз, % Iph.t, %	ИАП, тыс. шт. IAF, thousand eggs	ИОП, шт./г IRF, eggs/g	Возраст, лет Age, years	<i>n</i>
141–180	10	154.00±6.70	55.80±6.95	2.36±0.12	8.37±1.94	144.5±18.05	4.00±0.00	3
	11	154.83±1.73	57.10±2.04	2.34±0.07	10.24±0.53	178.70±5.91	4.27±0.10	30
	<i>tSt</i>	0.12	0.18	0.11	0.92	1.80	2.80	
181–220	10	205.00±8.00	137.45±22.55	2.73±0.02	21.34±6.48	151.50±22.50	5.50±0.50	3
	11	507.73±3.17	146.03±6.06	2.59±0.10	26.42±1.90	179.59±8.68	6.47±0.32	15
	<i>tSt</i>	0.32	0.37	1.45	0.75	1.16	1.63	
221–313	10	258.50±4.15	283.31±15.77	2.77±0.08	64.81±5.11	225.80±6.82	9.56±0.33	16
	11	257.78±1.56	287.43±5.78	2.99±0.04	63.70±1.57	221.34±3.09	9.35±0.13	143
	<i>tSt</i>	0.16	0.25	2.55	0.21	0.60	0.61	

Примечание. Все обозначения, как в табл. 1.

Note. See Table 1.

На рисунке 3 хорошо видны особенности варьирования индивидуальных показателей плодовитости исследованных рыб в зависимости от параметров их Иглз в каждой размерной группе. Здесь подтверждаются зафиксированные ранее достоверное возрастание ИАП с увеличением длины тела от группы к группе, а также – высокие показатели ИОП у наиболее крупных рыб (табл. 1, рис. 2). Отмечена некоторая тенденция к повышению ИОП с ростом Иглз в группе самых крупных самок длиной 221–313 мм, чего нельзя сказать об ИАП.

В каждой из рассматриваемых размерных групп очень велик размах колебаний Иглз (рис. 1, 3). Мы разделили рыб по этому показателю согласно методике, предложенной Бакановым с соавторами [1987 (Bakanov et al., 1987)], следующим образом. Иглз, имеющие

величину выше, чем $x+0.67\sigma$ (где x – средняя арифметическая для данной группы, σ – стандартное отклонение) условно определили, как высокие (В.Иглз), а имеющие величину ниже $x-0.67\sigma$, как низкие (Н.Иглз). Так, в каждой размерной группе были выделены самки, имеющие высокие (области В) или низкие (области Н) индексы (рис. 1).

В результате сравнения между собой сначала средних значений Н.Иглз для разных размерных групп, а затем – В.Иглз, выявлено, что величины Н.Иглз, как и В.Иглз, достоверно возрастали с нарастанием длины тела, кроме В.Иглз при сопоставлении групп 181–220 мм и 221–313 мм (табл. 3). Возможно, отсутствие значимых различий здесь было связано с малым количеством рыб длиной 181–220 мм.

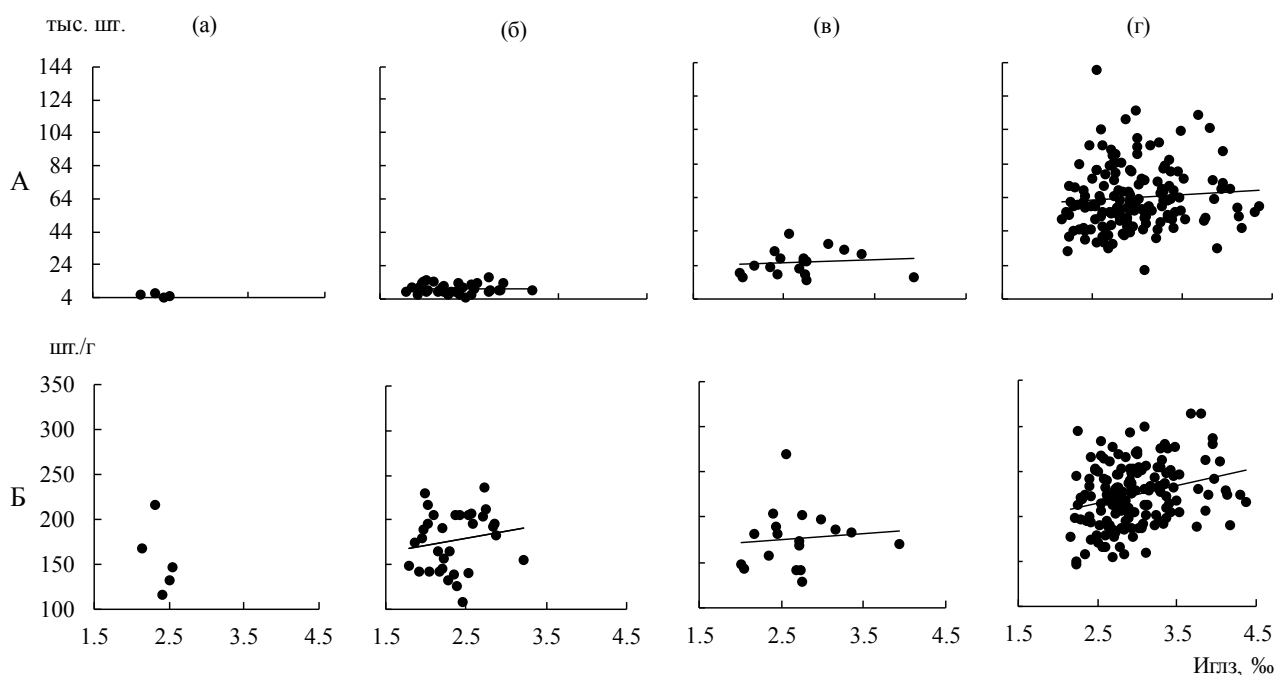


Рис. 3. Изменение плодовитости в зависимости от Иглз у самок плотвы разных размерных групп. А – ИАП, тыс. шт., Б – ИОП, шт./г. Размерные группы: (а) – 130–140 мм, (б) – 141–180 мм, (в) – 181–220 мм, (г) – 221–313 мм. Линия – линейный тренд.

Fig. 3. The change of fecundity depending on Iph.t, % in roach females of different size groups. A - IAF, thousand eggs, Б - IRF, eggs/g. Size groups: (а) – 130–140 mm, (б) – 141–180 mm, (в) – 181–220 mm, (г) – 221–313 mm. Line is a linear trend.

Таблица 3. Биологические показатели плотвы разных размерных групп, имеющей низкие (Н.Иглз, %) и высокие (В.Иглз, %) индексы глоточных зубов

Table 3. Biological characteristics of roach from the different size groups, having low (L.Iph.t) and high (H.Iph.t) index of pharyngeal teeth

Размерная группа Size group	Значения, % Н.Иглз и В.Иглз Value, % of L.Iph.t and H.Iph.t	Иглз, % Iph.t, %	l, мм l, mm	m, г m, g	ИАП, тыс. шт. IAF, thou- sand eggs	ИОП, шт./г IRF, eggs/g	Возраст, лет Age	n
Номер Number	Диапазон l, мм Range of l, mm							
I	141–180	Н.Иглз ≤ 2.11	1.96±0.03	156.50±2.38	60.73±2.94	11.14±0.92	4.10±0.10	10
		L.Iph.t ≤ 2.11						
		В.Иглз ≥ 2.58	2.82±0.07	154.88±4.18	55.95±4.97	10.97±1.11	4.25±0.16	8
		H.Iph.t ≥ 2.58						
	<i>tSt</i>		11.88	0.34	0.83	0.12	0.78	18
II	181–220	Н.Иглз ≤ 2.36	2.15±0.08	200.50±5.04	131.95±5.39	20.80±1.53	6.2±0.48	4
		L.Iph.t ≤ 2.36						
		В.Иглз ≥ 3.00	3.49±0.23	205.67±11.92	148.00±24.11	26.84±4.97	7.67±0.88	3
		H.Iph.t ≥ 3.00						
	<i>tSt</i>		5.43	0.40	0.65	1.16	1.41	7
III	221–313	Н.Иглз ≤ 2.65	2.45±0.02	255.26±2.88	284.88±10.10	61.39±3.14	8.93±0.25	43
		L.Iph.t ≤ 2.65						
		В.Иглз ≥ 3.28	3.62±0.05	259.03±2.42	276.26±8.27	66.28±2.75	10.05±0.16	39
		H.Iph.t ≥ 3.28						
	<i>tSt</i>		20.86	1.00	0.66	1.17	3.73	82

Значения *tSt* между группами с Н.Иглз (попарные сравнения)
Values of Student's t-test between groups with L.Iph.t (pairwise comparisons)

I – II	2.22	7.89	11.60	5.40	1.90	4.40	14
I – III	13.55	26.43	21.31	15.37	2.76	17.68	53
II – III	3.84	9.43	13.36	11.63	5.42	4.94	47

Значения *tSt* между группами с В.Иглз (попарные сравнения)
Values of Student's t-test between groups with H.Iph.t (pairwise comparisons)

I – II	2.74	4.02	3.74	3.12	1.75	3.81	11
I – III	9.59	21.56	22.84	18.62	4.37	25.35	47
II – III	0.58	4.39	5.03	6.94	8.27	2.66	42

Примечание. Все обозначения, как в табл. 1.

Note. See Table 1.

ИАП самок с низким индексом достоверно возрастала с увеличением *l* от мелких к крупным рыбам, равно как и ИОП – от средних к крупным. Для самок с высоким индексом характерна та же тенденция. Между тем, значения ИОП у мелких рыб (группа длиной 141–180 мм), как с высоким, так и с низким индексами, оказались даже несколько выше, чем у особей следующей размерной группы. Лишь самые крупные самки имели значительно более высокую ИОП.

При сопоставлении средней плодовитости особей с Н.Иглз и В.Иглз внутри каждой из размерных групп, обнаружены более высокие значения ИАП и ИОП у самок с высоким индексом, исключая лишь ИАП рыб группы 141–180 мм (табл. 3). Однако статистически достоверными были лишь различия по ИОП между выборками с Н.Иглз и В.Иглз в группе 221–313 мм.

Таблица 4. Биологические показатели медленно- (МР) и быстрорастущей (БР) плотвы разного возраста

Table 4. Biological characteristics of different age slow-growing (SG) and fast-growing (FG) females of roach

Возраст, лет Age, years	Значения <i>l</i> , мм MP и БР Value of <i>l</i> , mm SG and FG	<i>l</i> , мм <i>l</i> , mm	<i>m</i> , г <i>m</i> , g	Иглз, % Iph.t, %	ИАП, тыс. шт. IAF, thousand eggs	ИОП, шт./г IRF, eggs/g	<i>n</i>
4	MP ≤ 143	137.89±1.30	40.40±1.31	2.48±0.06	6.40±0.50	159.89±13.80	9
	SG ≤ 143						
	БР ≥ 161	167.27±2.98	74.70±5.60	2.30±0.09	13.91±1.42	185.18±10.09	11
	FG ≥ 161						
9	<i>tSt</i>	9.05	5.96	1.69	5.00	1.48	
	MP ≤ 246	239.00±2.58	232.20±10.75	2.98±0.13	52.15±2.86	224.83±8.40	10
	SG ≤ 246						
	БР ≥ 258	263.30±1.26	298.10±6.68	3.01±0.07	69.24±2.80	232.44±8.36	10
10	FG ≥ 258						
	<i>tSt</i>	8.47	5.21	0.20	4.27	0.64	
	MP ≤ 257	242.73±3.42	230.91±12.45	3.32±0.09	52.42±3.00	229.12±10.39	11
	SG ≤ 257						
11	БР ≥ 269	278.79±1.84	362.29±8.41	3.08±0.11	83.73±3.42	232.22±10.09	14
	FG ≥ 269						
	<i>tSt</i>	9.28	8.74	1.70	6.88	0.21	
	MP ≤ 261	255.00±0.98	267.70±5.06	3.20±0.22	55.69±2.09	208.14±6.90	10
11	SG ≤ 261						
	БР ≥ 280	287.00±1.48	389.36±7.60	2.85±0.11	95.36±3.17	245.92±9.74	11
	FG ≥ 280						
	<i>tSt</i>	18.01	13.32	1.38	10.46	3.17	

Примечание. Все обозначения, как в табл. 1.

Note. See Table 1.

Во всех группах самки с В.Иглз в среднем оказались старше, чем с Н.Иглз, в группе самых крупных, с *l* >221 мм, разница была достоверна. Поэтому провели сравнение внутри некоторых возрастных групп между быстро- и медленно растущими самками по Иглз и

плодовитости (табл. 4). Быстро- и медленно растущих самок в выбранных возрастных группах выделяли также как Н.Иглз и В.Иглз [Баканов и др., 1987 (Bakanov et al., 1987)]. Оказалось, что средние Иглз разных по темпу роста особей одного возраста достоверно не разли-

чались, причем почти во всех возрастных группах у мелких рыб Иглз оказались даже несколько выше, чем у крупных, за исключением рыб 9 лет, имевших почти одинаковые средние Иглз. Во всех возрастных группах плодовитость крупных самок была выше, чем мелких. Для ИАП различия достоверны, для

ОБСУЖДЕНИЕ

Для многих видов рыб установлено, что тип пищи влияет на морфологию и эффективность питания [Mittelbach et al., 1999; Bouton et al., 2002; Grubich, 2003]. Так, у *M. piceus* масса глоточных костей с зубами у рыб из группы, питавшейся мягкой пищей (коммерческим кормом для рыб), составляла всего 50.7% от рыб того же размера, питавшихся твердой пищей. Эта масса увеличивалась с размером рыб. Особи, питавшиеся улитками, имели среднюю стандартную длину и вес больше, чем те, которых кормили мягкой пищей, что авторы связали частично с неодинаковой пищевой ценностью продуктов питания [Hung et al., 2015]. У *Astatoreochromis alluaudi* (Cichlidae) зубы пойманных в природе моллюскоедов имели больший размер, чем у особей, выращенных на мягкой пище, [Huysseune, 1995].

В результате сравнения потребления речной дрейссены (*Dreissena polymorpha*) лещом (*Abramis brama*) (стандартная длина тела (SL) 155–298 мм), густерой (*Blicca bjoerkna*) (SL 128–246 мм) и плотвой (SL 146–235 мм) описана способность плотвы обрабатывать более крупную дрейссену, основанная на значительной силе дробления, которую могут оказывать ее крепкие и толстые глоточные челюсти. Для плотвы отмечены и самые высокие индивидуальные значения эффективности питания [Nagelkerke, Sibbing, 1996].

Описаны различия между моллюскоядной и растительноядной морфами плотвы по морфологическим параметрам второго зуба глоточных дуг, участвующего в переработке пищи [Касьянов и др., 1981 (Kas'yanov, et al., 1981); Касьянов, Изюмов, 1997 (Kas'yanov, Izyumov, 1997)]. В то же время было установлено, что плотва, питающаяся растительной пищей, имеет меньшие значения частоты встречаемости 6–5 формулы глоточных зубов в сравнении с популяциями, питающимися дрейссеной [Изюмов, 1981 (Izyumov, 1981); Касьянов и др., 1981 (Kas'yanov, et al., 1981)]. В настоящей работе автором не выявлено достоверных различий по Иглз у самок с формулой 5–5 и 6–5, исключая самых крупных рыб (табл. 2). Отсюда следует, что в группах мелких и средних по размерам рыб Иглз не зависит от количества зубов на глоточных дужках.

ИОП они достоверны лишь у 11-летних рыб. Здесь следует упомянуть, что рассчитанная для всех исследованных рыб корреляция ИАП с возрастом довольно высока ($r=0.83$), тогда как ИОП слабо зависит от этого показателя ($r=0.45$).

Так, глоточные дужки, несущие в сумме по 11 зубов, могут быть мельче по размеру и относительной массе в сравнении с несущими по 10 зубов, о чем свидетельствуют и более высокие Иглз у рыб с 10 зубами. Скорее всего, это обусловлено тем, что глоточная дужка значительно более массивна в сравнении с зубами.

Оценка уровня плодовитости с увеличением возраста и длины тела самок показала статистически достоверное повышение от 4-х летних к 6-летним, затем – к старшим 9–10 лет особям (рис. 2), а также – прирост ИАП во всех размерных группах и ИОП у самых крупных рыб (табл. 1, рис. 3).

Плодовитость в основном также возрастала, как у рыб с Н.Иглз, так и с В.Иглз, с увеличением размеров самок (табл. 3). Однако тот факт, что внутри исследованных размерных групп в большинстве случаев, исключая лишь самых крупных самок, плодовитость самок с В.Иглз и Н.Иглз различалась статистически незначимо, свидетельствует об отсутствии прямой зависимости плодовитости от Иглз. Можно лишь отметить некоторую тенденцию к этому. Так, у мелких растительноядных рыб ИАП самок с Н.Иглз даже немного выше, чем с В.Иглз, но все же у более крупных моллюскоядных рыб плодовитость групп с относительно большими зубами несколько выше, хотя эти различия статистически недостоверны.

Скорее всего, описанная тенденция роста плодовитости вызвана не увеличением Иглз (как Н.Иглз, так и В.Иглз), а увеличением размеров самок.

Таким образом, сравнение средних показателей Иглз показало их прирост с увеличением возраста (рис. 2), длины тела (табл. 1). Повышались также Н.Иглз и В.Иглз от мелких к крупным рыбам (табл. 3). Однако следует обратить внимание на то, что внутри возрастных групп медленнорастущие самки имели более высокие или в 9 лет почти равные индексы по сравнению с крупными быстрорастущими. При этом плодовитость медленнорастущих самок была ниже для всех возрастов (табл. 4). Это свидетельствует об отсутствии прямой связи Иглз с уровнем плодовитости у исследованной выборки самок плотвы.

Полагаем, что выявленные тенденции изменения параметров плодовитости самок плотвы можно объяснить их физиологическим состоянием. Так, ранее нами было показано, что в онтогенезе плотвы увеличиваются жирность мышц и гонад, плодовитость и диаметр икры [Комова, 2005; 2014 (Komova, 2005, 2014); Komova, 2016]. Отмечалась очень высокая вариабельность липидных фракций в мышцах и гонадах самок длиной от 170 до 217 мм. Также зарегистрировано значительное увеличение ИАП, ИОП, диаметра и массы одной икринки у самок плотвы в выборке с длиной тела 181–225 мм и массой 101–200 г. Эти факты объясняли, с одной стороны, наличием в этой группе, включающей средних по размерам, массе и возрасту особей с разным типом

питания, как менее жирных растительноядных, так и более жирных моллюскоядных, а также, с другой стороны, увеличением масштабов генеративного обмена у этих средневозрастных рыб. Гонады самок длиной более 220 мм были богаче общими липидами и триацилглицеринами (ТАГЦ). Самый высокий уровень общих липидов и много ТАГЦ в гонадах, а также максимальная доля ТАГЦ в мышцах, обнаружены у самок размерной группы 261–280 мм.

С увеличением длины тела ИАП достоверно возрастала. ИОП у самых крупных особей также была значительно выше. Эти крупные самки были моллюскоядными и питались более калорийным кормом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из проанализированных нами материалов следует, что увеличение относительной массы глоточных зубов, при значительных колебаниях этого показателя, в целом, скорее всего, связано не только с переходом на питание моллюсками, но и с ростом общей массы тела и увеличением длины рыб. В свою очередь, рост плодовитости не зависит напрямую от величины глоточных зубов, а обусловлен

увеличением масштабов генеративного обмена от впервые созревших рыб к более крупным особям среднего возраста, имеющим наиболее высокий его уровень.

Представленные материалы не позволили выявить закономерную связь абсолютной и относительной плодовитости плотвы с относительной массой ее глоточных зубов.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннерестующей салаки / Ред. Никольский Г.В. М.: Наука, 1969. 291 с.
- Баканов А.И., Кияшко В.И., Сметанин М.М., Стрельников А.С. Уровень развития кормовой базы и рост рыб // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 4. С. 609–617.
- Белогуров А.Я. Смена глоточных зубов у сазана, воблы и леща // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития / Ред. Васнецов В.В. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 144–181.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1949. С. 467–925.
- Володин В.М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1963. Т. 3. Вып. 2 (27). С. 266–274.
- Володин В.М. Плодовитость массовых видов рыб Рыбинского водохранилища. 3. Плодовитость плотвы // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1982. № 54. С. 47–52.
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Лёвин Б.А., Лёвина М.А., Комова Н.И., Касьянов Н. А., Изюмов Ю.Г. Плотва // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Герасимов Ю.Г. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 263–293.
- Изюмов Ю.Г. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* L. в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1981. № 50. С. 65–68.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* (L.) оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 546–548.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища / Ред. Прокофьев Н.П. Ярославль: ИБВВ РАН, 1997. С. 132–152.
- Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 4. С. 595–599.
- Комова Н.И. Внутривидовые особенности морфофункциональных и биохимических показателей фитофильных рыб Рыбинского водохранилища // Дисс. ...канд. биол. наук. Борок, 2005. 186 с.
- Комова Н.И. Изменения плодовитости плотвы Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2014. № 2. С. 22–26.

- Комова Н.И., Изюмов Ю.Г. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Ярославский педагогический вестник. 2012. № 2. Т. III. С. 70–74.
- Ланге Н.О. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // Морфо-экологический анализ развития рыб / Ред. Дислер Н.Н. М.: Наука, 1967. С. 163–177.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. Структура вида *Rutilus rutilus* в бассейне Каспийского моря // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 7. С. 1024–1031.
- Поддубный А.Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Биология рыб Волжских водохранилищ. Труды ИБВВ АН СССР. М.-Л.: Наука, 1966. Вып. 10 (13). С. 131–138.
- Яковлев В.Н. “Индустриальная раса” плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 6. С. 81–85.
- Berkovitz B., Shellis P. Osteichthyes. Chapter 4 // The teeth of non-mammalian vertebrates. Amsterdam, Boston: Academic Press, 2017. P. 43–113. DOI: 10.1016/B978-0-12-802850-6.00004-7
- Bolotovskiy A.A., Levin B.A. Effect of thyroid hormones on the development of pharyngeal dentition in roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) // Journal of Ichthyology. 2011. Vol. 51. № 6. P. 474–483. DOI: 10.1134/S0032945211040035
- Bouton N., Witte F., van Alphen J.M. Experimental evidence for adaptive phenotypic plasticity in a rock-dwelling cichlid fish from Lake Victoria // Biol. J. Linnean Soc. 2002. Vol. 77. № 2. P. 185–192. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2002.00093.x
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. The effect of an alternating electromagnetic field upon early development in roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 5. P. 409–415. DOI: 10.1134/S0032945209050075
- Eastman J.T., Underhill J.C. Intraspecific variation in the pharyngeal tooth formulae of some cyprinid fishes // Copeia. 1973. № 1. P. 45–53.
- Grubich, J. Morphological convergence of pharyngeal jaw structure in durophagous perciform fish // Biol. J. Linnean Soc. 2003. Vol. 80. № 1. P. 147–165. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2003.00231.x
- Hulsey C.D., Roberts R.J., Lin A.S.P., Guldberg R., Streelman J.T. Convergence in a mechanically complex phenotype: detecting structural adaptations for crushing in cichlid fish // Evolution. 2008. Vol. 62. № 7. P. 1587–1599. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00384.x.
- Hung N.M., Ryan T.M., Stauffer Jr. J.R., Madsen H. Does hardness of food affect the development of pharyngeal teeth of the black carp, *Mylopharyngodon piceus* (Pisces: Cyprinidae)? // Biological Control. 2015. Vol. 80. P. 156–159.
- Huysseune A. Phenotypic plasticity in the lower pharyngeal jaw dentition of *Astatoreochromis alluaudi* (Teleostei: Cichlidae) // Arch. Oral Biol. 1995. Vol. 40. № 11. P. 1005–1014.
- Hyatt K.D. Feeding strategy // Fish physiology. Vol. VIII. Bioenergetics and Growth / Edited by Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. New York, San Francisco, London: Academic Press, 1979. P. 71–119.
- Komova N.I. Comparative Analysis of Generative Parameters of the Roach *Rutilus rutilus* (L., 1758) in the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2016. Vol. 9. № 3. P. 289–296. DOI: 10.1134/S1995082916030093
- Mittelbach G.G., Osenberg C.W., Wainwright P.C. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: phenotypic plasticity or evolution? // Evol. Ecol. Res. 1999. Vol. 1. P. 111–128.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior // Can. J. Fish. Aq. Sci. 1996. Vol. 53. № 12. P. 2847–2861.
- Nakajima T. Development of pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus anguillicaudatus* and *Cobitis biwa*, with a consideration of evolution of cypriniform dentitions // Copeia. 1987. № 1. P. 208–213.
- Shatunovskii M.I., Ruban G.I. Ecological aspects of age related dynamics of fish reproductive parameters // Russian Journal of Ecology. 2009. Vol. 40. № 5. P. 320–327. DOI: 10.1134/S1067413609050038
- Shkil F.N., Levin B.A. On inheritance of the number of pharyngeal tooth rows in a large African barb *Barbus intermedius* // Journal of Ichthyology. 2008. Vol. 48. № 8. P. 686–690. DOI: 10.1134/S0032945208080183
- Tolmacheva Yu.P. Structure of the Mouth Opening and Pharyngeal Apparatus in Three Species of Baikal Cottoidei in Relation to Their Feeding // Journal of Ichthyology. 2010. Vol. 50. № 1. P. 65–72. DOI: 10.1134/S003294521001008X
- Trapani J.A morphometric analysis of polymorphism in the pharyngeal dentition of *Cichlasoma minckleyi* (Teleostei: Cichlidae) // Arch. Oral. Biol. 2004. Vol. 49. № 10. P. 825–835.
- Wainwright P.C. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus // Fish Physiology: Fish Biomechanics. Vol. 23 / Editors: Shadwick R., Lauder G. Academic Press. 2006. 560p.
- Zhokhov A.E. The study of the transition of cyprinidae fish to feeding on mollusk *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir using parasite *Aspidogaster* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) // Journal of Ichthyology. 2001. Vol. 41. № 8. P. 620–624.

REFERENCES

- Anokhina L.E. 1969. Zakonomernosti izmeneniya plodovitosti ryb na primere vesenne- i osennenerestuyushey salaki [Regularities of fecundity in fishes after the example of baltic herring] / Red. Nikol'skiy G.V. M.: Nauka. 291 s. [In Russian]

- Bakanov A.I., Kiyashko V.I., Smetanin M.M., Strel'nikov A.S. 1987. Uroven razvitiya kormovoy bazy i rost ryb [The level of development of the food base and the growth of fish] // Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]. T. 27. № 4. S. 609–617. [In Russian]
- Belogurov A.Ya. 1948. Smena glotochnykh zubov u sazana, vobly i lescha [Change of pharyngeal teeth in carp, caspian roach and bream] // Morfologicheskie osobennosti, opredelyayushchie pitaniye lescha, vobly i sazana na vsekh stadiyakh razvitiya / Red. Vasnetsov V.V. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. S. 144–181. [In Russian]
- Berg L.S. 1949. Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran [Freshwater fish of the USSR and neighboring countries]. Ch. 2. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. S. 467–925. [In Russian]
- Berkovitz B., Shellis P. Osteichthyes. Chapter 4 // The teeth of non-mammalian vertebrates. Amsterdam, Boston: Academic Press, 2017. P. 43–113. DOI: 10.1016/B978-0-12-802850-6.00004-7
- Bolotovskiy A.A., Levin B.A. Effect of thyroid hormones on the development of pharyngeal dentition in roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) // Journal of Ichthyology. 2011. Vol. 51. № 6. P. 474–483. DOI: 10.1134/S0032945211040035
- Bouton N., Witte F., van Alphen J.M. Experimental evidence for adaptive phenotypic plasticity in a rock-dwelling cichlid fish from Lake Victoria // Biol. J. Linnean Soc. 2002. Vol. 77. № 2. P. 185–192. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2002.00093.x
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. The effect of an alternating electromagnetic field upon early development in roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Journal of Ichthyology. 2009. Vol. 49. № 5. P. 409–415. DOI: 10.1134/S0032945209050075
- Eastman J.T., Underhill J.C. Intraspecific variation in the pharyngeal tooth formulae of some cyprinid fishes // Copeia. 1973. № 1. P. 45–53.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A., Levin B.A., Levina M.A., Komova N.I., Kas'yanov N.A., Izyumov Yu.G. 2015. Plotva [Roach] // Ryby Rybinskogo vodokhranilisha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Rybinsk reservoir fish: population dynamics and ecology] / Red. Gerasimov Yu.V. Yaroslavl: Filigran. S. 263–293. [In Russian]
- Grubich, J. Morphological convergence of pharyngeal jaw structure in durophagous perciform fish // Biol. J. Linnean Soc. 2003. Vol. 80. № 1. P. 147–165. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2003.00231.x
- Hulsey C.D., Roberts R.J., Lin A.S.P., Guldborg R., Streelman J.T. Convergence in a mechanically complex phenotype: detecting structural adaptations for crushing in cichlid fish // Evolution. 2008. Vol. 62. № 7. P. 1587–1599. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00384.x.
- Hung N.M., Ryan T.M., Stauffer Jr. J.R., Madsen H. Does hardness of food affect the development of pharyngeal teeth of the black carp, *Mylopharyngodon piceus* (Pisces: Cyprinidae)? // Biological Control. 2015. Vol. 80. P. 156–159.
- Huyseune. A. Phenotypic plasticity in the lower pharyngeal jaw dentition of *Astatoreochromis alluaudi* (Teleostei: Cichlidae) // Arch. Oral Biol. 1995. Vol. 40. № 11. P. 1005–1014.
- Hyatt K.D. Feeding strategy // Fish physiology. Vol. VIII. Bioenergetics and Growth / Edited by Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. New York, San Francisco, London: Academic Press, 1979. P. 71–119.
- Izyumov Yu.G. 1981. Ekologicheskie morfy plotvy *Rutilus rutilus* L. v Rybinskom vodokhranilische [Ecological morphs of roach *Rutilus rutilus* L. in the Rybinsk reservoir] // Biologiya vnutrennikh vod: Inform. byul. L.: Nauka. № 50. S. 65–68. [In Russian]
- Kas'yanov A.N., Izyumov Yu.G. 1995. K izucheniyu rosta i morfologii plotvy *Rutilus rutilus* (L.) oz. Plescheevo v svyazi s vseleniem dreyssey [To study the growth and morphology of roach *Rutilus rutilus* (L.) oz. Pleshcheyevo in connection with the introduction of dreissena] // Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]. T. 35. № 4. S. 546–548. [In Russian]
- Kas'yanov A.N., Izyumov Yu.G. 1997. Izmenchivost plotvy *Rutilus rutilus* (L.) v Rybinskom vodokhranilische [Variability of roach *Rutilus rutilus* (L.) in the Rybinsk reservoir] // Sovremennoe sostoyaniye rybnikh zapasov Rybinskogo vodokhranilisha / Red. Prokof'ev N.P. Yaroslavl: IBVV RAN. S. 132–152. [In Russian]
- Kas'yanov A.N., Yakovlev V.N., Izyumov Yu.G., Zhigareva N.N. 1981. Izmenchivost glotochnykh zubov plotvy *Rutilus rutilus* (L.) v zavisimosti ot tipa pitaniya [Variability of pharyngeal teeth of roach *Rutilus rutilus* (L.), depending on the type of food] // Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]. T. 21. № 4. S. 595–599. [In Russian]
- Komova N.I. 2005. Vnutrividovye osobennosti morfofunktsionalnykh i biokhimicheskikh pokazateley fitofilnykh ryb Rybinskogo vodokhranilisha [Intraspecific features of morphofunctional and biochemical indicators of phytophilous fish of the Rybinsk reservoir] // Diss. ...kand. biol. nauk. Borok. 186 s. [In Russian]
- Komova N.I. 2014. Izmeneniya plodovitosti plotvy Volzhskogo plesa Rybinskogo vodokhranilisha [Changes in the fecundity of the roach in the Volga reach of the Rybinsk reservoir] // Rybnoe khozyaystvo. № 2. S. 22–26. [In Russian]
- Komova N.I., Izyumov Yu.G. 2012. Lineynyi rost plotvy *Rutilus rutilus* (L.) Volzhskogo plesa Rybinskogo vodokhranilisha [Linear growth of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in the Volga reach of the Rybinsk reservoir] // Yaroslavskiy pedagogicheskiy vestnik [Yaroslavl pedagogical bulletin]. № 2. T. III. S. 70–74. [In Russian]
- Lange N.O. 1967. Stroenie i razvitie glotochnykh zubov plotvy, vobly i tarani v svyazi s osobennostyami ikh ekologii [Structure and development of pharyngeal teeth in roach, caspian roach, and azov roach in relation to specific features of their ecology] // Morfo-ekologicheskiy analiz razvitiya ryb. / Red. Disler N.N. M.: Nauka. S. 163–177. [In Russian]

- Mironovskii A.N., Kas'yanov A.N. 1986. Struktura vida *Rutilus rutilus* v bassejne Kaspiyskogo morya [Structure of the species *Rutilus rutilus* in the basin of the Caspian Sea] // Zool. zhurn. [Russian Journal of Zoology]. T. 65. Vyp. 7. S. 1024–1031. [In Russian]
- Mittelbach G.G., Osenberg C.W., Wainwright P.C. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: phenotypic plasticity or evolution? // *Evol. Ecol. Res.* 1999. Vol. 1. P. 111–128.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior // *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 1996. Vol. 53. № 12. P. 2847–2861.
- Nakajima T. Development of pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus anguillicaudatus* and *Cobitis biwae*, with a consideration of evolution of cypriniform dentitions // *Copeia*. 1987. № 1. P. 208–213.
- Poddubnyi A.G. 1966. Ob adaptivnom otvete populyatsii plotvy na izmenenie usloviy obitaniya [On the adaptive response of the roach population to changes in habitat conditions] // *Biologiya ryb Volzhskikh vodokhranilishch* [Biology of fish in the Volga reservoirs]. Tr. IBVV AN SSSR. M.-L.: Nauka. Vyp. 10 (13). S. 131–138. [In Russian]
- Shatunovskii M.I., Ruban G.I. Ecological aspects of age related dynamics of fish reproductive parameters // *Russian Journal of Ecology*. 2009. Vol. 40. № 5. P. 320–327. DOI: 10.1134/S1067413609050038
- Shkil F.N., Levin B.A. On inheritance of the number of pharyngeal tooth rows in a large African barb *Barbus intermedius* // *Journal of Ichthyology*. 2008. Vol. 48. № 8. P. 686–690. DOI: 10.1134/S0032945208080183
- Tolmacheva Yu.P. Structure of the Mouth Opening and Pharyngeal Apparatus in Three Species of Baikal Cottoidei in Relation to Their Feeding // *Journal of Ichthyology*. 2010. Vol. 50. № 1. P. 65–72. DOI: 10.1134/S003294521001008X
- Trapani J.A morphometric analysis of polymorphism in the pharyngeal dentition of *Cichlasoma minckleyi* (Teleostei: Cichlidae) // *Arch. Oral. Biol.* 2004. Vol. 49. № 10. P. 825–835.
- Volodin V.M. 1963. Plodovitost plotvy *Rutilus rutilus* (L.) v Rybinskom vodokhranilische [Fecundity of roach *Rutilus rutilus* (L.) in the Rybinsk reservoir] // *Voprosy ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. T. 3. № 2(27). S. 266–274. [In Russian]
- Volodin V.M. 1982. Plodovitost massovykh vidov ryb Rybinskogo vodokhranilisha. 3. Plodovitost plotvy [Fecundity of mass fish species of the Rybinsk reservoir. 3. Fecundity of roach] // *Biologiya vnutrennikh vod: Inform. byul. L.: Nauka*. № 54. S. 47–52. [In Russian]
- Wainwright P.C. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus // *Fish Physiology: Fish Biomechanics*. Vol. 23 / Editors: Shadwick R., Lauder G. Academic Press. 2006. 560p.
- Yakovlev V.N. 1992. “Industrial’naya rasa” plotvy *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) [“The industrial race” of roach *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae)] // *Zool. zhurn.* [Russian Journal of Zoology]. T. 71. Vyp. 6. S. 81–85. [In Russian]
- Zhokhov A.E. The study of the transition of cyprinidae fish to feeding on mollusk *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir using parasite *Aspidogaster* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) // *Journal of Ichthyology*. 2001. Vol. 41. № 8. P. 620–624.

FECUNDITY PROBABLY CORRELATES WITH THE MASS OF PHARYNGEAL TEETH IN ROACH *RUTILUS RUTILUS* (L., 1758) (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)

N. I. Komova¹, A. V. Komova²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: komova@ibiw.yaroslavl.ru*

²*National Research Centre “Kurchatov Institute”, 123182, Moscow, Akademika Kurchatova sq., 1*

The roach of medium and large size has rather massive pharyngeal teeth (the pharyngeal jaw with teeth on it) that allows it to eat molluscs. This fish grows better and has more lipids in its muscles and gonads, the fecundity of the females is higher. The article includes the results of the study of pharyngeal teeth index (Iph.t, %) in roach. The index has been calculated as a share of pharyngeal teeth mass in the total body weight (viscera excluded). A large variability of Iph.t in the individuals of the similar body length was found. The correlation of Iph.t with absolute (IAF, thousand eggs) and relative (IRF, eggs/g) fecundity of roach was also studied. It was found that within various size groups in medium and large females able to eat molluscs, the individuals with relatively high Iph.t had higher fecundity in comparison with those having lesser pharyngeal teeth. Nevertheless, the direct correlation between the characteristics has not been found.

Keywords: roach *Rutilus rutilus*, pharyngeal teeth, absolute fecundity and relative fecundity

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ВОЛЖСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* ПО ИОННЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

Р. А. Запруднова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: rimma@ibiw.yaroslavl.ru

С позиции представлений о стрессе проанализирована диагностическая значимость ионных показателей у рыб (концентрации катионов в тканях, обменных процессов между организмом и водой, ионотранспортных потоков в клетку), выделены 3 основных этапа в развитии патологических изменений в системе водно-солевого равновесия: гиперсинхронизация, ареактивность и собственно (настоящая) патология. В течение более чем 30-ти летнего мониторинга ионной регуляции леща бассейна Волги (Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское, Ивановское, Углическое водохранилища и Белое озеро) выявлена относительная однородность основной части исследуемого материала. У рыб, отловленных в местах повышенного загрязнения, как правило, отмечалось увеличение индивидуальной вариабельности изучаемых показателей. Кроме того, возможно как повышение ионных концентрационных градиентов на мембране клеток и тканей, так и обратимое (реже – необратимое) их снижение и усиление (реже – ослабление) активных ионотранспортных процессов. Обоснован вывод о нормальной жизнеспособности леща в бассейне р. Волги и о наличии в окружающей среде стрессовых факторов, которые не являются чрезмерными. Полученные данные позволяют прогнозировать возможность ухудшения состояния рыб в условиях роста антропогенной нагрузки на водоемы. Исследование леща в природных условиях подтвердило предложенную ранее на основе экспериментальных данных концепцию двух стратегий адаптации, используемых рыбами при воздействии стрессоров разной силы и длительности: активной и пассивной, состоящих, соответственно, в повышении и снижении уровня неравновесности (энергетики) организма.

Ключевые слова: Волжские популяции леща, концентрация катионов в тканях, ионный транспорт, стресс.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10022

ВВЕДЕНИЕ

Современная экологическая обстановка в континентальных водоемах

Изменения во внешней среде, происходящие под действием человека, столь велики, что позволяют нередко говорить об экоциде. К числу наиболее вредных веществ, попадающих в водоемы, относятся искусственные токсические соединения, оказывающие негативное влияние на организм в микродозах. Рыбы зачастую являются конечным звеном трофической цепи и поэтому постоянно накапливают различные токсические вещества. Однако изменения привычных абиотических (температуры, солености, ионного состава, содержания кислорода и других) факторов также могут оказывать негативное действие. В результате указанных причин в водоемах (особенно континентальных) наблюдается уменьшение численности рыб, снижение их способности к воспроизводству и сопротивляемости заболеваниям. В настоящее время опубликовано много работ, в которых гидрологическими, гидрохимическими, гидробиологическими, ихтиологическими, паразитологическими и другими методами обосновано неблагоприятное экологическое состояние многих континентальных водоемов нашей страны, начиная от Заполярья и кончая южными бассейнами.

Например, Е.А. Цепкин с соавторами [Цепкин, 1995 (Tsepkin, 1995); Соколов, Цепкин, 2000 (Sokolov, Tsepkin, 2000)], изучая изменение промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии, приходят к выводу, что самое большое воздействие на ихтиофауну оказали антропогенные факторы, что выразилось в резком сокращении ареалов, численности и глубоких, часто необратимых изменениях популяционной структуры промысловых видов рыб. Рассмотрим экологическое состояние Волжского бассейна. Известно [Лукьяненко, 1996 (Luk'yanenko, 1996)], что среднегодовая токсическая нагрузка на экосистему Волги в несколько раз превосходит таковую на экосистемы других регионов России. Территория бассейна р. Волги составляет примерно 8% площади РФ, но на этой территории сконцентрировано 45% промышленного потенциала страны и производится около 50% сельскохозяйственной продукции. Наиболее загрязнены различными токсическими соединениями вода и грунты Волги около крупных промышленных центров. В рыбе, беспозвоночных животных и растениях, обитающих вблизи этих мест, обнаружено увеличенное количество токсических веществ [Баканов, Флеров, 1996 (Bakanov, Flerov,

1996); Баканов и др., 2000 (Bakanov et al., 2000); Бисеров и др., 1990 (Biserov et al., 1990); Гапеева, 1993 (Gapeeva, 1993); Герман, Козловская, 2001 (German, Kozlovskaya, 2001); Козловская, Герман, 1997 (Kozlovskaya, German, 1997); Флеров, Королева, 1999 (Flerov, Koroleva, 1999); Флеров и др., 2000 (Flerov et al., 2000); Экологические проблемы..., 2001 (Ekologicheskie problem..., 2001)]. Кроме того, в местах повышенного загрязнения наиболее часты случаи ихтиопатологии [Аршаница и др., 1996 (Arshanitsa et al., 1996)], высокий уровень зараженности рыб цестодами, стойкие очаги дифиллоботриоза, лигуллоидоза, высокая встречаемость морфологических аберраций у личинок рыб [Евланов, 1989 (Evlanov, 1989); Евланов и др., 1999 (Evlanov et al., 1999); Куперман и др., 1997 (Kuperman et al., 1997); Современная экологическая ситуация..., 2000 (Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya..., 2000); Экологические проблемы..., 2001 (Ekologicheskie problem..., 2001)]. На конец 80-х приходился всплеск заболевания осетровых Волги и Каспия, характеризующегося, главным образом, поражением мышечной ткани и известного под названием миопатия (расслоение мышц), нередко рассматриваемого как кумулятивный политоксикоз [Лукьяненко, 1990 (Luk'yanenko, 1990)]. Однако по результатам морфологических, ихтиопатологических и биохимических обследований осетровых из Волги и Каспия, проведенных в 90-е годы [Васильев, Лукьяненко, 1997 (Vasil'ev, Luk'yanenko, 1997); Осетровые на рубеже..., 2000 (Osetrovye na rubezhe..., 2000)] можно говорить о неблагоприятной экологической обстановке осетровых в морской и речной периоды жизни и в последующие годы. Более того, симптомы миопатии обнаружены не только у осетровых, но и у костистых рыб Волги. При этом хищники поражены болезнью сильнее, чем планктофаги [Евгеньева и др., 2000 (Evgen'eva et al., 2000)]. По результатам ихтиопатологического исследования леща бассейна Верхней и Средней Волги, проведенного в конце 90-х гг. [Аршаница и др., 1998 (Arshanitsa et al., 1998)] Рыбинское водохранилище отнесено к слабо и среднезагрязненным, Горьковское, Углическое, Ивановское – к слабозагрязненным. Наиболее загрязненной считается Средняя и Нижняя Волга, а из водохранилищ: Чебоксарское и Куйбышевское. Убедительным доказательством загрязнения водоема считается массовое заболевание рыб, принимающее характер эпизоотий. У леща из Куйбышевского водохранилища (ниже впадения р. Камы) наблюдалось массовое заболева-

ние лигуллидозом. По результатам паразитологических исследований, проведенных в 70-80-90-е гг. Куйбышевское водохранилище отнесено к наиболее стойкому очагу диграммоза, имеющего антропогенное происхождение [Евланов, 1989 (Evlanov, 1989); Куперман и др., 1997 (Kuperman et al., 1997)]. В последующие годы экологическая ситуация в водоеме продолжала ухудшаться. В связи с обнаруженными в 90-е гг. многочисленными морфологическими аберрациями и патологоморфологическими отклонениями практически во всех жизненно важных органах у личинок рыб, обитающих в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах [Евланов и др., 1999 (Evlanov et al., 1999)], сделан вывод о возникшей угрозе для процесса естественного воспроизводства рыб в этих водоемах под влияние хронически действующих поллютантов. В Куйбышевском водохранилище, например, фиксировались повышенные содержания фенола, нефтепродуктов, соединений меди, хлорорганических пестицидов. В устье Камы диагностировалась максимально высокая токсичность воды. Исследование стерляди бассейна Волги выявило наиболее сильное поражение митохондрий различных тканей у рыб из Куйбышевского водохранилища [Балабанова, 2008 (Balabanova, 2008)]. В Горьковском водохранилище к наиболее загрязненному относятся районы между Рыбинском и Ярославлем и ниже Ярославля [Сметанин, Шихова, 2000 (Smetanin, Shikhova, 2000)]; Современная экологическая ситуация в Рыбинском..., 2000 (Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya v Rybinskom..., 2000); Шихова, 2001 (Shikhova, 2001)].

Экологическое состояние Рыбинского водохранилища ухудшилось после аварии на Череповецком металлургическом комбинате зимой 1986-1987 гг. Промышленные сточные воды негативно повлияли на всю экосистему: микробиологическую обстановку, растительность, зоопланктон, бентос, ихтиофауну [Влияние стоков Череповецкого..., 1990 (Vliyanie stokov Cherepovetskogo..., 1990)]. В местах повышенного загрязнения отмечалась массовая гибель рыб, сокращение их численности, нарушение половой системы, снижение сопротивляемости к заболеваниям и др. В качестве остаточных явлений произошедшей аварии рассматривается снижение в середине 90-х годов в Рыбинском водохранилище численности бентофагов и среди них леща – одного из главных промысловых видов. Хотя в Рыбинском водохранилище к числу наиболее загрязненных участков относится Шекснинский

плес и, главным образом, места наиболее приближенные к Череповцу, загрязненные сточными водами промышленных предприятий АО «Северсталь», «Азот» и др., однако в Волжском плесе по результатам гидрохимических, ихтиопатологических и паразитологических и др. исследований к загрязненным можно отнести район Коприно (старое русло реки Волги). Например, в тканях леща, отловленного в этом районе в начале 90-х годов, регистрировали высокий уровень органических токсических веществ [Мартемьянов, 1994 (Martem'yanov, 1994)], а в полихетах примерно в это же время – ртуты [Гапеева, 1993 (Gapeeva, 1993)]. В конце 90-х гг. у леща из района Коприно было отмечено повышение уровня заболеваний [Аршаница и др., 1998 (Arshanitsa et al., 1998)], а у беспозвоночных значительно чаще встречалась патология в развитии органов и тканей [Макрушин, Запруднова, 2000 (Makrushin, Zaprudnova, 2000)]. В работах по биотестированию установлено, что донные отложения из района Коприно обладают наибольшей токсичностью в сравнении с таковыми из других мест Рыбинского водохранилища [Баканов и др., 2000 (Bakanov et al., 2000)].

В 1998 г. была принята федеральная целевая программа для восстановления и предотвращения деградации природных комплексов Волжского бассейна «Возрождение Волги», которая выявила особые сложности водной экосистемы реки и ее водохранилищ. Осуществление природоохранных мероприятий в рамках программы оказало определенные воздействия на улучшение экологической обстановки в бассейне р. Волги. Сброс загрязненных сточных вод в 2000 г. в сравнении с 1995 г. уменьшился на 843 млн. м³. Указанная программа продолжена в 2002–2010 и продолжается в 2012–2020 в рамках других федеральных программ, направленных на решение экологических проблем окружающей среды. Однако напряженная экологическая обстановка в бассейне Волги сохраняется и в 21 веке. Сложная экологическая ситуация складывается в районе Куйбышевского водохранилища. По результатам гидрохимических, токсикологических, ихтиопатологических, иммунологических, паразитологических и др. гидробиологических и биохимических характеристик выявлено неблагополучие в отдельных частях Рыбинского водохранилища и в некоторых других участках Волжского бассейна [Балабанова, 2008 (Balabanova, 2008); Кузнецов, 2007 (Kuznetsov, 2007); Ложкина и др., 2017 (Lozhkina et al., 2017); Силкина, Микряков, 2017 (Silkina, Mikryakov, 2017); Силкина и др.,

2012 (Silkina et al., 2012); Степанова, Микряков, 2015 (Stepanova, Mikryakov, 2015); Хамитова, 2017 (Khamitova, 2017); Чуйко и др., 2010 (Chuyko et al., 2010); Юрченко, 2013 (Yurchenko, 2013)]. При ФАНО России создан научно-технический совет в целях координации и контроля реализации работ по разработке Концепции снижения диффузного стока загрязняющих веществ в рамках реализации приоритетного проекта «Сохранение и предотвращение загрязнения реки Волги» на период 2018–2019 г. Несколько учреждений, подведомственных ФАНО, включая ИБВВ РАН, будут выполнять поисковые исследования по разработке Концепции.

Совершенно очевидно, что решение такой задачи, как сохранение и восстановление запасов промысловых рыб невозможно только на основе феноменологических и статистических ихтиологических исследований. Требуется всестороннее изучение физиологии и биохимии основных объектов промысла и рыбоводства, выявление общих закономерностей и механизмов взаимодействия рыб с основными биотическими и абиотическими факторами водной среды, включая повреждающие. Весьма плодотворным при решении проблем устойчивости и механизмов адаптации гидробионтов к воздействию неблагоприятных факторов среды оказалось использование в экологии концепции стресса Г. Селье [1972, 1979 (Sel'e, 1972, 1979)] как общей неспецифической адаптации или общего адаптационного синдрома. Согласно данной теории стресс-реакции присущи и высшим и низшим животным, не имеющим нервной системы, а также растениям. Понятие стресса, первоначально применяемое лишь к организму высших позвоночных животных, постепенно распространилось на уровень клетки, популяции и экосистемы [Науменко, 1979 (Naumenko, 1979); Новиков, 1994 (Novikov, 1994); Судаков, 1995 (Sudakov, 1995); Шилов, 1984, 1985 (Shilov, 1984, 1985); Экологический словарь, 1995 (Ekologicheskiy slovar', 1995); Stress of life, 1998].

Для физиологии в настоящее время характерен организменный подход к проблемам эволюции. Популяционная физиология изучает вариабельность физиологических свойств особей одной популяции. Для решения обозначенных выше задач необходимо изучать животных в различных условиях существования. Перспективный материал для этих исследований представляют рыбы в местах повышенного загрязнения водоемов. Влияние загрязняющих веществ на рыб должно быть рассмотрено с двух позиций: во-первых, как общее стрес-

сорное действие (выявление особей с разной стрессоустойчивостью); во-вторых, как специфическое влияние конкретных загрязнителей. Определение механизмов устойчивости отдельных особей внутри популяции к загрязняющим веществам является важнейшей задачей популяционной физиологии и, в конечном итоге, может внести значительный вклад в развитие микроэволюционной науки.

Способы диагностики состояния рыб в искусственных и естественных условиях по ионным параметрам

В настоящее время для определения состояния рыб используются различные методы: от наиболее простых, визуальных, наблюдений до сложнейших биохимических и генетических исследований. Ионные показатели в диагностических целях применяются достаточно редко. Исследования ионного состава у рыб в полевых условиях единичны, фрагментарны и в них отсутствует целостный системный подход [Мартемьянов, 1994; 2014 (Martem'yanov, 1994; 2014); Кузьмина, 1990; 1997а, б (Kuz'mina, 1990; 1997а, б); Кузьмина и др., 1992 (Kuz'mina et al., 1992); Нагдалиев, 1995 (Nagdaliyev, 1995); Наточин и др., 1995 (Natochin et al., 1995)]. К тому же во всех работах затрагивается только один уровень организации материи: или тканевый, или клеточный. При решении проблем сохранения и восстановления запасов промысловых рыб в естественной среде обитания важное место занимает разработка новых методов диагностики их состояния.

Использование ионных параметров в качестве диагностических определяется целым рядом их свойств. Ионные концентрационные градиенты на клеточной мембране принадлежат к числу показателей энергетического состояния организма. В частности, натриевый потенциал относится к основной «энергетической валюте» на наружной мембране животных клеток [Скулачев, 1989 (Skulachev, 1989)]. В конечном итоге, ионные концентрационные градиенты могут рассматриваться как выражение и как механизм поддержания устойчивой неравновесности организма рыб.

В результате многолетних экспериментальных исследований влияния стрессоров разной природы на показатели системы водно-солевого равновесия пресноводных рыб (6 видов, обитающих в Рыбинском водохранилище, и 2 – искусственно разводимых на экспериментальной базе) разработаны 4 способа диагностики состояния рыб, включающие 4 уровня организации: клеточный, тканевый, организменный и системный.

1 способ – исследования на организменном уровне [Запруднова, 2003, 2008, 2016 (Zaprudnova, 2003, 2008, 2016)]. Предлагается метод прижизненной диагностики стрессоустойчивости рыб по показателям ионного обмена между организмом и средой в ограниченном объеме воды при уровне минерализации близкой к естественной в пресных водах. Оптимальным для опыта является соотношение массы тела и воды 1:20–1:50. Отделение устойчивых и неустойчивых к стрессу особей рекомендовано проводить по величине и скорости диффузии ионов натрия, а средне- и высокоустойчивых – по скорости потери ионов калия в воду. В опытах на взрослом леще установлено, что скорость и величина потери ионов натрия у стрессоустойчивых рыб в 5–10 раз меньше, чем у неустойчивых к стрессу. Общее количество потерянного натрия рыбой перед гибелью у последних составляло 9–13 ммоль/кг веса тела, а у первых лишь 1–5 ммоль/кг. У высоко устойчивых к стрессу особей основные потери ионов калия происходили ближе к их гибели. Также наблюдались периоды усиления абсорбции ионов калия из воды, поэтому длительный период времени существовали примерно трех-пяти-кратные различия в скорости потери этих ионов между средне- и высокоустойчивыми к стрессу рыбами. Однако общее количество потерянных ионов калия перед гибелью у высоко- и среднеустойчивых рыб было примерно одинаковым и составляло при температуре воды 17–20°C 7–9 ммоль/кг. У стрессонеустойчивых оно могло быть таким же или ниже: до 4 ммоль/кг. Установлена также обратная зависимость между величиной и скоростью ионных потерь при стрессе и продолжительностью жизни рыб. Описанным способом выделение неустойчивых к стрессу особей проводится за 3–10 ч, а отделение высокоустойчивых от среднеустойчивых – за 1.5–3 суток.

2 способ – исследования на тканевом уровне [Запруднова, 1991, 1999, 2003, 2012а, 2017а (Zaprudnova, 1991, 1999, 2003, 2012а, 2017а)]. Для диагностики состояния рыб рекомендуется использовать концентрации ионов натрия, калия, кальция и магния в различных тканях (плазма крови, эритроциты, мышцы), при этом из 4-х ионов плазмы крови предпочтение отдается натрию. Концентрация натрия имеет самый низкий коэффициент вариации. Этот показатель отражает уровень энергетики (неравновесности) в большей степени, чем концентрация других ионов и поэтому по концентрации иона натрия в плазме крови можно более точно определить состояние рыб.

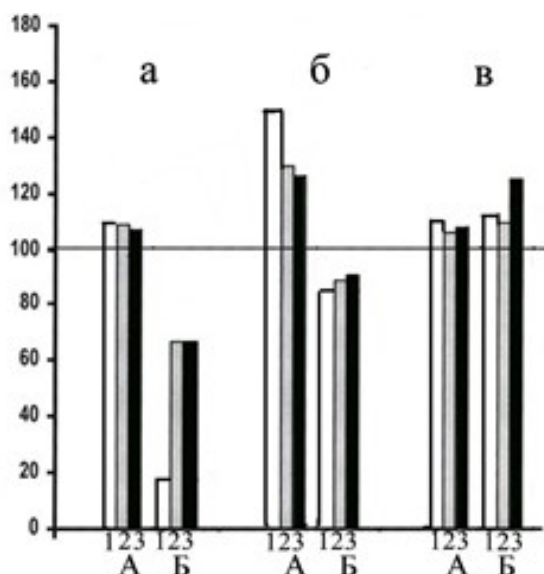


Рис. 1. Отклонение концентрации катионов натрия (А) и калия (Б) в тканях леща (% от нормы) при экспериментальном физиологическом стрессе (1), и отловленном осенью в районе Коприно Волжского плеса (2) и осенью в Куйбышевском водохранилище (3); а – плазма крови, б – эритроциты, в – мышцы. Данные нормированы относительно контроля, представленного уровнем 100%.

Fig. 1. The deviation of sodium (А) and potassium (Б) cations concentrations in bream tissues (% of the norm) under experimental physiological stress (1) and captured in autumn in the area of Koprino in the Volga Reach (2), and captured in autumn in the Kuibyshev Reservoir (3); а - blood plasma, б - erythrocytes, в – muscles. The data are normalized relative to the control values that represented by the level of 100%.

Чтобы оценить сколь устойчивы во времени отклонения в содержании ионов в плазме крови требуются повторные анализы. Уменьшение концентрации натрия в плазме крови (отклонение в сторону уменьшения ионных концентрационных градиентов на клеточной мембране), рассматривается в качестве индикатора патологического стресса, возникающего на сильные и/или длительно действующие раздражители. При остром обратимом стрессе гипонатриемия достигала 30%, при гипобиизе – 20–30%. Устойчивое уменьшение концентрации натрия в плазме крови при остром, подостром и хроническом летальном стрессе составляло, соответственно, 50, 20 и 10%. Показателями сильного острого стресса могут служить также гиперкалиемия, гипермагниемия, гипокальциемия (изменения по типу редукции). Наиболее характерным признаком физиологического стресса, возникающего на не-сильные и непродолжительные раздражители, является гипернатриемия – отклонение в сторону повышения ионных концентрационных градиентов натрия на клеточной мембране по типу гиперкомпенсации, которая составляла

8–12%. (рис. 1). Для физиологического стресса типичны также гипокалиемия (рис. 1), гиперкальциемия и гипомагниемия (изменения по типу гиперкомпенсации), которые также способствуют повышению ионных концентрационных градиентов на клеточной мембране. Динамика ионного состава эритроцитов связана с дыхательной функцией: при физиологическом стрессе отмечено повышение концентрации натрия и снижение калия в эритроцитах. В мышцах уровень обоих ионов увеличивался (рис. 1).

3 способ – исследования на клеточном уровне [Запруднова, 1983, 1989а, 1989б, 2012б (Zaprudnova, 1983, 1989a, 1989b, 2012b)]. Предложен способ изучения активного транспорта ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro* и определения по нему состояния рыб. Кровь, извлеченная из организма животного, определенный период времени сохраняет свою жизнеспособность. При ее инкубации происходит обмен ионами между плазмой и эритроцитами, при этом концентрация калия в плазме крови снижается, а магния в плазме крови и натрия в эритроцитах – увеличивается. По динамике концентрации калия в плазме крови судили об активном транспорте ионов в эритроциты, т.к. переход ионов калия из плазмы в эритроциты был направлен против концентрационного градиента, ингибировался убаином и низкими температурами.

В качестве диагностических применяли два показателя. Первый – скорость уменьшения концентрации калия в плазме крови (СУКК), которую вычисляли как частное от деления разности концентрации между конечной и начальной точками инкубации на время инкубации. При остром стрессе у сильных здоровых рыб этот показатель увеличивался в 2–3 раза, а при ухудшении состояния рыб уменьшался, достигая нулевых значений перед гибелью. Второй – послеинкубационная концентрация калия (ПИКК) – минимальное стабильное значение, которое устанавливалось в процессе инкубации крови. В норме этот показатель составлял 0.3–0.7 ммоль/л, однако при ухудшении состояния рыб увеличивался до 1.5 ммоль/л и выше. Перед гибелью рыб при остром стрессе он мог подниматься до 7–10 ммоль/л.

Метод относительно прост и информативен. Он позволяет получить необходимые сведения после двукратного измерения концентрации калия в плазме инкубиремой крови и дает возможность диагностировать не только предгибельные фазы, но и начало ухудшения

состояния животных. Результаты анализа готовы уже через 1.5–2 ч после забора крови.

4 способ – исследования на системном уровне [Запруднова, 2003, 2005, 2012a (Zaprudnova, 2003, 2005, 2012a)]. Выделены три основных этапа развития патологических изменений в системе водно-солевого равновесия рыб: гиперсинхронизация, ареактивность и собственно патология. В характеристике каждого этапа использовали показатели, регистрируемые на организменном, тканевом и клеточном уровнях организации. Гиперсинхронизация – устойчивые, бесколебательные отклонения в сторону повышения ионных концентрационных градиентов на клеточной мембране. Абсолютная и/или относительная ареактивность – отсутствие или уменьшение реакции на стрессор. Собственно патология – устойчивые отклонения в сторону снижения ионных концентрационных градиентов. При физиологическом стрессе изменения ионного состава внутренней среды происходили по типу затухающего колебательного процесса с периодом 5–8 ч при температуре 17–19°C и продолжались от 2 до 5 дней. При гиперсинхронизации изменения становились избыточно устойчивыми: продолжались несколько недель или месяцев, исчезали периоды возвращения к первоначальному уровню. Автор полагает, что первым шагом на пути к патологии является потеря колебательного режима (гиперсинхронизация), т.е. нарушение самого тонкого уровня биологической организации. Отклонения по типу гиперсинхронизации предлагается использовать как самый ранний индикатор предпатологии у рыб в искусственной и естественной среде обитания.

Второй фазой переходного процесса от нормы к патологии является ареактивность, которую можно обозначить также как уменьшение чувствительности к стрессовому воздействию. Абсолютная ареактивность иногда наблюдается в течение непродолжительного периода времени при сильном остром стрессе. Состояние относительной ареактивности продолжается длительно при хроническом стрессе и трудно диагностируется. Для выявления ареактивности рекомендуется применять дополнительную стрессовую нагрузку, в условиях которой отклонения от нормы становятся более выраженными. При стрессе обнаруживаются те индивидуальные особенности разно-

образных физиологических функций и приспособительных реакций, которые остаются не выявленными вне стрессорных влияний [Запруднова, 2003, 2011 (Zaprudnova, 2003, 2011); Запруднова, Мартемьянов, 1988 (Zaprudnova, Martem'yanov, 1988)]. Диагностическая значимость или "разрешающая способность" общей концентрации ионов увеличивается, если измерение проводится не однократно, а в ходе адаптации к острострессорной нагрузке. В качестве диагностических критериев предлагаются величина ионного дисбаланса и скорость восстановления ионных показателей. Сильнее всего ионный дисбаланс в условиях стресса выражен у рыб, изначально находящихся на стадии истощения общего адаптационного синдрома. Установлено, что рыбы, истощенные или ослабленные разными факторами, имели сильно выраженный ионный дисбаланс при стрессе, хотя в спокойном состоянии по показателям ионного гомеостаза мало или совсем не отличались от контрольных рыб. Изменения в системе водно-солевого равновесия под нагрузкой могут совсем отсутствовать, как это имело место у рыб в период размножения и в начале адаптации после сильной нагрузки, или затрагивать только некоторые компоненты ионной регуляции (например, ион калия) во время переходного периода от физиологического стресса к патологическому. Рыбы, находящиеся на стадии резистентности общего адаптационного синдрома, по степени ионного дисбаланса в условиях дополнительной стрессорной нагрузки занимают промежуточное положение между выше описанными примерами.

При диагностике собственно патологии важно оценивать степень устойчивости во времени изменений в системе водно-солевого равновесия по типу редукции, которая, как правило, положительно коррелирует со степенью необратимости патологических процессов. Наиболее надежным показателем для оценки предгибельного состояния рыб по мнению автора является снижение активного транспорта ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro* практически до нулевых значений.

С использованием описанных выше способов диагностики, а также с применением острострессорных нагрузок была исследована ионная регуляция у леща Волжского бассейна.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С 1977 по 2010 гг. изучали ионную регуляцию половозрелого и близкого к половозрелости леща *Abramis brama* L. Рыбинского водохранилища, одного из основных промысло-

вых видов Волги. В отдельные годы параллельно исследовались представители того же вида из некоторых других районов Верхней, Средней и Нижней Волги и Белого озера.

Концентрацию катионов натрия и калия в тканях (главным образом, в плазме (сыворотке) крови, реже – в эритроцитах и межреберных мышцах) определяли на пламенном фотометре «Flapho-4» (Carl Zeiss, Jena, Германия). Кровь от рыб брали после каудотомии. Плазму и эритроциты разделяли 30 мин центрифугированием при 5000 об/мин. Плазму крови (сыворотку) разводили в 100, эритроциты в 500 раз дистиллированной водой. Навески мышц сжигали при нагревании в азотной кислоте и разводили дистиллированной водой в 1000 раз. В полевых условиях при отсутствии возможности немедленного центрифугирования и разделения фракций плазмы и эритроцитов кровь содержали охлажденной при тем-

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении более 30 лет ежегодно для исследований использовали лещей из Волжского плеса Рыбинского водохранилища и впадающих в него каналов и рек. Наиболее часто неводом отлавливали леща из канала, подходящего к ихтиологическому корпусу ИБВВ РАН и из устья реки Сутки. Траловые уловы были представлены преимущественно рыбой из района Коприно. Реже использовались неводные уловы из рек Сунога, Ильдъ и траловые – из района Глебово и Шумаровских островов. В трал попадались главным образом половозрелые особи в возрасте 8–14 лет, в невод – 6–8 летние. Не анализировали рыбу из тралов продолжительностью 30 и более мин, а также из сетей (зимние уловы). Всего исследовано около 800 лещей. Установлено, что более чем у 95% всех изученных особей содержание натрия и калия в плазме (сыворотке) крови колебалось в пределах 129–134 ммоль и 2.4–3.3 ммоль/л соответственно. ПИКК находилась в диапазоне 0.44–0.61 ммоль/л. У рыб, отловленных в районе Коприно (старое русло реки Волги), обнаружена самая высокая вариабельность исследуемых показателей (табл. 1). Концентрация катионов в тканях у рыб из этого района, отловленных в летний период года, достоверно не отличалась от таковой у рыб из других районов Вожского плеса. Имела место лишь некоторая тенденция к гипонатриемии: диапазон колебания концентрации натрия в плазме крови равнялся 127–129 ммоль/л. ПИКК у леща из района Коприно в среднем составляла 0.5 ммоль/л, т.е. не отличалась от таковой у рыб из других мест Волжского плеса. Однако осенью при температуре воды 7°C у 17 рыб, отловленных в районе Коприно, наблюдали изменения ионного состава тканей по типу физиологического стресса: гипернатриемию и гипокалиемию, снижение уровня калия

температуре 2–4°C, чтобы приостановить процесс перераспределения ионов между плазмой и эритроцитами, в длительных экспедициях фракции плазмы и эритроцитов хранили высушенными [Запруднова, 1983, 1986 (Zaprudnova, 1983, 1986)]. Изучали также интенсивность активного транспорта калия в эритроциты в опытах *in vitro*. При этом использовали описанные выше показатели ПИКК и СУКК.

Статистическую обработку материала проводили с использованием стандартных подходов. Для суждения о степени достоверности различий использовали критерий Стьюдента при $p \leq 0.5$.

и повышение уровня натрия в эритроцитах и увеличение концентрации натрия и калия в мышцах (рис. 1). Гиперкомпенсация была устойчивой (т.е. имела место гиперсинхронизация), т.к. не представляется возможным наблюдать явление гиперкомпенсации одновременно у рыб из разных траловых уловов из-за высокой динамичности изменений в ионной регуляции при физиологическом стрессе. Известно, что под действием невысоких доз токсикантов в экспериментальных условиях у пресноводных рыб изменения ионного состава внутренней среды происходят по типу гиперкомпенсации [Козловская, Мартемьянов, 1991 (Kozlovskaya, Martem'yanov, 1991); Hilmy et al., 1983]. Гипернатриемия отмечена В. И. Мартемьяновым [1994 (Martem'yanov, 1994)] у леща, отловленного в загрязненных участках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища.

Осенью (в сентябре–октябре) 1979 г. исследовали популяции леща Средней и Нижней Волги (рис. 1, 2). Количество исследуемых рыб в каждом водохранилище варьировало от 14 до 29. Температура воды во всех водохранилищах, за исключением Рыбинского составляла 11–12°C. Из Волжского плеса Рыбинского водохранилища рыбы были получены в августе при температуре воды 14–15°C. У леща Рыбинского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ регистрировали близкие уровни концентрации ионов в тканях, однако у рыб Горьковского водохранилища была выявлена гипонатриемия. Можно предположить, что она вызвана присутствием неизвестных, непродолжительных стрессоров. Лещи из Куйбышевского водохранилища (ниже впадения р. Камы) отличались от рыб из других мест Волги более высокой концентрацией натрия в плазме крови и эритроцитах,

Таблица 1. Размах коэффициента вариации CV (%) концентрации ионов в тканях у лещей, отловленных в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1977–2010 гг.

Table 1. The limits of coefficient of variation CV (%) for the ion concentration in tissues of bream captured in the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir in 1977–2010

Место отлова / Ионы в тканях site of capture / ions in tissues	Канал, устье р. Сутки, Шумаровские о-ва Canal, mouth of the Sutka River, Shumarovsky islands	Коприно Koprino
Натрий в плазме крови Sodium in the blood plasma	1–4	2–7
Калий в эритроцитах Potassium in erythrocytes	3–7	4–12
Натрий в эритроцитах Sodium in erythrocytes	3–13	5–26
Натрий в мышцах Sodium in muscles	7–25	13–42
Калий в мышцах Potassium in the muscles	4–18	8–29
Калий в плазме крови Potassium in the blood plasma	13–51	12–59

Примечание. Здесь и в таблице 4 коэффициенты вариации вычисляли в выборках из 5–12 рыб.
Note. Here and in Table 4 coefficients of variation were calculated in samples of 5–12 fish.

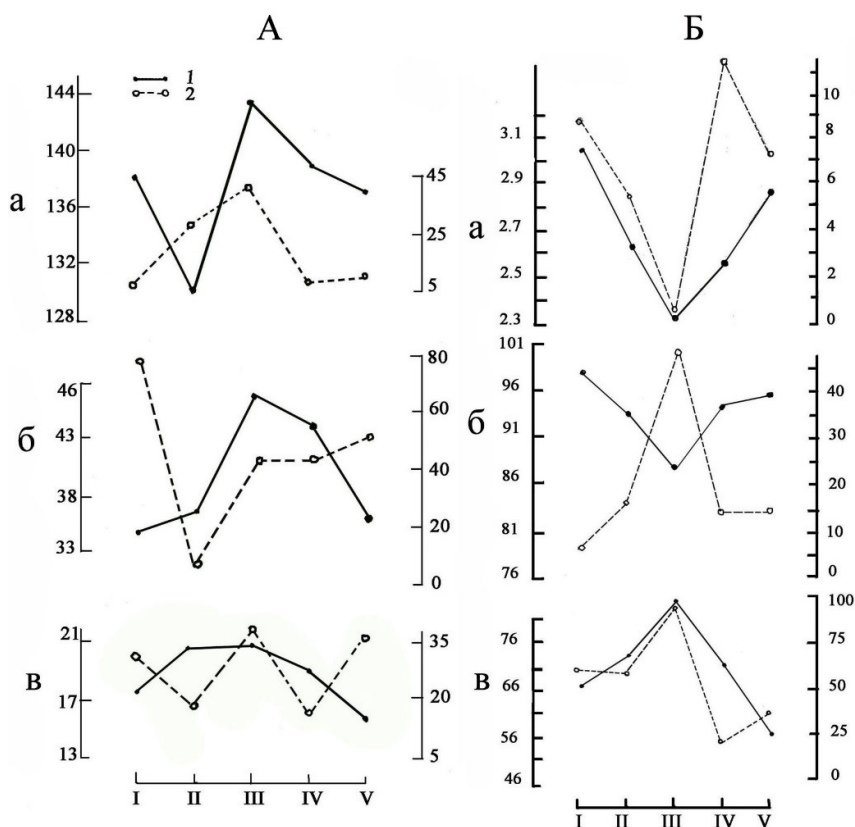


Рис. 2. Концентрация натрия (А) и калия (Б) в тканях (1) и дисперсия концентрации ионов (2) у лещей из Волжских водохранилищ осенью 1979 г. По оси ординат слева концентрация ионов: а – в плазме крови, ммоль/л; б – в эритроцитах, ммоль/л; в – в мышцах, ммоль/кг. По оси ординат справа – дисперсия. I, II, III, IV, V – соответственно, Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское водохранилища.

Fig. 2. Concentration of sodium (A) and potassium (Б) in tissues (1) and the variance of ion concentration (2) in bream from the Volga reservoirs in autumn of 1979. The left ordinate shows the concentration of ions: а – in the blood plasma, mmol/l; б – in erythrocytes, mmol/l; в – in muscles, mmol/kg. The right ordinate shows the variance. I, II, III, IV, V – respectively, Rybinsk, Gorky, Kuybyshev, Saratov and Volgograd Reservoirs.

калия – в мышцах и заниженным содержанием калия в плазме крови и эритроцитах. Таким образом, изменения в ионорегуляции происходили по типу физиологического стресса с присутствием гиперсинхронизации, вероятно, по тем же причинам, что описаны выше для леща из района Коприно Рыбинского водохранилища. Кроме того, у леща из Куйбышевского водохранилища повышалась индивидуальная

вариабельность концентрации натрия в плазме крови, калия – в мышцах и эритроцитах. Однако при минимальном уровне калиемии отмечена ее минимальная изменчивость. Самая высокая вариабельность концентрации натрия в эритроцитах обнаружена у рыб из Волжского плеса Рыбинского водохранилища, вероятно, потому, что основная часть леща отловлена в районе Коприно.

Таблица 2. Влияние лигуллоидоза на концентрацию ионов (ммоль/л) в плазме крови леща (среднее \pm стандартная ошибка)

Table 2. The effect of liguloidosis on the concentration of ions (mmol/l) in bream plasma (mean \pm standard error)

Рыбы Fish	Натрий Sodium		Калий Potassium		Число рыб Number of fish
	Норма Norm	Стресс Stress	Норма Norm	Стресс Stress	
Здоровые Healthy	133 \pm 1.8	114 \pm 3.6	2.9 \pm 0.2	5.3 \pm 0.6	6
Больные Sick	128 \pm 4.1	96 \pm 5.5	3.1 \pm 0.2	10.1 \pm 0.9	5

Таблица 3. Ионные параметры у лещей из Рыбинского водохранилища и Белого озера летом 1979–1981 гг. (среднее \pm стандартная ошибка)

Table 3. Ion parameters in bream from the Rybinsk Reservoir and the White Lake in the summer of 1979-1981 (mean \pm standard error)

Место отлова, плесы Site of capture, reaches	Концентрация ионов, ммоль/л Concentration of ions, mmol/l				Количество рыб Number of fish	Масса рыб, г Mass of fishes, g	ПИКК, ммоль/л PICP, mmol/l	Количество рыб Number of fish
	Плазма крови Blood plasma		Мышцы Muscle					
	Натрий Sodium	Калий Potassium	Натрий Sodium	Калий Potassium				
Центральный Main part	129±2	3.6±0.1	22±1	100±3	82	904–1140	0.41±0.04	7
Шекснинский Sheksna	128±4	3.2±0.2	20±4	95±7	70	880–1300	0.63±0.08	6
Моложский Mologa	131±1	3.2±0.1	21±2	101±2	52	802–1420	0.59±0.07	6
Волжский Volga	130±3	3.1±0.2	19±5	94±6	116	790–1001	0.61±0.02	28
Белое озеро Lake Beloe	129±2	2.8±0.1	20±1	102±2	24	805–1020	0.51±0.01	5

У леща из Куйбышевского водохранилища (ниже впадения р. Камы) наблюдалось массовое заболевание лигуллидозом. На основе визуальной оценки для анализа выбирали рыб без признаков заболевания, однако нельзя было исключить того, что хотя бы у единичных особей причиной изменений в ионной регуляции по типу гиперкомпенсации могла быть также начальная стадия лигуллидоза, которая не определялась визуально. Известно [Запрудникова, 2017б (Zaprudnova, 2017b)], что реакция ионных показателей на болезнь и на внешние неблагоприятные факторы имеет одинаковый характер. Единичных больных

лигуллидозом рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища изучали в 90-е г. прошлого века. По ионной регуляции практически невозможно определить больных рыб на стадии развития болезни II–III, т.к. животные находятся в состоянии ареактивности. Различия между больными и здоровыми рыбами четко выявлялись в условиях дополнительных острострессорных нагрузок: у больных изменения по типу редукции были значительно больше (табл. 2). При высоком уровне инвазии (ст. IV) с элементами некроза плавников у 2-х особей, содержащихся в искусственных условиях, фиксировали гипонатриемию (103 \pm 4 ммоль/л) и сла-

бую гиперкалиемию (4.1 ± 0.1 ммоль/л), т.е. изменения по типу редукиции, близкие к предгиперкалиемному состоянию.

Летом 1979, а также летом и в начале сентября 1980 и летом 1981 годов помимо леща Волжского плеса изучали также рыб Моложского, Центрального, Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища, а также Белого озера (табл. 3, 4). Здесь и далее исследовался, главным образом, половозрелый лещ в воз-

расте 8–14 лет. По содержанию натрия и калия в тканях у рыб, отловленных в различных участках Рыбинского водохранилища и Белого озера, как правило, не наблюдалось достоверных различий. ПИКК была низкой у всех исследованных рыб. Однако у рыб из Шекснинского плеса (станции Мякса, Торово, Металлург) отмечена более высокая вариабельность большинства исследуемых параметров.

Таблица 4. Размах коэффициента вариации CV (%) концентрации ионов в тканях у лещей, отловленных в Центральном и Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в 1980–1981 гг.

Table 4. The limits of coefficient of variation CV (%) of the ion concentration in tissues of bream captured in the Main part and Sheksna Reach of the Rybinsk Reservoir in 1980–1981 years

Показатель Parameter	Центральный Main part	Шекснинский Sheksna
Натрий в плазме крови Sodium in the blood plasma	3–5	4–6
Калий в эритроцитах Potassium in erythrocytes	4–8	8–12
Натрий в эритроцитах Sodium in erythrocytes	7–21	14–25
Натрий в мышцах Sodium in muscles	26–39	25–43
Калий в мышцах Potassium in the muscles	15–22	17–30
Калий в плазме крови Potassium in plasma blood	14–41	16–51

Летом 1997 г. изучали ионную регуляцию у леща из Верхней и Средней Волги (рис. 3). У рыб, отловленных ниже Ярославля (Горьковское водохранилище) и под Череповцом (Рыбинское водохранилище) изменения в концентрации ионов во внутренней среде представляли небольшую редукицию (гипонатриемия 5–9% и гиперкалиемия 20–69%) в сравнении с лещом из Ивановского, Углического водохранилищ и Волжского и Моложского плесов Рыбинского водохранилища. Эти изменения, несомненно, обратимы, т.к. они невелики и, что важнее, у рыб была зарегистрирована высокая интенсивность активного транспорта ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro* (СУКК): на 11–26% выше, чем у рыб из других районов Волги. У леща, отловленного ниже Ярославля и под Череповцом, увеличивалась индивидуальная вариабельность всех ионных параметров: изменчивость уровня натриемии повышалась до 2-х раз, калиемии – до 4-х, а СУКК – почти до 2-х. По результатам ихтиопатологического исследования жабер,

печени, почек и кишечника, проведенного А.С. Васильевым [Запруднава, Васильев, 2000 (Zaprudnova, Vasil'ev, 2000)] у тех же рыб, сделан вывод об увеличении уровня заболевания леща около Череповца и ниже Ярославля в 1.1–1.3 раза по сравнению с Ивановским, Углическим водохранилищами и Волжским и Моложским плесами Рыбинского водохранилища. Основную часть исследований леща в природных условиях проводили летом, а в 1997 г. при очень высоких температурах воздуха (до 30°C) и воды (до 25°C), что могло служить дополнительным стрессором.

У всех исследуемых более чем за 30-ти летний период рыб фиксировали низкий уровень ПИКК и нормальную (средне-высокую) СУКК в плазме крови *in vitro* (табл. 3, рис. 3В), что указывает на нормальную (средне-высокую) интенсивность активного транспорта ионов калия в эритроциты.

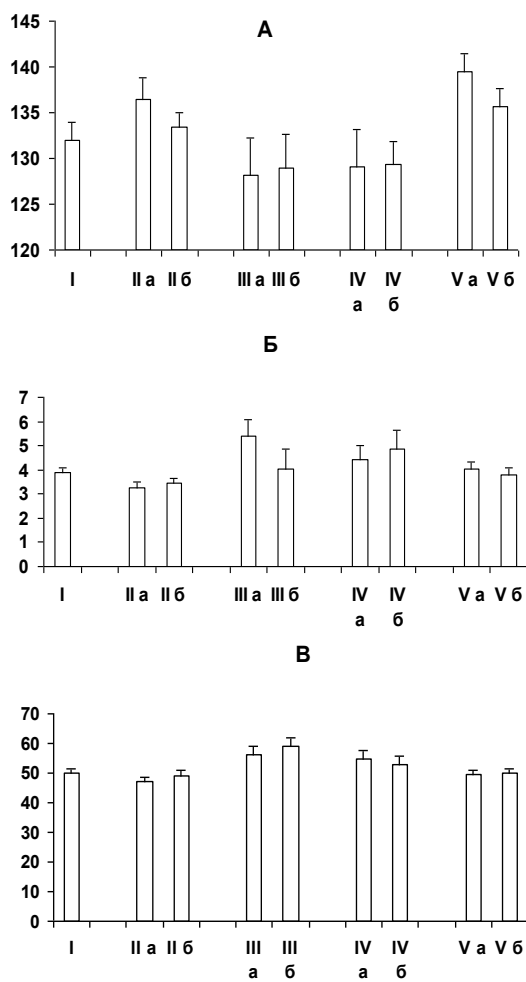


Рис. 3. Концентрация натрия (А) и калия (Б) в сыворотке крови (ммоль/л) и СУКК в сыворотке крови *in vitro* (В) (мг/лч) у леща из различных участков Верхней и Средней Волги летом 1997 г. (среднее + стандартная ошибка). I – Ивановское водохранилище; II – Угличское водохранилище (а, б – пробы взяты в одном месте с интервалом в несколько дней); III – Горьковское водохранилище (ниже Ярославля, а, б – пробы из одного места); IV – Рыбинское водохранилище (Шекснинский плес, а, б – пробы взяты из мест разноудаленных от Череповца); V – Рыбинское водохранилище (а, б – Волжский и Моложский плесы).

Fig. 3. The concentration of sodium (A), potassium (Б) in the blood serum (mmol/l) and the KDCP *in vitro* (В) (mg/lh) in bream from different parts of the Upper and Middle Volga in the summer of 1997. (mean + standard error). I – Ivankovo Reservoir; II – Uglich Reservoir (a, b – samples taken at one site with an interval of several days); III – Gorky Reservoir (downstream the Yaroslavl, a, b – samples from one site); IV – Rybinsk Reservoir (Sheksna Reach, a, b – samples taken from sites at different distances from Cherepovets); V – Rybinsk Reservoir (a, b – Volga and Mologa reaches).

Проведенные исследования, таким образом, свидетельствуют о нормальном уровне жизнеспособности рыб, в том числе и в местах повышенного загрязнения, несмотря на возмож-

ные изменения в ионорегуляции по типу редукции и некоторое увеличение уровня заболеваний у рыб в указанных районах.

В настоящей работе показано, что в местах повышенного загрязнения водоемов у рыб возрастала индивидуальная вариабельность ионных параметров. Повышение внутривидовой разнокачественности по ряду морфологических и ионных показателей, включая активные и пассивные ионные потоки, у рыб из наиболее загрязненных мест Волги регистрировали и другие исследователи [Нагдалиев, 1995; (Nagdaliev, 1995); Изюмов, 1997 (Izyumov, 1997); Сметанин, Шихова, 2000 (Smetanin, Shikhova, 2000); Шихова, 2001 (Shikhova, 2001) и др.]. У леща, взятого из тех же траловых уловов в Куйбышевском водохранилище (одновременно с исследуемыми нами рыбами в 1979 г.) возрастала дисперсия неметрических признаков и уменьшалась вариабельность меристических [Изюмов, Запруднова, 1982 (Izyumov, Zaprudnova, 1982)]. М.М. Сметанин и Н.М. Шихова [2000 (Smetanin, Shikhova, 2000); Шихова, 2001 (Shikhova, 2001)], наиболее полно исследовав разновозрастные группы леща Горьковского водохранилища, обнаружили высокую изменчивость морфологических признаков у молоди и значительное снижение таковой у взрослых рыб в связи с элиминацией быстрорастущих особей.

Зимой 1986–1987 гг. произошла авария на Череповецком металлургическом комбинате, в результате токсичность воды в Шекснинском плесе увеличилась в десятки – сотни раз. Регистрировали массовую гибель рыб. Однако уже в 1988 г. диагностировали восстановление многих физиологических показателей у выживших особей [Влияние стоков Череповецкого..., 1990 (Vliyanie stokov Cherepovetskogo..., 1990)]. Изучение ионной регуляции у рыб в местах произошедшей экологической катастрофы началось лишь летом 1989 и летом 1990 г., т.е. спустя 2.5 [Мартемьянов, 1994 (Martem'yanov, 1994)] и 3.5 года [Мартемьянов, 2014 (Martem'yanov, 2014)]. В 1989 г. у рыб на станциях Мякса, Любец и Каргач Шекснинского плеса практически все ионные показатели (концентрация катионов в тканях) были такими же, как у нормальных особей. Вероятно, основная часть этих рыб находилась в фазе ареактивности. Выделялись лишь 2 особи, отловленные на ст. Любец, с признаками сильного истощения и изменениями ионного состава мышц, а также отловленные на ст. Мякса рыбы с изменениями во внутренней среде по типу гиперкомпенсации. При действии дополни-

тельных стрессорных нагрузок у них была сильнее выражена гипонатриемия. Это подтверждает высказанное ранее предположение о том, что дополнительная стрессорная нагрузка, применяемая к находящимся в состоянии физиологического стресса рыбам, вызывает развитие патологического стресса [Запруднова, 2003 (Zaprudnova, 2003)]. В 1990 г. В.И. Мартемьяновым [2014 (Martem'yanov, 2014)] на ст. Мякса и Торово наряду с рыбами с нормальным уровнем натриемии (до 133 ммоль/л) были обнаружены особи с сильно выраженной и, вероятно, необратимой гипонатриемией (80–85–90–105–112 ммоль/л). Величина ПИКК у последних составляла ≥ 1.5 ммоль/л [Мартемьянов, личное сообщение (Martem'yanov, private message)]. В сравнении с нормальными, эти рыбы, как правило, были истощены и больны: с поврежденными кожными покровами и замедленной двигательной реакцией. Описанные выше отклонения в ионорегуляции у рыб из естественной среды обитания соответствуют тем, что наблюдались у рыб в экспериментальных условиях на стадии истощения общего адаптационного синдрома при хроническом стрессе. Следует сказать, что при явно выраженных патологическо-морфологических отклонениях в органах и тканях у осетровых было отмечено уменьшение содержания калия в мышцах и гипонатриемия. [Кузьмина, 1990, 1997а, 1997б (Kuz'mina, 1990, 1997а, 1997б); Кузьмина и др., 1992 (Kuz'mina et al., 1992); Наточин и др., 1995 (Natochin et al., 1995)], т.е. изменения в ионорегуляции также соответствовали тем, что регистрировали в экспериментальных условиях у рыб на стадии истощения общего адаптационного синдрома.

Таким образом, мониторинг ионной регуляции взрослого леща из Волжского плеса Рыбинского водохранилища выявил благополучное состояние рыб почти во всех исследуемых местообитаниях. При этом ионные показатели находились в пределах нормальных значений, характерных для здоровых рыб [Запруднова, 2003 (Zaprudnova, 2003)]. Мониторинг ионной регуляции леща из Центрального и Моложского плесов Рыбинского водохранилища, Ивановского, Углического, Саратовского и Волгоградского водохранилищ и Белого озера также свидетельствовал о нормальном состоянии рыб. Неблагополучие выявлено у рыб в Куйбышевском (ниже впадения Камы) и Горьковском (под Ярославлем) водохранилищах, а также в Шекснинском плесе и в районе Коприно Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Перечисленные участки Волги по

многим гидробиологическим показателям относятся к наиболее загрязненным (см. введение). Изменения в ионной регуляции представляли, главным образом, обратимые фазы предпатологии: устойчивую гиперкомпенсацию (гиперсинхронизацию) и ареактивность с возможной небольшой обратимой редукцией. Несмотря на наличие болезней, энергетическое состояние рыб на стадии ареактивности диагностировалось по ионным показателям как нормальное. Как правило, в местах повышенного загрязнения у рыб наблюдали увеличение индивидуальной вариабельности ионных показателей. Изменения в ионной регуляции по типу большой и необратимой редукции и сниженные уровни энергетики встречались крайне редко у единичных особей в местах аварийных промышленных сбросов [Мартемьянов, 1994, 2014, личное сообщение (Martem'yanov, 1994, 2014, private message)]. Полученные данные также позволяют предполагать возможность ухудшения состояния рыб в условиях роста антропогенной нагрузки на водоемы.

В заключении обобщим основные диагностические приемы, которыми руководствовались в настоящей работе при оценке состояния леща в природных условиях. 1) Повышенные концентрационные градиенты и усиленные активные ионные потоки через мембраны клеток и тканей свидетельствуют о высоком энергетическом потенциале и, следовательно, о высокой жизнеспособности исследуемых рыб и указывают на наличие в окружающей среде стрессоров, которые рыбами не воспринимаются как сильные. Кроме того, отклонения в ионорегуляции по типу устойчивой гиперкомпенсации могут быть рассмотрены как возможное преддверие неблагополучия у рыб, обитающих в неблагоприятных экологических условиях, т.к. при усилении стрессовых воздействий возможен переход стресса из фазы благоприятной в фазу повреждающую. 2) В фазе ареактивности у рыб наблюдались нормальный уровень энергетики и некоторая нечувствительность к внешним (загрязнители) и внутренним (болезни) неблагоприятным факторам. Указанные процессы при улучшении условий существования обратимы, однако существует реальная опасность дальнейшего ухудшения состояния рыб в условиях роста антропогенной нагрузки на водоемы. 3) Ослабление активного транспорта ионов калия в эритроциты в опытах *in vitro*, сочетающееся с устойчивым и часто большим снижением содержания натрия в плазме крови является индикатором крайнего неблагополучия рыб (настоящей патологии) вплоть до предгибельного

состояния. Рыбы с такими изменениями в ионорегуляции в природных условиях встречались достаточно редко, лишь в местах аварийных промышленных сбросов.

Логическим продолжением настоящей работы может быть основательное исследование рыб в местах повышенного загрязнения. Основная цель – максимально точная оценка жизнеспособности рыб. В этих условиях, во-первых, необходимо провести разделение рыб по стрессоустойчивости. Далее в каждой группе животных (высоко-, среднеустойчивых и неустойчивых) с применением комплекса фи-

зиолого-биохимических, генетических и др. показателей, обладающих разной чувствительностью к загрязнителям, проводить более “прицельные” исследования по выявлению специфической реакции на конкретный загрязнитель. Из-за отсутствия фенотипических адаптаций к ксенобиотикам [Флеров, 1989 (Flerov, 1989)] выявление генетически обусловленной устойчивости рыб важно также в тех случаях, когда применяемые методы борьбы с загрязнениями оказываются мало эффективными или вообще не действенными.

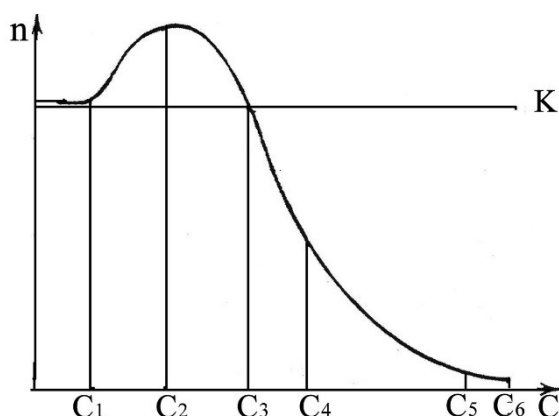


Рис. 4. Фазность реагирования организма на внешнее воздействие по: [Строганов, 1979]. По оси абсцисс – концентрация токсиканта, по оси ординат (n) – величина показателя; K – контроль.

Fig. 4. The phasic response of an organism to the external effect [Stroganov, 1979]. The abscissa is the concentration of the toxicant, the ordinate is an indicator value (n); K – control.

Проведенный анализ состояния ионной регуляции леща в естественной среде обитания подтвердил установленные ранее в экспериментальных условиях закономерности изменения ответной реакции организма в зависимости от силы и длительности стрессора: под действием слабых и средних кратковременных раздражителей отклонения в ионной регуляции происходили по типу гиперкомпенсации, под влиянием сильных и/или продолжительных – по типу редукации [Запруднова, 2003 (Zaprudnova, 2003)]. Что предполагает использование рыбами в нормальных и экстремальных условиях 2-х разных стратегий адаптации: активной и пассивной, состоящих, соответственно, в повышении или снижении уровня не-равновесности (энергетики) организма. Полу-

ченные данные согласуются с представлениями Н.С. Строганова [1979, (Stroganov, 1979)] о 2-х группах регуляторных процессов у гидробионтов: текущих, проявляющихся на малые концентрации токсиканта и чрезвычайных, включающихся при больших концентрациях, которые характерны не только для целого организма и его подсистем, но и надорганизменных экологических систем. Установленные для гидробионтов закономерности ответной реакции биосистемы на стрессор согласуются с концепциями стресса благоприятного (эустресса) и повреждающего (дистресса) [Селье, 1979 (Sel'e, 1979)] или стресса физиологического и патологического [Аршавский, 1982 (Arshavskii, 1982)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С конца 70-х годов прошлого века и почти по настоящее время изучали ионную регуляцию у взрослого леща из Рыбинского водохранилища, а в отдельные годы из других водохранилищ Верхней, Средней и Нижней Волги и Белого озера. Установлена относительная однородность основной части исследуемого

материала. При этом ионные показатели находились в пределах нормальных значений, характерных для сильных, здоровых рыб. Реакция на внешние воздействия по схеме Н.С. Строганова [1979, (Stroganov, 1979) рис. 4] соответствовала точке C_1 . Выявлено негативное (в разной степени) воздействие среды на леща

в местах повышенного загрязнения: в Куйбышевском (ниже впадения Камы) и Горьковском (под Ярославлем) водохранилищах, а также в Шекснинском плесе и в районе Коприно Волжского плеса Рыбинского водохранилища (рис.4, точки С₂–С₆). В этих условиях, вероятно, наиболее распространенным следует признать состояние ареактивности (точка С₃). У сильных, здоровых рыб при невысоких температурах воды и воздуха (т.е. при снижении чувствительности к загрязнителям) реакция на воздействия происходила по типу устойчивой гиперкомпенсации (точка С₂). Кроме того, возможна небольшая обратимая редукция на дополнительные непродолжительные стрессоры: например, на повышение температуры воды (на рис. 4 промежуток между точками С₃ и С₄). В фазе ареактивности у рыб наблюдается нормальный уровень энергетики, и, в благоприятных условиях, патологические процессы

обратимы. Однако существует реальная опасность дальнейшего ухудшения состояния животных в условиях роста антропогенной нагрузки на водоемы. В естественной среде достаточно редко, лишь в местах аварийных промышленных сбросов, встречались рыбы с изменениями в ионной регуляции по типу настоящей патологии, т.е. большой и необратимой редукции и сниженным уровнем энергетики (на рис. 4 точки С₅ и С₆). В загрязненных районах, как правило, у рыб возрастала индивидуальная вариабельность ионных показателей. Таким образом, изменения в ионной регуляции у леща в местах повышенного загрязнения волжского бассейна представляли, главным образом, обратимые фазы предпатологии: гиперсинхронизацию (устойчивую гиперкомпенсацию) и ареактивность с возможной обратной редукцией.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690101-2).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую благодарность Алексею Станиславовичу Васильеву за сбор проб сыворотки крови леща бассейна Волги в 1997г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М: Наука, 1982. 270с.
- Аршаница Н.М., Баканов А.И., Васильев А.С. и др. Комплексная гидробиологическая и ихтиотоксикологическая оценка экологического состояния Ярославской Волги и ее водохранилищ – основных источников питьевого водоснабжения населения области // Питьевая вода Ярославской области: экологические, санитарно-гигиенические и технологические аспекты. Матер. научно-практического совещания. Ярославль. 1996. С. 29–44.
- Аршаница Н.М., Васильев А.С., Лукьяненко В.И. Ихтиопатологический анализ состояния здоровья природных популяций разных по экологии видов рыб // Актуальные проблемы экологии Ярославской обл. Выпуск 1. Матер. общего собрания ВВО РЭА. Ярославль, 1998. Ярославль. 1998. С. 78–84.
- Баканов А.И., Флеров Б.А. Состояние сообществ донных организмов Верхней Волги // Биология внутр. вод. 1996. № 1. С.79–84.
- Баканов А.И., Гапеева М.В., Гребенюк Л.П., Ершов Ю.В., Томилина И.И. Оценка качества донных отложений Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биология. внутр. вод. 2000. № 4. С. 163–174.
- Балабанова Л.В. Использование ультраструктурных исследований иммунокомпетентных клеток рыб при определении влияния токсикантов на рыб // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, Пущино, 2008. С.230.
- Бисеров В.И., Гапеева М.В., Цельмович Щ.Л., Широкова М.А. Ртуть в донных отложениях и макрозообентосе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 78–83.
- Васильев А.С., Лукьяненко В.В. Результаты ихтиопатологического обследования русского осетра в 1996 году // Экологическая физиология и биохимия осетровых рыб. Ярославль, 1997. С. 17–19.
- Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. 156 с
- Гапеева М.В. Биогеохимическое распределение тяжелых металлов в экосистеме Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоздат. 1993. С. 42–49.
- Герман А.В., Козловская В.И. Гепатосоматический индекс и биохимический состав печени леща *Abramis brama* Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища при различных уровнях накопления органических токсикантов // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С.249–252.
- Евгеньева Т.П., Кочережкина Э.В., Семенова И.В. Оценка патологических изменений мышечной ткани рыб, развившихся в результате воздействия токсикологических факторов окружающей среды // Цитология. 2000. Т. 42, № 1. С. 32–36.

- Евланов И.А. Изучение пространственной структуры и взаимоотношений между плероцеркоидами *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и лещом (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1989. Т. 23, №4. С. 281–287.
- Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна, 1999. 38с.
- Запруднова Р.А. Изменение концентрации катионов в плазме крови и эритроцитах при инкубации крови леща, подвергнутого воздействию экстремальных факторов // Биол. науки, 1983, № 12, С. 51–54.
- Запруднова Р.А. Влияние условий хранения и обработки проб крови леща на концентрацию катионов // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. 1986. № 71, С. 58–62.
- Запруднова Р.А. Изменение концентрации калия в плазме крови леща *in vitro* при стрессе и в разные периоды годового цикла. Сообщение 1. Изменения при стрессе // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. 1989а, № 83, С.58–61.
- Запруднова Р.А. Изменение концентрации калия в плазме крови леща *in vitro* при стрессе и в разные периоды годового цикла. Сообщение 2. Изменения в разные периоды годового цикла // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. 1989б. № 84. С. 41–44.
- Запруднова Р.А. Концентрация ионов в плазме крови и мышцах у пресноводных рыб перед гибелью. // Вопр. ихтиологии. 1991, Т. 31. № 3. С. 520–524.
- Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе. // Успехи соврем. биол., 1999. Т.119. № 3. С.265–270.
- Запруднова Р.А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб при стрессе. Автореф. дис... к.б.н. Борок, 2003. 24 с
- Запруднова Р.А. Диагностика переходного процесса от нормы к патологии по показателям системы водно-солевого равновесия пресноводных рыб// Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Матер. межд. науч. конф. Саранск: изд-во Мордов. ун-та, 2005. С. 78–79.
- Запруднова Р.А. Оценка стрессоустойчивости леща *Abramis brama* по обмену ионами натрия и калия между организмом и водой // Вопр. рыболовства 2008. Т. 9. № 3(35). С. 697–710
- Запруднова Р.А. Определение состояния рыб по ионным параметрам // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне. Матер. V Всерос. науч.-практ. конф. Ч. I. Ярославль: Изво Ярослав. гос. ун-та, 2011. С. 42–48.
- Запруднова Р.А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб в нормальных и экстремальных условиях // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов. Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Борок, 2012а. С. 147–150.
- Запруднова Р.А. Эритроцитарные катионы в адаптационных процессах у рыб. // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов. Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Борок, 2012б. С. 150–153.
- Запруднова Р.А. Непродолжительное действие несильных стрессоров на концентрацию катионов в плазме крови леща // Труды ИБВВ РАН. 2017а. Вып. 78 (81). С. 77–89.
- Запруднова Р.А. Ионный состав воды в аквариумах как показатель состояния рыб // Вода: химия и экология, 2016. № 5, С. 80–87.
- Запруднова Р. А. Ионная регуляция у пресноводных рыб при стрессе и болезнях // Труды ИБВВ РАН 2017б. Вып. 78 (81). С. 90–101.
- Запруднова Р.А., Васильев А.С. Состояние ионорегулирующей системы у леща из Верхней и Средней Волги в 1997 г // Тез. докл. Всерос. конф. Экологическая физиология и биохимия рыб. Ярославль, 2000. Т. I. С. 112–113.
- Запруднова Р. А., Мартемьянов В. И. Сезонные изменения концентрации катионов в плазме крови пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, № 4. С.671–676.
- Изюмов Ю.Г. Антропогенная микроэволюция пресноводных рыб // Тез. докл. 1-го конгресса ихтиологов. Астрахань, 1997. Москва, Изд-во ВНИРО. С. 40.
- Изюмов Ю.Г., Запруднова Р.А. Изменчивость морфологических и биохимических признаков леща волжских водохранилищ. // Тез. докл. V Всес. конф. экол. физиол. биохим. рыб. Севастополь 1982. Киев: Наук. думка,. 1982. Ч. 4. С.11.
- Козловская В.И., Мартемьянов В.И. Активность ацетилхолинэстеразы мозга карпа (*Cyprinus carpio* L.) при острой и хронической интоксикации фенолом // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27. № 4. С. 75–81.
- Козловская В.И., Герман А.В. Полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Водн. ресурсы. 1997. Т. 24. № 5. С. 563–569.
- Кузнецов В.А. Состояние экосистемы Куйбышевского водохранилища на современном этапе его существования // Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов: пути решения. Сб. науч. труд.. Ульяновск, 2007. С. 4–9
- Кузьмина О.Ю. Содержание электролитов в сыворотке крови и тканях русского осетра с различной степенью расслоения мышц // Физиолого-биохимический статус Волго-Каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск, 1990. С. 240–246.

- Кузьмина О.Ю. Состояние водно-солевого гомеостаза у русского осетра *Acipenser guldenstenstadti* из Волги и Днепра // Матер. междунар. симп. Экологич. физиолог. и биохим. осетровых. Ярославль, 1997а. С. 53–55.
- Кузьмина О.Ю. Водно-солевой обмен стерляди из разных районов Волжского бассейна // Матер. междунар. симп. Экологич. физиолог. и биохим. осетровых. Ярославль, 1997б. С. 55–57.
- Кузьмина О.Ю., Лукьяненко В.И., Шахматова Е.И., Наточин Ю.В. Особенности водно-солевого гомеостаза у осетровых при расслоении мышечной ткани // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 4. С. 138–143.
- Куперман Б.И., Жохов А.Е., Извекова Г.И., Таликина М.Г. Динамика зараженности лигуллидами лещей волжских водохранилищ и паразитохозяйные отношения при лигулезе // Биология внутр. вод. 1997. № 2. С. 41–49.
- Ложкина Р.А., Томилина И.И., Гапеева М.В., Комов В.Т., Щедрова Е.В. Эколого-токсикологическая характеристика Рыбинского водохранилища // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Матер. VI Всер. конф. по водн. экотоксикологии. Борок, Ярославль: Филигрань, 2017 С. 57–60.
- Лукьяненко В.И. Заключение // Физиолого-биохимический статус Волго-Каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск. 1990. С.254–258.
- Лукьяненко В.И. Рыбные запасы бассейна р. Волги // Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна, 1996. С. 72–79.
- Макрушин А.В., Запруднова Р.А. О патологическом изменении выводковой сумки *Leptodora kindti* (Cladocera, crustacea) // Зоол. журн. 2000. Т. 39. № 6. С. 742–744.
- Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в различных участках Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994. Т.34. №5. С. 727–731.
- Мартемьянов В.И. Оценка острого и хронического стресса у пресноводных рыб по показателям водно-солевого обмена // Успехи соврем. биол. 2014. Т. 134, № 6. С.573–581.
- Нагдалиев Ф.Ф. Транспорт ионов в эритроцитах пресноводных рыб в норме и под воздействием загрязнителей. Автор. дис... к.б.н. М, 1995. 24с.
- Наточин Ю.В., Лукьяненко В.И., Шахматова Е.И., Лаврова Е.А., Металлов Г.Ф. Двадцатилетний мониторинг (70-90-е годы) физико-химических параметров сыворотки крови у русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 2. С. 253–257.
- Науменко Е.В. О регуляции численности популяций у млекопитающих // Экологическая физиология животных. Ч.1. Общая экологическая физиология и физиология адаптаций. Л.: Наука, 1979. С. 318–341.
- Новиков М.А. О механизме реагирования водных экосистем на стрессовые воздействия // Успехи соврем. биол. 1994. Т. 114. Вып. 4. С. 389–393.
- Осетровые на рубеже XXI века. Междунар. Конф. Тез. докл. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. 375 с.
- Селье Г. На уровне целого организма. М.: Наука, 1972. 123с.
- Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1979. 125 с
- Силкина Н.И., Микряков Д.В., Микряков В.Р. Влияние антропогенного загрязнения на окислительные процессы в печени рыб Рыбинского водохранилища // Экология. 2012. № 5. С. 361–365
- Силкина Н.И., Микряков В.Р. Влияние антропогенного загрязнения на некоторые показатели врожденного иммунитета и окислительные процессы у леща *Abramis brama* озера Неро и Рыбинского водохранилища // Токсикол. вестн. 2017. № 2. С. 43–47.
- Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. М.: Наука, 1989. 564 с.
- Сметанин М.М., Шихова Н.М. О линейном росте леща на отдельных участках верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2000. №1. С.138–141.
- Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических веществ и перспективы рыбозаведения. Коллективная монография. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. 284 с.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Исторический обзор антропогенных изменений ихтиофауны рек центрального региона России (на примере бассейна Москвы-реки и других рек Подмосковья) // Вопр. ихтиологии. 2000. Т.40, № 2, С. 166–175
- Степанова М.А., Микряков Д.В. Численность и видовой состав эктопаразитов леща в разных плесах Рыбинского водохранилища // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2015. № 8. С. 41–44.
- Строганов Н. С. Теоретические вопросы экологической физиологии рыб в связи с усилением токсичности водной среды // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.:Наука, 1979. С.19–34
- Судаков К.В. Стресс в эволюции сообществ: пути выживания // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1995. Т. 31, № 4. С. 485–499.
- Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. 142 с.
- Флеров Б.А., Королева Э.К. Санитарно-гигиеническая и токсикологическая характеристика природной воды Верхней Волги // Гигиен. воды, санитар. охрана водоем. и почвы. 1999. № 2. С.14–15.
- Флеров Б.А., Томилина И.И., Кливленд Л., Баканов А.И., Гапеева М.В. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С.148–155.
- Хамитова М.Ф. Исследование изменений гидробиологических характеристик в условиях локальных загрязнений в регионе Средней Волги. Автореф. дис... к.б.н. Казань, 2017. 24с.

- Цепкин Е.А. Изменение промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. 1995. Т.35, № 1. С. 3–17
- Шилов И.А. Стресс как экологическое явление // Зоол. журн. 1984. Т.63, вып.6. С.805–812.
- Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.
- Шихова Р.М. Анализ колебаний роста, биомассы и численности массовых видов рыб верхневолжских водохранилищ. Автореф. дис. к.б.н. Борок, 2001. 24с.
- Экологические проблемы Верхней Волги: коллективная монография. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Экологический словарь М.: Конкорд Лтд – экопром, 1995. 202 с.
- Юрченко В.В. Метаболиты полициклических ароматических углеводородов желчи леща *Abramis brama* как показатель загрязнения Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. 2013. № 8. С.71–75.
- Chuiko G.M., Zakonnov V.V., Morozov A.A., Brodskii E.S., Shelepchikov A.A., Feshin D.B. 2010. Spatial distribution and qualitative composition of polychlorinated biphenyls and chlororganic pesticides in bottom sediments and bream (*Abramis brama* L.) from the Rybinsk Reservoir] //Inland Water Biology. V. 3. № 2. P. 193–202. Doi 10.1134/s199508291002015x
- Hilmy A.M., Badawi H., Shabana N. Physiological mechanism of toxic impact of DDT and endrin in two euryhaline freshwater fishes *Anguilla vulgaris* and *Mugil cephalus* // Comp. Biochem. Physiol. 1983. Vol. 76. P. 173.
- Stress of life. From molecules to man. Annals of the New York Academy of Sciences. Ed. P. Csermely. N.Y. Acad.Sci. N.Y., 1998. V. 851. P. 1–547.

REFERENCES

- Arshavskii I.A. 1982. Fiziologicheskie mekhanizmy i zakonomernosti individual'nogo razvitiya. [Physiological mechanisms and patterns of individual development]. M: Nauka. 270 s. [In Russian]
- Arshanitsa N.M., Bakanov A.I., Vasil'ev A.S. i dr. 1996. Kompleksnaya gidrobiologicheskaya i ikhtiotoksikologicheskaya otsenka ekologicheskogo sostoyaniya Yaroslavskoy Volgi i ee vodokhranilishch - osnovnykh istochnikov pit'evogo vodosnabzheniya naseleniya oblasti [Complex hydrobiological and ichthyotoxicological assessment of the ecological state of the Yaroslavl Volga and its reservoirs - the main sources of drinking water supply for the region's population] // Pit'evaya voda Yaroslavskoy oblasti: ekologicheskie, sanitarno-gigienicheskie i tekhnologicheskie aspekty. Materialy nauchno-prakticheskogo soveshchaniya. Yaroslavl'. S. 29–44. [In Russian]
- Arshanitsa N.M., Vasil'ev A.S., Luk'yanenko V.I. 1998. Ikhtiopatologicheskii analiz sostoyaniya zdorov'ya prirodnykh populyatsiy raznykh po ekologii vidov ryb [Ichthyopathological analysis of the health status of natural populations of fish species of different ecology] // Aktual'nye problemy ekologii Yaroslavskoy oblasti . Vypusk 1. Materialy obshchego sobraniya VVO REA. Yaroslavl', april'. Yaroslavl'. S. 78–84. [In Russian]
- Bakanov A.I., Flerov B.A. 1996. Sostoyanie soobshchestv donnykh organizmov Verkhney Volgi [The state of communities of benthic organisms of the Upper Volga] // Biologiya. vnutr. vod. № 1. S. 79–84. [In Russian]
- Bakanov A.I., Gapeeva M.V., Grebenyuk L.P., Ershov YU.V., 2000. Tomilina I.I. Otsenka kachestva donnykh otlozheniy Verkhney Volgi v predelakh Yaroslavskoy oblasti [Assessment of the quality of bottom sediments in the Upper Volga within the Yaroslavl oblast] // Biologiya. vnutr. vod. № 4. S. 163–174. [In Russian]
- Balabanova L.V. 2008. Ispol'zovanie ul'trastrukturnykh issledovaniy immunokompetentnykh kletok ryb pri opredelenii vliyaniya toksikantov na ryb [The use of ultrastructural studies on immunocompetent fish cells in determining the effect of toxicants on fish] // Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya. Mat-ly III Vser. Nauch. Konf. Yoshkar-Ola, Pushchino. S.230. [In Russian]
- Bisero V.I., Gapeeva M.V., Tsel'movich Shch.L., Shirokova M.A. 1990. Rtut' v donnykh otlozheniyakh i makrozoobentose Rybinskogo vodokhranilishcha [Mercury in bottom sediments and macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir] // Vliyanie stokov Cherepovetskogo promyshlennogo uzla na ekologicheskoe sostoyanie Rybinskogo vodokhranilishcha. Rybinsk, S. 78–83. [In Russian]
- Chuiko G.M., Zakonnov V.V., Morozov A.A., Brodskii E.S., Shelepchikov A.A., Feshin D.B. 2010. Spatial distribution and qualitative composition of polychlorinated biphenyls and chlororganic pesticides in bottom sediments and bream (*Abramis brama* L.) from the Rybinsk Reservoir] //Inland Water Biology. V. 3. № 2. P. 193–202. Doi 10.1134/s199508291002015x
- Ekologicheskie problemy Verkhney Volgi: kolektivnaya monografiya. 2001. [Ecological problems of the Upper Volga: collective monograph] Yaroslavl': iz-vo YAGTU. 427 s. [In Russian]
- Ekologicheskii slovar' 1995. [Ecological dictionary] M.: Konkort Ltd – ekoprom. 202 s. [In Russian]
- Evgen'eva T.P., Kocherezhkina E.V., Semenova I.V. 2000. Otsenka patologicheskikh izmeneniy myshechnoy tkani ryb, razvivshikhsya v rezul'tate vozdeystviya toksikologicheskikh faktorov okruzhayushchey sredy [Assessment of pathological changes in muscle tissue of fish developed as a result of exposure to toxicological environmental factors] // Tsitologiya. T. 42, № 1, S. 32–36. [In Russian]
- Evlanov I.A. 1989. Izuchenie prostranstvennoy struktury i vzai-mootnosheniy mezhdu plerotserkoidami *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) i leshchom (*Abramis brama*) Kuybyshevskogo vodokhranilishcha [The study of the spatial structure and relationships between the plerocercoids *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) and bream (*Abramis brama*) of the Kuibyshev reservoir] // Parazitologiya. T. 23, № 4. S. 281–287. [In Russian]

- Evlanov I.A., Mineev A.K., Rozenberg G.S. 1999. Otsenka sostoyaniya presnovodnykh ekosistem po morfologicheskim anomaliiyam u lichinok ryb. [Assessment of the state of freshwater ecosystems by morphological anomalies in fish larvae.] Tol'yatti: IEVB. 38 s. [In Russian]
- Flerov B.A. 1989. Ekologo-fiziologicheskie aspekty toksikologii presnovodnykh zhivotnykh. [Ecological and physiological aspects of toxicology of freshwater animals] L.: Nauka. 142 s. [In Russian]
- Flerov B.A., Koroleva E.K. 1999. Sanitarno-gigienicheskaya i toksikologicheskaya kharakteristika prirodnoy vody Verkhney Volgi [Sanitary and hygienic and toxicological characteristics of the Upper Volga water] // Gigien. vody, sanit. okhrana vodoem. i pochvy. № 2. S. 14–15. [In Russian]
- Flerov B.A., Tomilina I.I., Klivlend L., Bakanov A.I., Gapeeva M.V. 2000. Kompleksnaya otsenka sostoyaniya donnykh otlozheniy Rybinskogo vodokhranilishcha [Complex assessment of the state of bottom sediments in the Rybinsk Reservoir] // Biologiya. vnutr. vod. № 2. S. 148–155. [In Russian]
- Gapeeva M.V. 1993. Biogeokhimicheskoe raspredelenie tyazhelykh metallov v ekosisteme Rybinskogo vodokhranilishcha [Biogeochemical distribution of heavy metals in the ecosystem of the Rybinsk Reservoir] // Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha. SPb: Gidrometeoizdat. S. 42–49. [In Russian]
- German A.V., Kozlovskaya V.I. 2001. Gepatosomaticheskii indeks i biokhimicheskiy sostav pecheni leshcha Abramis brama Sheksninskogo plesa Rybinskogo vodokhranilishcha pri razlichnykh urovnyakh nakopleniya organicheskikh toksikantov [Hepatosomatic index and biochemical composition of the liver of the bream *Abramis brama* in the Sheksna reach of the Rybinsk Reservoir at various levels of accumulation of organic toxicants] // Vopr. ikhtiologii. T. 41. № 2. S. 249–252. [In Russian]
- Hilmy A.M., Badawi H., Shabana N. 1983. Physiological mechanism of toxic impact of DDT and endrin in two euryhaline freshwater fishes *Anguilla vulgaris* and *Mugil cephalus* // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 76. P. 173.
- Izyumov YU.G. 1997. Antropogennaya mikroevolyutsiya presnovodnykh ryb [Anthropogenic microevolution of freshwater fish] // Tezis. dokl. 1-go kongressa ikhtologov. Astrakhan'. Moskva, Izd-vo VNIRO. S. 40. [In Russian]
- Izyumov YU.G., Zaprudnova R.A. 1982. Izmenchivost' morfologicheskikh i biokhimicheskikh priznakov leshcha volzhskikh vodokhranilishch. [Variability of morphological and biochemical features of bream in the Volga reservoirs] // Tez. dokl. V Vses. konf. ekol. fiziol. biokhim. ryb. Sevastopol'. Kiev: Naukova dumka, Ch. 4. 1982. S. 11. [In Russian]
- Khamitova M.F. 2017. Issledovanie izmeneniy gidrobiologicheskikh kharakteristik v usloviyakh lokal'nykh zagryazneniy v regione Sredney Volgi. [The study of changes in hydrobiological characteristics in conditions of local pollution in the Middle Volga region.] Avtor. dis... k.b.n. Kazan'. 24 s. [In Russian]
- Kozlovskaya V.I., Martem'yanov V.I. 1991. Aktivnost' atsetilkholinesterazy mozga karpa (*Cyprinus carpio* L.) pri ostroy i khronicheskoy intoksikatsii fenolom [Activity of acetylcholinesterase of the brain of carp (*Cyprinus carpio* L.) under sharp and chronic intoxication with phenol] // Gidrobiologicheskii zhurn. T. 27, № 4. C. 75–81. [In Russian]
- Kozlovskaya V.I., German A.V. 1997. Polikhlorirovannyye bifenily i poliaromaticheskie uglevodorody v ekosisteme Rybinskogo vodokhranilishcha [Polychlorinated biphenyls and polyaromatic hydrocarbons in the ecosystem of the Rybinsk Reservoir] // Vodnye resursy. T. 24. № 5. S. 563–569. [In Russian]
- Kuperman B.I., Zhokhov A.E., Izvekova G.I., Talikina M.G. 1997. Dinamika zarazhennosti ligullidami leshchey volzhskikh vodokhranilishch i parazitokhozyainnye otnosheniya pri liguleze [Dynamics of infestation of bream ligulides in Volga reservoirs and parasite-host relationships in ligulosis] // Biologiya vnutr. vod. № 2. S. 41–49. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu. 1990. Soderzhanie elektrolitov v syvorotke krovi i tkanyakh russkogo osetra s razlichnoy stepen'yu rassloeniya myshts [The content of electrolytes in serum and tissues of Russian sturgeon with varying degrees of muscle bundles] // Fiziologo-biokhimicheskiy status Volgo-Kaspiyskikh osetrovyykh v norme i pri rassloenii myshechnoy tkani (kumulyativnyi politoksikoz). Rybinsk. S. 240–246. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu. 1997a. Sostoyanie vodno-solevogo gomeostaza u russkogo osetra *Acipenser guldenstenstadtii* iz Volgi i Dnepra [The state of water and salt homeostasis in the Russian sturgeon *Acipenser guldenstenstadtii* from the Volga and Dnieper Rivers] // Materialy mezhdunar. simp. Ekologich. fiziolog. i biokhim. osetrovyykh. Yaroslavl'. S. 53–55. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu. 1997b. Vodno-solevoy obmen sterlyadi iz raznykh rayonov Volzhskogo basseina [Water-salt metabolism of sterlet from different regions of the Volga River basin] // Materialy mezhdunar. simp. Ekologich. fiziolog. i biokhim. osetrovyykh. Yaroslavl'. S. 55–57. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu., Luk'yanenko V.I., Shakhmatova E.I., Natochin YU.V. 1992. Osobennosti vodno-solevogo gomeostaza u osetrovyykh pri rassloenii myshechnoy tkani [Features of water-salt homeostasis in sturgeon with a bundle of muscle tissue] // Vopr. ikhtiologii. T. 32, № 4. S. 138–143. [In Russian]
- Kuznetsov V.A. 2007. Sostoyanie ekosistemy Kuybyshevskogo vodokhranilishcha na sovremennom etape ego sushchestvovaniya [The state of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir at the present stage of its existence] // Ekologo-biologicheskie problemy vod i bioresursov: puti resheniya. Sbornik nauchnykh trudov. Ul'yanovsk. S. 4–9. [In Russian]
- Lozhkina R.A., Tomilina I.I., Gapeeva M.V., Komov V.T., Shchedrova E.V. 2017. Ekologo-toksikologicheskaya kharakteristika Rybinskogo vodokhranilishcha [Ecological and toxicological characteristics of the Rybinsk Reservoir] // Antropogennoe vliyaniye na vodnye organizmy i ekosistemy. Mat-ly VI vses. Konfer po vodnoy ekotoksikologii Borok, Yaro-slavl': Filigran'. S. 57–60. [In Russian]

- Luk'yanenko V.I. 1990. Zaklyuchenie [Conclusion] // Fiziologo-biokhimiicheskiy status Volgo-Kaspiyskikh osetrovyykh v norme i pri rassloenii myshechnoy kani (kumulyativnyy politoksikoz). Rybinsk. S. 254–258. [In Russian]
- Luk'yanenko V.I. 1996. Rybnye zapasy basseyna r. Volgi [Fish reserves in the Volga River basin] // Volzhskiy basseyn: ekologicheskaya situatsiya i puti ratsi-onal'nogo prirodopol'zovaniya. Tol'yatti: IEVB. S. 72–79.
- Makrushin A.V., Zaprudnova R.A. 2000. O patologicheskom izmenenii vyvodkovoy sumki *Leptodora kindti* (Cladocera, crustacea) [On the pathological change in the brood of *Leptodora kindti* (Cladocera, crustacea)] // Zool. zhurn. T. 39, № 6. S. 742–744. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 1994. Soderzhanie kationov v plazme, eritrotsitakh i myshtsakh leshcha *Abramis brama*, otlovlennogo v razlichnykh uchastkakh Rybinskogo vodokhranilishcha [The content of cations in plasma, red blood cells and muscles of the bream *Abramis brama*, captured in different areas of the Rybinsk Reservoir] // Vopr. ikhtiologii. T. 34, № 5. S. 727–731. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 2014. Otsenka ostrogo i khronicheskogo stressa u presnovodnykh ryb po pokazatelyam vodno-solevogo obmena [Assesment of acute and chronic stress in freshwater fish based on parameters of water-salt exchange] // Uspekhi sovrem. biol. T. 134, № 6. S. 573–581. [In Russian]
- Nagdaliev F.F. 1995. Transport ionov v eritrotsitakh presnovodnykh ryb v norme i pod vozdeystviem zagryazniteley. [Transport of ions in erythrocytes of freshwater fish in norm and under the impact of pollutants.] Avtoref. dis... k.b.n. M. 24 s. [In Russian]
- Natochin Yu.V., Luk'yanenko V.I. Shakhmatova E.I., Lavrova E.A., Metallov G.F. 1995. Dvadtsatiletnii monitoring (70–90-e gody) fiziko-khimicheskikh parametrov syvorotki krovi u russkogo osetra *Acipenser guelden staedti* [Twenty years of monitoring (70–90- years) of physico-chemical parameters of blood serum in the Russian sturgeon *Acipenser guelden staedti*] // Vopr. ikhtiologii. T. 35, № 2. S. 253–257. [In Russian]
- Naumenko E.V. 1979. O regulyatsii chislennosti populyatsiy u mlekopitayushchikh [On the regulation of the number of populations in mammals] // Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh. Ch.1. Obshchaya ekologicheskaya fiziologiya i fiziologiya adaptatsiy. L.: Nauka. S. 318–341. [In Russian]
- Novikov M.A. 1994. O mekhanizme reagirovaniya vodnykh ekosistem na stressovye vozdeystviya. [On the mechanism of the response of aquatic ecosystems to stressful effects.] // Uspekhi sovrem. biol. T. 114, vyp. 4. S. 389–393.
- Osetrovye na rubezhe XXI veka. 2000. [Sturgeon at the turn of the XXI century.] Mezhdunar. konf. Tez. dokl. Astrakhan': Izd-vo KaspNIRKH. 275 s. [In Russian]
- Sel'e G. 1972. Na urovne tselogo organizma. [At the level of the whole organism]. M.: Nauka, 123 s. [In Russian]
- Sel'e G. 1979. Stress bez distressa. [Stress without distress]. M.: Progress. 125 s. [In Russian]
- Shilov I.A. 1984. Stress kak ekologicheskoe yavlenie [Stress as an ecological phenomenon] // Zoologicheskii Zhurn. T. 63. Vyp. 6. S. 805–812. [In Russian]
- Shilov I.A. 1985. Fiziologicheskaya ekologiya zhivotnykh. [Physiological ecology of animals] M.: Vysshaya shkola. 328 s. [In Russian]
- Shikhova R.M. 2001. Analiz kolebaniy rosta, biomassy i chislennosti massovykh vidov ryb verkhnevolzhskikh vodokhranilishch. [Analysis of the growth, biomass and abundance of mass fish species in Upper Volga reservoirs] Avtoref. dis... k.b.n. Borok. 24 s. [In Russian]
- Silkina N.I., Mikryakov D.V., Mikryakov V.R. 2012. Vliyanie antropogennogo zagryazneniya na okislitel'nye protsessy v pecheni ryb Rybinskogo vodokhranilishcha [The effect of anthropogenic pollution on oxidative processes in the liver of fish of the Rybinsk Reservoir] // Ekologiya. № 5. S. 361–365. [In Russian]
- Silkina N.I., Mikryakov V.R. 2017. Vliyanie antropogennogo zagryazneniya na nekotorye pokazateli vrozhdennogo immuniteta i okislitel'nye protsessy u leshcha *Abramis brama* ozera Nero i Rybinskogo vodokhranilishcha [The effect of anthropogenic pollution on some indicators of innate immunity and oxidative processes in the bream *Abramis brama* in Lake Nero and Rybinsk Reservoir] // Toksikologicheskii vestnik. № 2. S. 43–47. [In Russian]
- Skulachev V.P. 1989. Energetika biologicheskikh membran. [Energetics of biological membranes]. M.: Nauka. 564 s. [In Russian]
- Smetanin M.M., Shikhova N.M. 2000. O lineynom roste leshcha na otdel'nykh uchastkakh verkhnevolzhskikh vodokhranilishch [On linear growth of bream in some parts of the Upper Volga reservoirs] // Biologiya vnutr. vod. № 1. S. 138–141. [In Russian]
- Sokolov L.I., Tsepkin E.A. 2000. Istoricheskiy obzor antropogennykh izmeneniy ikhtiofauny rek tsentral'nogo regi-ona Rossii (na primere basseyna Moskvy-reki i drugikh rek Podmoskov'ya) [Historical review of anthropogenic changes in the ichthyofauna of rivers in the central region of Russia (by the example of the Moskva River basin and other rivers of the Moscow region)] // Voprosy ikhtiolog. T. 40, № 2. S. 166–175. [In Russian]
- Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya v Rybinskom i Gor'kovskom vodokhranilishchakh: sostoyanie biologicheskikh veshchestv i perspektivy ryborazvedeniya. [The current ecological situation in the Rybinsk and Gorky reservoirs: the state of biological substances and the prospects for fish farming.] Kollektivnaya monografiya. Yaroslavl': Izd-vo YAGTU. 2000. 284 s. [In Russian]
- Stepanova M.A., Mikryakov D.V. 2015. Chislennost' i vidovoy sostav ektoparazitov leshcha v raznykh plesakh Rybinsko-go vodokhranilishcha [The abundance and species composition of benthic ectoparasites in different reaches of the Rybinsk Reservoir] // Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo. № 8. S. 41–44. [In Russian]
- Stress of life. From molecules to man. 1998. Annals of the New York Academy of Sciences. Ed. P. Csermely. N.Y. Acad.Sci. N.Y. V. 851. P. 1–547.

- Stroganov N. S. 1979. Teoreticheskie voprosy ekologicheskoy fiziologii ryb v svyazi s usileniem toksichnosti vod-noy sredy [Theoretical questions of the ecological physiology of fish in respect to the increase in the toxicity of the aquatic environment] // *Sovremennye voprosy ekologicheskoy fiziologii ryb*. M.: Nauka. S. 19–34. [In Russian]
- Sudakov K.V. 1995. Stress v evolyutsii soobshchestv: puti vyzhivaniya [Stress in the evolution of communities: ways of survival] // *Zh. evolyuts. biokhim. i fiziologii*. T. 31, № 4. S. 485–499. [In Russian]
- Tomilina I.I., Gapeeva M.V. 2000. Ekotoksikologicheskaya otsenka zagryazneniya kadmiem donnykh otlozheniy vodokhra-nilishch Verkhney Volgi [Ecotoxicological assessment of cadmium contamination of bottom sediments in the Upper Volga reservoirs] // *Biologiya vnutr. vod*. № 2, S. 143–147. [In Russian]
- Tsepkin E.A. 1995. Izmenenie promyslovoy fauny ryb kontinental'nykh vodoemov Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii v chetvertichnom periode [Changes in the commercial fauna of the fishes of the continental reservoirs of Eastern Europe and Northern Asia in the quaternary period] // *Vopr. ikhtiologii*. T. 35, № 1. S. 3–17. [In Russian]
- Vasil'ev A.S., Luk'yanenko V.V. 1997. Rezul'taty ikhtiopatologicheskogo obsledovaniya russkogo osetra v 1996 godu [Results of ichthyopathological examination of Russian sturgeon in 1996 year] // *V kn: Ekologicheskaya fiziologiya i biokhimiya osetrovyykh ryb. Yaroslavl'*. S. 17–19. [In Russian]
- Vliyanie stokov Cherepovetskogo promyshlennogo uzla na ekologicheskoe sostoyanie Rybinskogo vodokhranilishcha. 1990. [Impact of sewage from the Cherepovets industrial center on the ecological state of the Rybinsk Reservoir.] Rybinsk. 156 s. [In Russian]
- Yurchenko V.V. 2013. Metabolity politsiklicheskikh aromatischeskikh uglevodorodov zhelchi leshcha *Abramis brama* kak pokazatel' zagryazneniya Rybinskogo vodokhranilishcha [Metabolites of polycyclic aromatic hydrocarbons in bile of the bream *Abramis brama* as an indicator of contamination of the Rybinsk reservoir] // *Voda: khimiya i ekologiya*. № 8. S. 71–75. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1983. Izmenenie kontsentratsii kationov v plazme krovi i eritrotsitakh pri inkubatsii krovi leshcha, podvergnutogo vozdeyствию ekstremal'nykh faktorov [The change in the concentration of cations in blood plasma and erythrocytes during incubation of bream blood subjected to the effect of extreme factors] // *Biologicheskoe Nauki*. № 12. C. 51–54. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1986. Vliyanie usloviy khraneniya i obrabotki prob krovi leshcha na kontsentratsiyu kationov [The effect of storage and treatment conditions of bream blood samples on the concentration of cations] // *Biologiya vnutr. vod: Inform. byull.* № 71. S. 58–62. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1989a. Izmenenie kontsentratsii kaliya v plazme krovi leshcha in vitro pri stresse i v raznye periody godovogo tsikla. Soobshchenie 1. Izmeneniya pri stresse [The change in the concentration of potassium in the plasma of bream in vitro under stress and at different periods of the annual cycle. Communication 1. Changes under stress] // *Biologiya vnutr. vod: Inform. byull.* № 83. S. 58–61. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1989b. Izmenenie kontsentratsii kaliya v plazme krovi leshcha in vitro pri stresse i v raznye periody godovogo tsikla. Soobshchenie 2. Izmeneniya v raznye periody godovogo tsikla [The change in the concentration of potassium in the plasma of bream in vitro under stress and at different periods of the annual cycle. Communication 2. Changes in different periods of the annual cycle] // *Inform. byull. IBVV*. № 84, S. 41–44. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1991. Kontsentratsiya ionov v plazme krovi i myshtsakh u presnovodnykh ryb pered gibel'yu. [The concentration of ions in blood plasma and muscle in freshwater fish before death] // *Vopros. ikhtiol.* T. 31, S. 520–524. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1999. Izmeneniya povedeniya i ionnoy regulatsii u presnovodnykh ryb pri stresse. [Changes in behavior and ion regulation in freshwater fish under stress] // *Uspekhi sovrem. biol.* T. 119, № 3. S. 265–270.
- Zaprudnova R.A. 2003. Obmen i regulatsiya kationov u presnovodnykh ryb pri stresse. [Exchange and regulation of cations in freshwater fish under stress] *Avtoref. dis... k.b.n. Borok*. 24 s [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2005. Diagnostika perekhodnogo protsessa ot normy k patologii po pokazatelyam sistemy vodno-solevogo ravnovesiya presnovodnykh ryb [Diagnosis of the transitional process from the norm to pathology according to indicators of the system of water-salt equilibrium of freshwater fish] // *Aktual'nye problemy ekologicheskoy fiziologii, biokhimii i ge-netiki zhivotnykh. Mater. mezhd. nauch. konf. Saransk: izd-vo Mordov. un-ta*. S. 78–79. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2008. Otsenka stressoustoychivosti leshcha *Abramis brama* po obmenu ionami natriya i kaliya mezhd. organizmom i vodoy [Estimation of stress resistance of bream *Abramis brama* in respect to the exchange of sodium and potassium ions between the body and water] // *Vopr. rybolovstva*. T. 9, № 3(35), S. 697–710. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2011. Opredelenie sostoyaniya ryb po ionnym parametram [Determination of the state of fish by ionic parameters] // *Formirovanie i realizatsiya ekologicheskoy politiki na regional'nom urovne: mat-ly Y vseros. nauchn.-prakt. konf. Ch. I. Yaroslavl': Izvo YAGPU*. S. 42–48. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2012a. Obmen i regulatsiya kationov u presnovodnykh ryb v normal'nykh i ekstremal'nykh uslo-viyakh. [The exchange and regulation of cations of freshwater fish in normal and extreme conditions] // *Fiziologicheskoe, biokhimicheskoe i molekulyarno-geneticheskoe mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov. Mater. Vser. konf. s mezhd. uch. Borok*. S. 147–150. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2012b. Eritrotsitarnye kationy v adaptatsionnykh protsessakh u ryb. [Erythrocyte cations in adaptive processes in fish.] // *Fiziologicheskoe, biokhimicheskoe i molekulyarno-geneticheskoe mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov. Mater. Vser. konf. s mezhd. uch. Borok*, 2012. S. 150–153. [In Russian]

- Zaprudnova R.A. 2016. Ionnyy sostav vody v akvariumakh kak pokazatel' sostoyaniya ryb [Ionic composition of water in aquariums as an indicator of the state of fish] // Voda: khimiya i ekologiya. № 5, s. 80–87. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2017a. Neprodolzhitel'noe deystvie nesil'nykh stressorov na kontsentratsiyu kationov v plazme krovi leshcha [Short-term effect of weak stressors on the concentration of cations in plasma of blood of the bream] // Trudy IBVV RAN. Vyp. 78 (81). S. 77–89. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2017b. Ionnyaya regulyatsiya u presnovodnykh ryb pri stresse i boleznyakh [Ionic regulation in freshwater fish under stress and diseases] // Trudy IBVV RAN. Vyp. 78 (81). S. 90–101. [In Russian]
- Zaprudnova R.A., Vasil'ev A.S. 2000. Sostoyanie ionoreguliruyushchey sistemy u leshcha iz Verkhney i Sredney Volgi v 1997 g [The state of the ion-regulating system in bream from the Upper and Middle Volga in 1997 years] // Tez. dokl. Vseros. konf. Ekologicheskaya fiziologiya i biokhimiya ryb. Yaroslavl. T. I. S. 112–113. [In Russian]
- Zaprudnova R.A., Martem'yanov V.I. 1988. Sezonnye izmeneniya kontsentratsii kationov v plazme krovi presnovodnykh ryb [Seasonal changes in the concentration of cations in the plasma of freshwater fish] // Vopr. ikhtiologii. T. 28. № 4. S. 671–676. [In Russian]

ASSESSMENT OF THE STATE OF THE VOLGA POPULATIONS OF THE BREAM *ABRAMIS BRAMA* USING IONIC INDICATORS

R. A. Zaprudnova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: rimma@ibiw.yaroslavl.ru*

The diagnostic significance of ionic indicators (concentration of cations in tissues, metabolic processes between body and water, ion transport into the cell) has been assessed in respect to a stress factor; three main stages in the development of pathological changes in the system of water-salt balance have been identified: hypersynchronization, areactivity, and proper (real) pathology. Over more than 30-year monitoring of the ionic regulation in bream in the Volga basin (Rybinsk Reservoir, and in some years in the Gorky, Kuibyshev, Saratov, Volgograd, Ivankovo, Uglich reservoirs, and Lake Beloe), a relative homogeneity of the major part of the investigated material has been distinguished. The increase in individual variability of the studied parameters was observed in fish captured in highly polluted areas. In addition, the increase in the ionic concentration gradients on the membrane of cells and tissues, as well as reversible (less often irreversible) reduction and strengthening (less often weakening) of active ion transport processes is possible. The conclusion about the normal viability of bream in the Volga River basin and the presence of environmental stress factors which are not excessive is substantiated. The data obtained also make it possible to predict the possibility of deterioration of the state of fish under conditions of the increase in anthropogenic load on water bodies. The study of bream in natural conditions confirms the previously proposed on the basis of experimental data the concept of two adaptation strategies used by fish at different strength and duration of stressors: active and passive ones, which are manifested, respectively, in increasing and decreasing levels of disequilibrium (energy) of the organism (Zaprudnova, 2003).

Keywords: Volga populations of the bream, concentration of cations in tissues, ion transport, stress

ВЛИЯНИЕ ГИПОМАГНИТНЫХ УСЛОВИЙ НА ГРАВИТРОПИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ СТЕБЛЕЙ ЛЬНА (*LINUM BIENNE*) И ПЛОДОВИТОСТЬ ДАФНИЙ (*DAPHNIA MAGNA*)

А. А. Батракова¹, С. И. Сиделев¹, В. В. Крылов²

¹Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова
150057 Ярославль, пр. Матросова, 9, e-mail: batrakova_a@mail.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Исследовано влияние понижения индукции геомагнитного поля на биологические объекты из различных таксономических групп: *Daphnia magna* Straus (Branchiopoda: Daphniidae) и *Linum bienne* Mill. (Dicotyledones: Linaceae). Выяснено, что экспозиция отрезков стеблей льна в гипомангнитных условиях приводило к достоверному ингибированию их гравитропической реакции. Пребывание дафний в гипомангнитных условиях привело к достоверному снижению количества производимого потомства, что можно рассматривать как негативный биологический эффект, вызванный отсутствием геомагнитного поля.

Ключевые слова: лен, дафнии, гипомангнитные условия, геомагнитное поле, гравитропическая реакция, плодовитость.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10023

ВВЕДЕНИЕ

Эволюция жизни на Земле протекала на фоне геомагнитного поля. Однако воздействие этого абиотического фактора, на растения и животных остается слабоизученным. Исследование влияния гипомангнитных условий на живые организмы может существенно дополнить наши представления о значении геомагнитного поля для биологических объектов. Работы в этом направлении сегодня особенно актуальны, поскольку с развитием технического прогресса организмы чаще сталкиваются с условиями существенного ослабления геомагнитного поля, которые можно обнаружить, например, в метро или в экранированных сооружениях [Binhi, 2002].

В научной литературе можно найти данные о влиянии ослабления геомагнитного поля на ростовые процессы растений. Китайскими учеными были исследованы эффекты влияния гипомангнитных условий на гравитропическую реакцию и прорастание семян у сои *Glycine max* (L.). Оказалось, что если при прорастании семян корни будут направлены вверх, то угол их изгиба в гипомангнитных условиях будет меньше, чем у корней проростков, ориентированных таким же образом в немодифицированном геомагнитном поле [Mo et al., 2011]. В экспериментах с кукурузой *Zea mays* L. было установлено, что существенное ослабление геомагнитного поля приводит к значимому увеличению угла изгиба корней и торможению их роста, по сравнению с контролем [Kato, 1990]. Таким образом, гравитропическая реакция у растений разных видов в ответ на экспозицию в одном и том же факторе может быть

разнонаправленной. Установление фактов изменений этого показателя у растений, принадлежащих к другим таксонам, в частности льна *Linum bienne* Mill., при экспозиции в гипомангнитных условиях представляет определенный интерес.

Известно, также, что при содержании дафний в существенно ослабленном геомагнитном поле их продукционные показатели могут значимо модифицироваться. Экспозиция австралийских рачков *Daphnia carinata* King в гипомангнитных условиях приводила к значимому снижению размеров производимого потомства относительно контроля при несущественной разнице в количестве новорожденных. Культура *Daphnia magna* Straus, выделенная из сезонного водоема в Воронежской области, реагировала на ослабление геомагнитного поля снижением числа производимой молодежи [Krylov et al., 2013]. Значительную часть жизни дафнии размножаются партеногенетически. Существует вероятность того, что разные ответы на одно и то же воздействие у двух близких видов – это не видовая специфичность, а реакция отдельного клона в условиях ограниченной изменчивости. Для того чтобы разобраться в этом вопросе, необходимо оценить продукционные показатели у другой линии *D. magna* в ответ на экспозицию в гипомангнитных условиях.

Исходя из вышесказанного, целью работы была оценка влияния гипомангнитных условий на гравитропическую реакцию отрезков стеблей льна *L. bienne* и продукционные показатели дафний *D. magna*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования мы использовали проростки льна *L. bienne* и синхронизированную культуру *D. magna* клон Linb1.

Эксперименты с *L. bienne*

Семена вымачивали в перекиси водорода в течение двух минут, для обеззараживания, затем промывали дистиллированной водой. Проростки выращивали из семян в термостате на влажной марле при 25°C в полной темноте в течение 3–4 суток. Когда стебли льна достигали длины 3–4 см, от апикальной части проростка отрезали фрагмент стебля длиной 2–3 см. Затем, с помощью пинцета отрезки стеблей раскладывали на чашки Петри с фильтровальной бумагой, смоченной 5 мл дистиллированной воды. Во избежание возможного фототропизма, все операции проводили при красном свете. На одну чашку Петри выкладывали по 14–18 отрезков стеблей, при этом положение их базальных концов фиксировали деревянными брусками. Чашки Петри из контрольного варианта в течение 1.5 часов находились в полной темноте в условиях естественного магнитного поля Земли (интенсивность 51.7 мкТл, наклонение 72.05°). Отрезки стеблей из экспериментального варианта в течение 1.5 часов экспонировались в полной темноте в гипомагнитных условиях.

Для ослабления геомагнитного поля использовали стакан, изготовленный из двух 1 мм слоёв пермаллоя (прецизионного сплава с магнитно-мягкими свойствами, состоящего из железа и никеля), куда помещали чашки Петри. Измерения величины индукции магнитного поля были выполнены при помощи трёхкомпонентного феррозондового магнитометра НВ0302А (НПО «ЭНТ», Санкт-Петербург, Россия) непосредственно до и после экспериментов. Индукция магнитного поля внутри стакана составляла 0.1–0.2 мкТл. Эксперименты были выполнены в трёх независимых повторностях.

Фиксацию биологического ответа проводили с помощью фотоаппарата Power Shot S110 (Canon, Япония). Фотосъемку проводили при искусственном освещении. Проростки аккуратно выкладывали на темный картон, чтобы угол их изгиба был отчетливо виден. Угол изгиба проростков определяли вручную, с помощью линейки, простого карандаша и транспортира. Для оценки различий между средними значениями угла изгиба проростков в контроле и опыте использовали t-критерий Стьюдента.

Эксперименты с *D. magna*

Работу выполняли в соответствии со стандартной методикой [Токсикологические методы..., 1999 (Toxicological control..., 1999)]. Молодь, в возрасте не старше 1 суток, отбирали случайным образом и с помощью пипетки помещали в отдельные емкости, заполненные 50 мл отстоянной аэрированной водопроводной воды. В опытах было использовано 30 рачков. Этих дафний разделили случайным образом на 2 группы по 15 особей в каждой. Одна группа являлась контролем и содержалась в естественном геомагнитном поле. Другая группа на протяжении всего эксперимента находилась в гипомагнитных условиях. Для создания гипомагнитных условий были использованы кольца Гельмгольца, подключенные к источникам постоянного тока АКИП-1103 (Manson Eng. Indust. Ltd, Китай). Перед экспериментом при помощи магнитометра НВ0599Б (НПО «ЭНТ», Россия) определялись величина индукции и направление вектора геомагнитного поля в месте проведения экспериментов. Для создания гипомагнитных условий на обмотку двух пар колец Гельмгольца подавался ток такой силы, чтобы генерируемое магнитное поле было равным по силе, но противоположным по направлению вертикальной и горизонтальной компонентам геомагнитного поля. При этом, за счет суперпозиции, в центре системы двух пар колец Гельмгольца генерируемое постоянное магнитное поле в значительной степени компенсировало геомагнитное.

Эксперименты проводили с 24 апреля по 16 мая 2017 г. Обе группы дафний содержались в одном помещении, где соблюдался оптимальный для развития рачков температурный режим: 21±1°C за исключением двух дней 30 апреля и 1 мая, когда температура понижалась до 17±1°C. Световой режим соответствовал естественному циклу освещенности. В качестве корма для дафний использовали суспензию зеленых водорослей рода *Chlorella*. Кормление дафний проводили ежедневно.

В контрольных и экспериментальных группах ежедневно учитывали смертность производителей и подсчитывали количество отрожденной молоди для каждой самки. На основе этих данных рассчитывали день появления первого потомства, среднюю плодовитость за время эксперимента и общее количество производимого потомства в контроле и опыте.

Распределение данных соответствовало нормальному, поэтому достоверность различий между средними значениями в контроле и

опыте оценивали при помощи t-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты экспериментов с *L. bienne*

Гипомагнитные условия значимо влияли на величину гравитропического изгиба у отрезков стеблей льна. Средний угол изгиба фрагментов стеблей в контрольных вариантах составил 20.25 ± 2.05 (здесь и далее данные представлены как среднее \pm стандартная ошибка) градусов ($n = 48$), в экспериментальных – 12.29 ± 1.20 градусов ($n = 69$). Различия между контролем и опытом были достоверны: $t = 3.57$, $p < 0.001$.

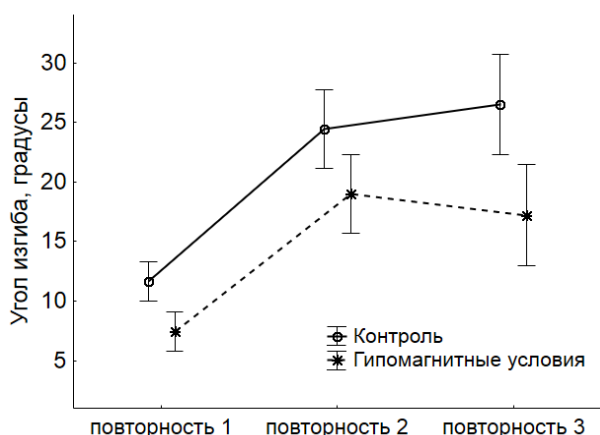


Рис. 1. Угол изгиба отрезков стеблей льна в экспериментальных и контрольных вариантах для каждой повторности опыта.

Fig. 1. Gravitropic curvature of flax segments in the experimental and control variants for each replication.

Эксперименты с *L. bienne*

Исходя из того, что повторности опыта не влияли на исследуемый показатель, можно заключить, что эксперимент выполнен методически корректно.

Мы наблюдали ингибирование гравитропической реакции в отрезках стеблей льна, что согласуется с эффектом, обнаруженным ранее в экспериментах с соей *G. max* [Mo et al., 2011] и отличается от реакции кукурузы *Z. mays* на ослабление геомагнитного поля [Kato, 1990]. Следует сказать, что лен и соя, показавшие однотипный ответ на экспозицию в гипомагнитных условиях, относятся к двудольным растениям, тогда как кукуруза к однодольным.

Гравитропический ответ отрезков стеблей льна на магнитное воздействие регистри-

ровали ранее в экспериментах с низкочастотными магнитными полями. Экспонирование этого биологического объекта в комбинированном магнитном поле с параметрами резонанса для ионов кальция сопровождалось значимой стимуляцией гравитропической реакции. Экспонирование отрезков стеблей льна в комбинированном магнитном поле с параметрами резонанса для ионов калия приводило к достоверному уменьшению среднего угла гравитропического изгиба [Белова, Леднев, 2000 (Belova, Lednev, 2000)]. По мнению исследователей, модуляция ростовых процессов под влиянием переменных магнитных полей происходит за счет влияния этого фактора на некоторые биохимические процессы с участием протеинкиназы С и кальмодулина [Lednev, 1991]. При этом биофизическая модель влия-

Результаты экспериментов с *D. magna*

К окончанию эксперимента смертность рачков в контроле составила 6.66%, а в опыте 13.33%. Разница в смертности рачков между контрольным и опытным вариантами менее 10% в пределах погрешности метода [Токсикологические методы..., 1999 (Toxicological control..., 1999)].

В контроле первое потомство появилось в среднем на 8.07 ± 0.27 сутки. В экспериментальной линии первый выводок появился на свет в среднем на 8.13 ± 0.41 сутки. Различия между контролем и опытом по этому показателю были не значимы ($t = 0.14$, $p = 0.89$, $n_1 = n_2 = 15$).

Средняя плодовитость дафний в одном выводке составила 7.73 ± 0.41 новорожденных особей в экспериментальной группе и 9.19 ± 0.40 в контроле. Согласно критерию Стьюдента, различия между контрольной и опытной группой по этому показателю были значимы ($t = 2.53$, $p < 0.05$, $n_1 = 12$, $n_2 = 14$). Количество производимого потомства в четырех первых выводках в эксперименте составило в среднем 30.93 ± 1.64 особей, в контроле 36.5 ± 1.57 . Так же, как и в случае со средней плодовитостью, различия между контрольным и экспериментальным вариантом были значимы ($t = 2.45$, $p < 0.05$, $n_1 = 12$, $n_2 = 14$).

ОБСУЖДЕНИЕ

ровали ранее в экспериментах с низкочастотными магнитными полями. Экспонирование этого биологического объекта в комбинированном магнитном поле с параметрами резонанса для ионов кальция сопровождалось значимой стимуляцией гравитропической реакции. Экспонирование отрезков стеблей льна в комбинированном магнитном поле с параметрами резонанса для ионов калия приводило к достоверному уменьшению среднего угла гравитропического изгиба [Белова, Леднев, 2000 (Belova, Lednev, 2000)]. По мнению исследователей, модуляция ростовых процессов под влиянием переменных магнитных полей происходит за счет влияния этого фактора на некоторые биохимические процессы с участием протеинкиназы С и кальмодулина [Lednev, 1991]. При этом биофизическая модель влия-

ния слабых переменных магнитных полей на биосистемы, предложенная В.В. Ледневым, подразумевает наличие геомагнитного поля [Belova, Pancheliuga, 2010]. Вероятно, отсутствие этого фактора в наших экспериментах повлияло на магнито-зависимые биохимические процессы, модулирующие гравитропический ответ, тем же образом, что и воздействие комбинированного магнитного поля с параметрами резонанса для ионов калия.

Эксперименты с *D. magna*

В наших экспериментах воздействие гипомагнитных условий приводило к сокращению средней плодовитости на одну самку за 22 дня за счет сокращения количества производимого потомства в первом, третьем, четвертом и пятом выводках. Это можно рассматривать как негативный биологический эффект ослабления геомагнитного поля.

Таким образом, наши результаты, полученные с использованием клона Linb1, согласуются с описанным ранее эффектом влияния гипомагнитных условий культуру дафний, выделенную из сезонного водоема в Воронежской области [Krylov et al., 2013]. Сокращение производимого потомства у *D. magna* можно рассматривать как маркерную реакцию рачков данного вида на ослабление геомагнитного поля.

В естественных условиях сокращение количества и размеров потомства, производимого дафниями, может привести к уменьшению потенциала для освоения окружающей среды [Alekseev, Lampert, 2004]. Это указывает на заметную экологическую роль геомагнитного поля среди других абиотических факторов окружающей среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова Н.А., Леднев В.В. Активация и ингибирование гравитропической реакции растений с помощью слабых комбинированных магнитных полей // Биофизика. 2000. Т. 45. № 6. С. 1102–1106.
- Токсикологические методы контроля // Методика определения токсичности воды по смертности и изменению плодовитости дафний. М.: Гос. комитет РФ по охране окружающей среды, 1999. 35 с.
- Alekseev V., Lampert W. Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulicaria* Forbes // Hydrobiologia. 2004. Vol. 526. № 1. P. 225–230.
- Belova N.A., Pancheliuga V.A. Lednev's model: theory and experiment // Biophysics. 2010. Vol. 55. № 4. P. 661–674.
- Binhi V.N. Magnetobiology: Underlying Physical Problems. London: Academic Press, 2002.
- Kato R. Effects of a very low magnetic fields on the gravitropic curvature of Zea roots // Plant Cell Physiol. 1990. Vol. 31. № 4. P. 565–568.
- Krylov V.V., Bolotovskaya I.V., Osipova E.A. The response of European *Daphnia magna* Straus and Australian *Daphnia carinata* King to changes in geomagnetic field // Electromagn. Biol. Med. 2013. Vol. 32. № 1. P. 30–39.
- Lednev V.V. Possible mechanism for the influence of weak magnetic fields on biological systems // Bioelectromagnetics. 1991. Vol. 12. № 2. P. 71–75.
- Mo W.C., Zhang Z.J., Liu Y., Zhai G.J., Jiang Y.D., et al. Effects of a hypogeomagnetic field on gravitropism and germination in soybean // Adv. Space Res. 2011. Vol. 47. № 9. P. 1616–1621.

REFERENCES

- Alekseev V., Lampert W. Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulicaria* Forbes // Hydrobiologia. 2004. Vol. 526. № 1. P. 225–230.
- Belova N.A., Lednev V.V. Aktivatsiya i ingibirovaniye gravitropicheskoy reaktsii rasteniy s pomoshch'yu slabykh kombinirovannykh magnitnykh poley [Activation and inhibition of the gravitropic reaction of plants by the weak combined magnetic fields] // Biofizika. 2000. T. 45. № 6. S. 1102–1106. [In Russian]
- Belova N.A., Pancheliuga V.A. Lednev's model: theory and experiment // Biophysics. 2010. Vol. 55. № 4. P. 661–674.
- Binhi V.N. Magnetobiology: Underlying Physical Problems. London: Academic Press, 2002.
- Kato R. Effects of a very low magnetic fields on the gravitropic curvature of Zea roots // Plant Cell Physiol. 1990. Vol. 31. № 4. P. 565–568.
- Krylov V.V., Bolotovskaya I.V., Osipova E.A. The response of European *Daphnia magna* Straus and Australian *Daphnia carinata* King to changes in geomagnetic field // Electromagn. Biol. Med. 2013. Vol. 32. № 1. P. 30–39.
- Lednev V.V. Possible mechanism for the influence of weak magnetic fields on biological systems // Bioelectromagnetics. 1991. Vol. 12. № 2. P. 71–75.
- Mo W.C., Zhang Z.J., Liu Y., Zhai G.J., Jiang Y.D., et al. Effects of a hypogeomagnetic field on gravitropism and germination in soybean // Adv. Space Res. 2011. Vol. 47. № 9. P. 1616–1621.
- Toxicological control methods. 1999. Metodika opredeleniya toksichnosti vody po smertnosti i izmeneniyu plodovitosti dafnii [Methods of Determining the Toxicity of Water by the Mortality and Fecundity Changes in Daphnids], Moscow: Gos. Komitet RF po Okhrane Okruzhayushchei Sredy. 35 s. [In Russian]

THE INFLUENCE OF HYPOMAGNETIC CONDITIONS ON GRAVITROPIC REACTION IN FLAX STEMS AND FECUNDITY IN *DAPHNIA MAGNA*

A. A. Batrakova¹, S. I. Sidelev¹, V. V. Krylov²

¹*P.G. Demidov Yaroslavl State University, 150057 Yaroslavl, Russia, e-mail: batrakova_a@mail.ru*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Yaroslavl oblast, Russia*

The effects of the absence of geomagnetic field on biological objects from various taxa (*Daphnia magna* Straus and *Linum bienne* Mill.) were studied. It was found out that the exposure of flax stems segments to hypomagnetic conditions led to a significant decrease in the average angle of the gravitropic bending. The influence of hypomagnetic conditions on daphnids led to a significant decrease in the number of produced offspring. This effect could be considered as a negative biological consequence caused by the absence of geomagnetic field.

Keywords: flax, daphnia, hypomagnetic conditions, geomagnetic field, gravitropic reaction, fecundity

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ И ВЕКТОРНОГО ПОТЕНЦИАЛА МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ГРАВИТРОПИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ СТЕБЛЕЙ ЛЬНА (*LINUM BIENNE*) И ПЛОДОВИТОСТЬ ДАФНИЙ (*DAPHNIA MAGNA*)

В. В. Крылов¹, А. А. Батракова², А. Н. Камшилин³, О. Д. Зотов⁴, Б. И. Клайн⁴

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

²Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова

150057 Ярославль, пр. Матросова, 9

³Институт физики Земли им. О.Ю. Шмидта РАН

123995 Москва, ул. Большая Грузинская, 10 стр. 1

⁴Геофизическая обсерватория «Борок» ИФЗ РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Исследовано влияние электромагнитных полей и векторного магнитного потенциала на биологические объекты из различных таксономических групп: *Daphnia magna* Straus (Branchiopoda: Daphniidae) и *Linum bienne* Mill. (Dicotyledones: Linaceae). Биологическая эффективность векторного магнитного потенциала не нашла экспериментального подтверждения в рамках данных экспериментов. Полученные результаты указывают на необходимость учета всего множества факторов, генерируемых источниками векторного потенциала, при планировании подобных экспериментов.

Ключевые слова: лен, дафнии, векторный магнитный потенциал, гравитропическая реакция, плодовитость.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-10024

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к изучению влияния слабых магнитных полей порядка геомагнитного на биологические объекты сохраняется на протяжении нескольких десятилетий [Zhadin, 2001; Бинги, 2011 (Binhi, 2011)]. Предложено несколько гипотез относительно механизма таких эффектов [Belova, Pancheliuga, 2010; Lagroye et al., 2011]. В отдельных публикациях [Anosov, Trukhan, 2003; Трухан, Аносов, 2007 (Trukhan, Anosov, 2007); Аносов и др., 2008 (Anosov et al., 2008)] встречаются сообщения о том, что помимо магнитного поля на биологические объекты может повлиять используемый в электродинамике магнитный векторный потенциал. Эффект Ааронова-Бома [Aharonov, Bohm, 1959] позволяет некоторым исследователям рассматривать векторный потенциал как поле, способное оказывать воздействие на физические процессы. В то же время существуют сомнения относительно возможности влияния векторного потенциала на биологические объекты [Бинги, 2011 с. 224–230 (Binhi, 2011, р. 224–230)].

Обнаруженные нами экспериментальные работы в этом направлении вызывают вопросы относительно методической проработки опытов. В частности, в некоторых экспериментах для создания безроторного векторного потенциала была использована конструкция из самарий-кобальтовых магнитов, замкнутых с помощью стальных магнитопроводов в кольцевую систему [Anosov, Trukhan, 2003; Трухан, Аносов, 2007 (Trukhan, Anosov, 2007);

Аносов и др., 2008 (Anosov et al., 2008)]. Авторы этих работ сообщают, что из-за неточности сборки устройства в месте расположения биологических образцов присутствовало остаточное магнитное поле рассеяния, составляющее доли мТл. Магнитные поля с такой величиной индукции могут оказывать существенное воздействие на биологические объекты [Krylov, 2008; Belova, Pancheliuga, 2010; Lagroye et al., 2011]. Для уменьшения влияния поля рассеяния авторы использовали цилиндрический стальной экран, сверху и снизу которого располагали биологические образцы [Anosov, Trukhan, 2003; Трухан, Аносов, 2007 (Trukhan, Anosov, 2007); Аносов и др., 2008 (Anosov et al., 2008)]. Однако ослабление постоянного поля Земли, также является значимым фактором, влияющим на живые системы [Kantserova et al., 2017; Binhi, Prato, 2017; Talikina et al., 2017]. Таким образом, биологические образцы в опубликованных ранее экспериментальных исследованиях подвергались воздействию следующих комбинаций факторов: векторный потенциал и остаточное поле рассеяния (без экранирования) или векторный потенциал и существенно измененное геомагнитное поле (в случае экранирования). То есть, на основании опубликованных данных невозможно сделать однозначный вывод о том, что именно приводило к описанным авторами биологическим эффектам [Anosov, Trukhan, 2003; Трухан, Аносов, 2007 (Trukhan, Anosov, 2007); Аносов и др., 2008 (Anosov et al., 2008)]: векторный

потенциал или изменения магнитного поля Земли.

Целью данной работы было исследование возможного влияния электромагнитных полей и векторных потенциалов на растительные и животные организмы.

Для генерации векторных потенциалов авторы использовали разработанный в ИФЗ РАН под руководством А.Н. Камшилина трансформаторный датчик тока (ТДТ), входя-

щий в состав бесконтактного измерителя плотности тока в проводящих средах [Волкова и др., 2011 (Volkova et al., 2011)]. Такие измерители широко используются в геоэлектрических исследованиях [Казначеев и др., 2011 (Kaznacheev et al., 2011); Камшилин, Казначеев, 2016 (Kamshilin, Kaznacheev, 2016)]. В работе авторы использовали ТДТ как возбудитель полей, в которых были экспонированы живые организмы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования авторы выбрали чувствительные к различным электромагнитным полям виды [Белова, Леднев, 2000 (Belova, Lednev, 2000); Krylov, 2008]: лён двулетний *Linum bienne* Mill. и большая дафния *Daphnia magna* Straus.

Для генерации векторного потенциала использовали ТДТ, представляющие собой замкнутые тороидальные магнитопроводы из магнитомягкого сплава МДС277. Внутренний диаметр кольца ТДТ равнялся 104 мм. Снаружи магнитопровода находилась обмотка из 5000 витков медного провода диаметром 0.2 мм (индуктивность 20 Гн). При подаче тока на обмотку магнитное поле создавалось внутри магнитопровода, векторный потенциал этого поля был сосредоточен внутри пространства, окруженного кольцом ТДТ, и в ближней зоне перпендикулярной плоскости кольца.

Постоянный векторный потенциал.

Для оценки биологических эффектов постоянного векторного потенциала использовали гравитропическую реакцию в отрезках стеблей *L. bienne*. Семена льна проращивали 3–4 суток в термостате при 25 °С в специальных растильнях. Во время этого процесса свет в термостат не поступал. Когда проростки достигали длины 4–5 см, от их апикальной части отрезали развивающиеся листовые пластинки. Затем, отступив 3 см, отрезали базальную часть проростка. Полученные фрагменты стеблей длиной 3 см раскладывали горизонтально на чашки Петри с фильтровальной бумагой, смоченной 5 мл дистиллированной воды. На одну чашку выкладывали по 15–20 отрезков стеблей льна. Положение их базальных концов фиксировали деревянными брусками. Во избежание возможного фототропизма, указанные выше операции проводили в красном свете. Фрагменты стеблей в чашках Петри подвергались экспозиции в контрольных и экспериментальных условиях в полной темноте в течение 2-ух часов. Такое время экспозиции было определено как оптимальное на основе результатов предварительных экспериментов, в которых

оценивали зависимость угла вертикального отклонения апикальной части отрезков стеблей льна от времени нахождения в горизонтальном положении.

При подаче постоянного тока на обмотку ТДТ авторы регистрировали остаточное магнитное поле рассеяния. Измерения выполняли при помощи феррозондового магнитометра НВ0599Б (НПО “ЭНТ”, Санкт-Петербург, Россия). Ток силой 0.2 А, который использовали в экспериментах, возбуждал в месте расположения биологических образцов остаточное магнитное поле рассеяния в пределах 75–80 мкТл. Для объективных выводов в отношении возможных биологических эффектов магнитного векторного потенциала нам необходимо было экранировать магнитное поле рассеяния и предусмотреть дополнительный экспериментальный вариант, в котором геомагнитное поле будет ослаблено до того же значения.

Для экранирования образцов авторы использовали два цилиндрических стакана диаметром 95 мм, изготовленных из двухслойного пермаллоя. Внутри обоих стаканов размещали малые чашки Петри диаметром 80 мм с отрезками стеблей льна. Снаружи одного из стаканов находился ТДТ, генерирующий постоянный векторный потенциал. Поскольку экспозицию фрагментов стеблей проводили в темноте во избежание возможного фототропизма, фактор затенения образцов стаканами, важный в опытах с использованием других объектов, был неактуальным. Внутри обоих стаканов в месте расположения биологических образцов были проведены измерения индукции магнитного поля в горизонтальном и вертикальном направлении, как при наличии, так и при отсутствии тока в обмотке ТДТ. Результаты прямых измерений подтвердили одинаковую величину ослабления индукции поля внутри стаканов до значения 1 ± 0.1 мкТл. В качестве контрольных условий использовали немодифицированное геомагнитное поле, где также размещали чашку Петри с отрезками стеблей льна. Таким образом, в экспериментах иссле-

довали 3 варианта воздействий: геомагнитное поле (контроль), векторный потенциал в гипомагнитных условиях (без остаточного магнитного поля рассеяния) и гипомагнитные условия.

После экспозиции апикальные части фрагментов стеблей отклонялись от горизонтальной плоскости за счет гравитропической реакции. Для регистрации этого биологического ответа отрезки стеблей льна выкладывали на темный картон, и проводили фотосъемку с помощью фотоаппарата *Canon* (Япония). Затем на полученных снимках при помощи программы *ImagePro Plus* (Media Cybernetics, USA) определяли угол изгиба для каждого образца. На основе этих измерений рассчитывали средний угол изгиба отрезков стеблей льна в каждой группе.

Эксперимент был проведен в 4 независимых и разделенных во времени повторностях. Статистическую значимость различий между контрольными и экспериментальными вариантами определяли при помощи критерия Даннета при $p < 0.05$.

Переменный векторный потенциал.

Для оценки биологических эффектов переменного векторного потенциала использовали продукционные показатели размножающихся партеногенетически рачков *D. magna*.

Переменный векторный потенциал генерировали при помощи ТДТ, на обмотку которого подавали переменное напряжение 4В, 500 Гц от генератора сигналов ГЗ-56. Ранее было показано, что переменное магнитное поле с частотой 500 Гц и величиной индукции 1.8 мкТл снижает выживаемость, увеличивает сроки созревания, влияет на количество и размеры производимого потомства у дафний, при непрерывном содержании рачков в этих условиях [Krylov, 2008].

Поскольку рабочий объем внутри ТДТ был ограничен, каждая исследованная группа состояла из 10 особей. Все экспериментальные процедуры соответствовали стандартной методике биотестирования [Методика..., 1999 (Metodika..., 1999)]. Дафнии содержались в контрольных условиях (геомагнитное поле) или экспонировались в переменном векторном потенциале с первого дня жизни до появления первого потомства. Оценивали: выживаемость рачков (число живых дафний к моменту появления первого потомства), время появления первого потомства и численность потомства в первом выводке. Эти показатели исчерпывающе отражают влияние различных факторов на физиологические процессы у дафний [Zaffagnini, 1987].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Постоянный векторный потенциал.

Заметно, что угол изгиба отрезков стеблей льна из всех экспериментальных вариантов был ниже в сравнении с контрольными значениями. Причем в двух повторностях опыта угол изгиба стеблей значимо снижался после

экспозиции в гипомагнитных условиях, как в присутствии, так и в отсутствии постоянного векторного потенциала (Табл. 1). Значимых изменений этого показателя, вызванных векторным потенциалом, авторы не зарегистрировали.

Таблица 1. Оценка влияния постоянного векторного потенциала в условиях экранирования на гравитропическую реакцию в отрезках стеблей льна

Table 1. An estimation of constant vector potential influence on the gravitropic curvature in flax segments under shielding conditions

Повторность Replication	Контроль Control	Гипомагнитные условия Hypomagnetic conditions	Гипомагнитные условия и векторный потенциал Hypomagnetic conditions and vector potential
1	23.50 ± 3.40	19.50 ± 3.25	22.09 ± 2.79
2	23.81 ± 3.79	16.60 ± 3.32*	10.56 ± 1.48*
3	16.31 ± 2.23	15.75 ± 1.60	15.13 ± 2.73
4	10.77 ± 1.91	7.13 ± 1.04*	7.81 ± 0.91*

Примечание. Данные представлены как среднее ± стандартная ошибка; звездочками обозначены достоверные отличия от контроля при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, критерий Даннета).

Note. Data are represented as mean ± standard error; asterisks denote significant differences from the control at $p < 0.05$ (one-way ANOVA, Dunnett's test).

Чтобы убедиться в чувствительности гравитропической реакции именно к экспозиции в гипомагнитных условиях, мы провели

отдельный эксперимент без применения экранирующих стаканов из пермаллоя (табл. 2). Угол изгиба отрезков стеблей льна в кон-

трольных и опытных группах различался незначимо. То есть, без применения пермалловых экранов наблюдавшийся в предыдущем эксперименте эффект снижения угла изгиба стеблей отсутствовал. Исследуемый показатель реагировал в основном на ослабление геомагнитного поля, а не на присутствие постоянного векторного потенциала.

Переменный векторный потенциал.

Результаты эксперимента приведены в таблице 3. Экспозиция в переменном векторном потенциале не повлияла на выживаемость и созревание (время появления первого потомства) дафний. Однако, в одной из двух повторностей опыта, действие исследуемого фактора привело к снижению численности производимого потомства, после экспонирования родительских особей в ТДТ. Этот эффект повлек за собой снижение числа потомков в объединенной опытной выборке по сравнению с контролем

Таблица 3. Оценка влияния переменного векторного потенциала на выживаемость и продукционные показатели *D. magna*

Table 3. An estimation of alternating vector potential influence on the survival and fecundity in *D. magna*

Группа Group	Выживаемость, % Survival, %	Появление первого потомства, сут. Day of the first offspring appearance	Число потомков в первом выводке Number of neonates in the first brood
Контроль	90	6.89±0.11	8.78±0.60
Повторность 1	100	6.80±0.13	8.10±0.67
Повторность 2	100	6.90±0.10	6.40±0.65*
Две повторности суммарно	100	6.85±0.08	7.25±0.50†

Примечание. В двух последних столбцах данные представлены как среднее ± стандартная ошибка; звездочками обозначены достоверные отличия от контроля при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, критерий Даннета).

Note. Data in the last two columns are represented as mean ± standard error; asterisks denote significant differences from the control at $p < 0.05$ (one-way ANOVA, Dunnett's test).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего, необходимо отметить, что проведенные исследования – это первая практическая попытка использования ТДТ в качестве источника магнитных векторных потенциалов. Данный подход, в отличие от конструкции из самарий-кобальтовых магнитов, замкнутых с помощью стальных магнитопроводов в кольцевую систему [Anosov, Trukhan, 2003; Трухан, Аносов, 2007 (Trukhan, Anosov, 2007); Аносов и др., 2008 (Anosov et al., 2008)], позволяет генерировать переменные векторные потенциалы и электрические поля. На наш взгляд, ТДТ могут успешно использоваться в биофизических экспериментах, нацеленных на исследование биологических эффектов этих факторов.

Обнаруженная нами модуляция угла гравитропического изгиба у отрезков стеблей льна в ответ на изменение магнитного фона, но

на уровне статистической тенденции. В другой повторности опыта, экспозиция родительских особей в ТДТ не привела к изменению числа новорожденных рачков.

Таблица 2. Оценка влияния постоянного векторного потенциала на гравитропическую реакцию в отрезках стеблей льна

Table 2. An estimation of constant vector potential influence on the gravitropic curvature in flax segments

Повторность Replication	Контроль Control	Векторный потенциал Vector potential
1	26.15 ± 4.16	20.25 ± 2.42
2	21.60 ± 2.22	22.33 ± 1.84
3	17.78 ± 2.16	16.45 ± 2.47

Примечание. Данные представлены как среднее ± стандартная ошибка.

Note. Data are represented as mean ± standard error.

не постоянного векторного потенциала согласуется с имеющимися данными. В частности группа под руководством Н.И. Богатиной, работая с проростками кресс-салата, обнаружила, что слабые постоянные МП с величиной индукции более 2-4 мкТл, воспроизводимые внутри пермаллового экрана, стимулировали гравитропическую реакцию корней. При генерации полей с меньшей интенсивностью число отклоняющихся от горизонтальной плоскости корней в выборке резко сокращалось [Богатина и др., 2006 (Bogatina et al., 2006)]. Более того гравитропическая реакция корней кукурузы, кресс-салата и гороха [Богатина и др., 2005 (Bogatina et al., 2005); Шейкина и др., 2008 (Sheykina et al., 2008); Богатина и др., 2011 (Bogatina et al., 2011)] значимо модулировалась НЧ МП с «резонансными» параметрами согласно модели, предложенной В.В. Ледневым

[Belova, Pancheliuga, 2010]. Н.А. Белова и В.В. Леднев показали, что экспозиция отрезков стеблей трех видов цветковых растений: проса, льна и клевера в НЧ МП с параметрами резонанса для ионов кальция согласно модели параметрического резонанса в биосистемах (85.6 мкТл, 35.6 Гц на фоне геомагнитного поля 46.5 мкТл в качестве постоянной компоненты) приводила к значимому увеличению угла изгиба по сравнению с контролем, находившемся в геомагнитном поле [Белова, Леднев, 2000 (Belova, Lednev, 2000)]. При использовании НЧ МП с параметрами резонанса для ионов калия (85.6 мкТл, 54.7 Гц на фоне геомагнитного поля 46.5 мкТл в качестве постоянной компоненты) наблюдали обратный эффект. Вероятно, магнитные поля оказывают влияние на одно из звеньев в цепи процессов от восприятия растением силы тяжести до, собственно, формирования тропизма.

Результаты экспериментов с дафниями также не позволяют утверждать о биологической эффективности переменного векторного потенциала. При подаче переменного тока на ТДТ, помимо векторного потенциала генерируется ещё и переменное электрическое поле, прямые измерения которого авторы не проводили. То есть биологические образцы были экспонированы в комбинации факторов, а наблюдаемые эффекты могли возникнуть как вследствие воздействия каждого из них, так и в результате влияния взаимодействия переменного электрического поля и переменного векторного потенциала.

Эффекты воздействия комбинации факторов, генерируемой при подаче переменного тока на ТДТ, были менее выраженными, по сравнению с эффектами магнитных полей. В частности при действии переменного магнитного поля (500 Гц 1.8 мкТл) на рачков наблюдали снижение выживаемости и более продолжительные сроки созревания дафний [Krylov, 2008], чего не регистрировали в данном эксперименте. Изменения в числе производимого потомства – более «тонкий» показатель. Когда неблагоприятный фактор довольно слаб, родительская особь благополучно справляется с этим воздействием (выживаемость и созревание не меняются) за счет перераспределения ресурсов между родительским организмом и потомством, в основном, за счет резорбции яиц [Aleksiev, Lampert, 2004].

Полученные нами результаты не подтвердили биологическую эффективность векторного потенциала магнитного поля. Однако существует вероятность того, что реакции биологических объектов на этот фактор носит видоспецифичный характер, и использованные нами тест-системы не воспринимают векторные потенциалы магнитного поля. Можно также предположить, что векторные потенциалы с другими параметрами повлияют на живые системы. Кроме этого, полученные результаты указывают на необходимость учета всего множества факторов, генерируемых источниками векторного потенциала, при планировании подобных экспериментов.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аносов В.Н., Емец В.И., Заико В.М., Сускова В.С., Трухан Э.М., Цыпин А.Б. Воздействие вариации векторного потенциала на параметры моноцитарно-макрофагальной системы мышей в лабораторных условиях // Биофизика. 2008. Т. 53. № 2. С. 378–383.
- Белова Н.А., Леднев В.В. Активация и ингибирование гравитропической реакции растений с помощью слабых комбинированных магнитных полей // Биофизика. 2000. Т. 45. № 6. С. 1102–1106.
- Бинги В.Н. Принципы электромагнитной биофизики. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2011. 591 с.
- Богатина Н.И., Шейкина Н.В., Кордюм Е.Л. Влияние комбинированного магнитного поля на гравитропическую реакцию растений и спектр электромагнитного излучения, генерируемого ими в процессе роста // Радиофизика и электроника. 2005. Т. 10. № 2. С. 331–335.
- Богатина Н.И., Шейкина Н.В., Кордюм Е.Л. Влияние ориентации корней относительно комбинированного магнитного поля на изменение гравитропической реакции корней кресс-салата и кукурузы. Эксперимент и новая гипотеза, механизм адаптации // Физика живого. 2011. Т. 19. №2. С. 13–23.
- Богатина Н.И., Шейкина Н.В., Кордюм Е.Л. Изменения гравитропической реакции, вызванные постоянным магнитным полем // Биофизический вестник. 2006. № 17. С. 78–82.
- Волкова Е.Н., Камшилин А.Н., Казначеев П.А., Попов В.В. Устройство для измерения компонент вектора плотности тока в проводящих средах // Патент RU 2483332. 2011. МПК7 G01V 3/08.
- Казначеев П.А., Камшилин А.Н., Попов В.В. Измерение локальной плотности тока в земной коре // Вестник МЭИ. 2011. № 5. С. 57–63.
- Камшилин А.Н., Казначеев П.А. Технические и методические особенности активного геоэлектрического мониторинга // Системы контроля окружающей среды. 2016. № 4. С. 7–13.
- Токсикологические методы контроля // Методика определения токсичности воды по смертности и изменению плодovitости дафний. М.: Гос. комитет РФ по охране окружающей среды, 1999. 35 с.

- Трухан Э.М., Аносов В.Н. Векторный потенциал как канал информационного воздействия на живые объекты // Биофизика. 2007. Т. 52. № 2. С. 376–381.
- Шейкина Н.В., Бондаренко В.А., Богатина Н.И. Влияние внешних магнитных шумов на гравитропическую реакцию растений и на амплитуду и спектр генерируемого ими в процессе роста магнитного шума // Биофизический вестник. 2008. № 20. С. 96–107.
- Aharonov Y., Bohm D. Significance of electromagnetic potentials in the quantum theory // Phys. Rev. 1959. Vol. 115. P. 485–491.
- Alekseev V., Lampert W. Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulicaria* Forbes // Hydrobiologia. 2004. Vol. 526. № 1. P. 225–230.
- Anosov V.N., Trukhan E.M. A new approach to the problem of weak magnetic fields: an effect on living objects // Dokl. Biochem. Biophys. 2003. Vol. 392. P. 274–278.
- Binhi V.N., Prato F.S. Biological effects of the hypomagnetic field: an analytical review of experiments and theories // PLoS One. 2017. Vol. 12. № 6. e0179340.
- Kantserova N.P., Krylov V.V., Lysenko L.A., Ushakova N.V., Nemova N.N. Effects of hypomagnetic conditions and reversed geomagnetic field on calcium-dependent proteases of invertebrates and fish // Izv. Atmos. Ocean. Phys. 2017. Vol. 53. № 7. P. 719–723.
- Krylov V.V. Impact of alternating electromagnetic field of ultralow and low frequencies upon survival, development, and production parameters in *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) // Inland Water Biol. 2008. Vol. 1. № 2. P. 134–140.
- Lagroye I., Percherancier Y., Juutilainen J., De Gannes F.P., Veyret B. ELF magnetic fields: animal studies, mechanisms of action // Prog. Biophys. Mol. Biol. 2011. Vol. 107. P. 369–373.
- Talikina M.G., Izumov Yu.G., Krylov V.V. The impact of hypomagnetic conditions and light deprivation on mitosis of germ cells and body length of prelarvae in roach (*Rutilus rutilus* L.) // Inland Water Biol. 2017. Vol. 10. № 2. P. 243–245.
- Zaffagnini F. Reproduction of *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1987. Vol. 45. P. 245–284.
- Zhadin M.N. Review of Russian literature on biological action of DC and low-frequency AC magnetic fields // Bioelectromagnetics. 2001. Vol. 22. P. 27–45.

REFERENCES

- Aharonov Y., Bohm D. Significance of electromagnetic potentials in the quantum theory // Phys. Rev. 1959. Vol. 115. P. 485–491.
- Alekseev V., Lampert W. Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulicaria* Forbes // Hydrobiologia. 2004. Vol. 526. № 1. P. 225–230.
- Anosov V.N., Emetz V.I., Zaiko V.M., Suskova V.S., Trukhan E.M., Tsypin A.B. Vozdeystviye variatsii vektornogo potentsiala na parametry monotsitarno-makrofagal'noy sistemy myshey v laboratornykh usloviyakh [Effect of vector potential variation on monocyte-macrophage system parameters of mice in laboratory conditions] // Biofizika. 2008. T. 53. № 2. S. 378–383. [In Russian]
- Anosov V.N., Trukhan E.M. A new approach to the problem of weak magnetic fields: an effect on living objects // Dokl. Biochem. Biophys. 2003. Vol. 392. P. 274–278.
- Belova N.A., Lednev V.V. Aktivatsiya i inhibirovaniye gravitropicheskoy reaktsii rasteniy s pomoshch'yu slabykh kombinirovannykh magnitnykh poley [Activation and inhibition of the gravitropic reaction of plants by the weak combined magnetic fields] // Biofizika. 2000. T. 45. № 6. S. 1102–1106. [In Russian]
- Belova N.A., Pancheliuga V.A. Lednev's model: theory and experiment // Biophysics. 2010. Vol. 55. № 4. P. 661–674.
- Binhi V.N. Principles of Electromagnetic Biophysics. Moscow: FIZMATLIT, 2011. 591 s. [In Russian]
- Binhi V.N., Prato F.S. Biological effects of the hypomagnetic field: an analytical review of experiments and theories // PLoS One. 2017. Vol. 12. № 6. e0179340.
- Bogatina N.I., Sheykina N.V., Kordyum Ye.L. Izmeneniya gravitropicheskoy reaktsii, vyzvannyye postoyannym magnitnym polem [Changes in the gravitropic reaction caused by a constant magnetic field] // Biofizicheskiy vestnik. 2006. № 17. S. 78–82. [In Russian]
- Bogatina N.I., Sheykina N.V., Kordyum Ye.L. Vliyaniye kombinirovannogo magnitnogo polya na gravitropicheskuyu reaktsiyu rasteniy i spektr elektromagnitnogo izlucheniya, generiruyemogo imi v protsesse rosta [Influence of a combined magnetic field on the gravitropic reaction of plants and the spectrum of electromagnetic radiation generated by them during growth] // Radiofizika i elektronika. 2005. T. 10. № 2. S. 331–335. [In Russian]
- Bogatina N.I., Sheykina N.V., Kordyum Ye.L. Vliyaniye oriyentatsii korney otnositel'no kombinirovannogo magnitnogo polya na izmeneniye gravitropicheskoy reaktsii korney kress-salata i kukuruzy. Eksperiment i novaya gipoteza, mekhanizm adaptatsii [Effect of orientation of the roots relative to the combined magnetic field on the change in the gravitropic reaction of the roots of watercress and maize. Experiment and a new hypothesis, the mechanism of adaptation] // Fizika zhivogo. 2011. T. 19. № 2. S. 13–23. [In Russian]
- Kamshilin A.N., Kaznacheyev P.A. Tekhnicheskiye i metodicheskiye osobennosti aktivnogo geoelektricheskogo monitoringa [Technical and methodological features of active geoelectric monitoring] // Sistemy kontrolya okruzhayushchey sredy. 2016. № 4. S. 7–13. [In Russian]

- Kantserova N.P., Krylov V.V., Lysenko L.A., Ushakova N.V., Nemova N.N. Effects of hypomagnetic conditions and reversed geomagnetic field on calcium-dependent proteases of invertebrates and fish // *Izv. Atmos. Ocean. Phys.* 2017. Vol. 53. № 7. P. 719–723.
- Kaznacheyev P.A., Kamshilin A.N., Popov V.V. Izmereniye lokal'noy plotnosti toka v zemnoy kore [Measurement of local current density in the Earth's crust] // *Vestnik MEI*. 2011. № 5. S. 57–63. [In Russian]
- Krylov V.V. Impact of alternating electromagnetic field of ultralow and low frequencies upon survival, development, and production parameters in *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) // *Inland Water Biol.* 2008. Vol. 1. № 2. P. 134–140.
- Lagroye I., Percherancier Y., Juutilainen J., De Gannes F.P., Veyret B. ELF magnetic fields: animal studies, mechanisms of action // *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 2011. Vol. 107. P. 369–373.
- Sheykina N.V., Bondarenko V.A., Bogatina N.I. Vliyaniye vneshnikh magnitnykh shumov na gravitropicheskuyu reaktsiyu rasteniy i na amplitudu i spektr generiruyemogo imi v protsesse rosta magnitnogo shuma [Influence of external magnetic noise on the gravitropic reaction of plants and on the amplitude and spectrum of magnetic noise generated by them during growth] // *Biofizicheskiy vestnik*. 2008. № 20. S. 96–107. [In Russian]
- Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. The impact of hypomagnetic conditions and light deprivation on mitosis of germ cells and body length of prelarvae in roach (*Rutilus rutilus* L.) // *Inland Water Biol.* 2017. Vol. 10. № 2. P. 243–245.
- Toxicological control methods. 1999. Metodika opredeleniya toksichnosti vody po smertnosti i izmeneniyu plodovitosti dafnii [Methods of Determining the Toxicity of Water by the Mortality and Fecundity Changes in Daphnids], Moscow: Gos. Komitet RF po Okhrane Okruzhayushchei Sredy. 35 s. [In Russian]
- Trukhan E.M., Anosov V.N. Vektornii potentsial kak kanal informatsionnogo vozdeystviya na zhivyye ob'yekty [Vector potential as a channel of informational effect on living objects] // *Biofizika*. 2007. T. 52. № 2. S. 376–381. [In Russian]
- Volkova E.N., Kamshilin A.N., Kaznacheyev P.A., Popov V.V. Ustroystvo dlya izmereniya komponent vektora plotnosti toka v provodyashchikh sredakh [The device for measuring the components of the current density vector in conducting media] // Patent RU 2483332. 2011. MPK7 G01V 3/08. [In Russian]
- Zaffagnini F. Reproduction of *Daphnia* // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 1987. Vol. 45. P. 245–284.
- Zhadin M.N. Review of Russian literature on biological action of DC and low-frequency AC magnetic fields // *Bioelectromagnetics*. 2001. Vol. 22. P. 27–45.

THE INFLUENCE OF ELECTROMAGNETIC FIELDS AND VECTOR POTENTIAL OF MAGNETIC FIELD ON GRAVITROPIC REACTION IN FLAX STEMS AND FECUNDITY IN DAPHNIA MAGNA

V. V. Krylov¹, A. A. Batrakova², A. N. Kamshilin³, O. D. Zotov⁴, B. I. Klain⁴

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Yaroslavl oblast, Russia, e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru*

²*P.G. Demidov Yaroslavl State University, 150057 Yaroslavl, Russia*

³*Schmidt Institute of Physics of the Earth Russian Academy of Sciences, 123995 Moscow, Russia*

⁴*Borok Geophysical Observatory IPE RAS, 152742 Borok, Yaroslavl oblast, Russia*

The effects of electromagnetic fields and vector magnetic potential on biological objects from various taxa (*Daphnia magna* Straus and *Linum bienne* Mill.) were studied. The experiments did not confirm a biological effectiveness of the vector magnetic potential. Obtained results indicate the necessity of taking into account all the factors generated by the sources of the vector potential when planning such experiments.

Keywords: flax, daphnia, vector magnetic potential, gravitropic reaction, fecundity

Научное издание

В. В. Крылов, Ю. Г. Изюмов, М. Г. Таликина, Т. А. Subbotkina, М. F. Subbotkin, Vo Thi Ha, Ю. В. Чеботарева, Г. А. Папченкова, Н. И. Комова, А.В. Комова, Р. А. Запруднова, А. А. Батракова, С. И. Сиделев, А. А. Батракова, А. Н. Камшилин, О. Д. Зотов, Б. И. Клайн

Труды ИБВВ РАН, 2018, вып. 84(87)

Подписано в печать 20.10.2018. Формат 60×90 1/8.
Усл. печ. л.16,25. Заказ № 18201. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru