

**ВЛИЯНИЕ ВРЕМЕННОГО СМЕЩЕНИЯ СУТОЧНОЙ
ГЕОМАГНИТНОЙ ВАРИАЦИИ НА ЭМБРИОНЫ ПЛОТВЫ
Rutilus rutilus L. СРАВНЕНИЕ С ЭФФЕКТАМИ
ИМИТАЦИИ ГЕОМАГНИТНЫХ БУРЬ**

© 2017 г. В.В. Крылов*, Е.А. Осипова*, Н.А. Панкова*, М.Г. Таликина*,
Ю.В. Чеботарева*, Ю.Г. Изюмов*, А.А. Батракова**, В.А. Непомнящих*

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок Некоузского района Ярославской области

**Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, 150057, Ярославль, проезд Матросова, 9

E-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 26.09.16 г.

После доработки 06.02.17 г.

Исследованы эффекты влияния смещения суточной геомагнитной вариации на 6 и 12 ч относительно смены дня и ночи на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* L. Обнаружено, что пребывание эмбрионов в условиях смещения суточной геомагнитной вариации стимулирует пролиферацию blastomeres и приводит к более раннему вылуплению предличинок из икринок. После пребывания эмбрионов в условиях смещения суточной геомагнитной вариации было отмечено увеличение двигательной активности рыб в крестообразном лабиринте, снижение числа лучей в анальном плавнике, перераспределение числа позвонков в отделах позвоночника, увеличение числа отверстий сейсмодатчиковой системы на предкрышечной и нижнечелюстной костях у сеголетков. Описанные эффекты подобны обнаруженным ранее эффектам влияния имитации геомагнитной бури на эмбриогенез плотвы. Полученные результаты подтверждают гипотезу, согласно которой геомагнитная буря воспринимается организмом как сильная вариация геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций, которая случилась в необычное время относительно первичного синхронизатора циркадных биологических ритмов – смены дня и ночи.

Ключевые слова: эмбриогенез, митотический индекс, двигательная активность, морфологические признаки, суточная геомагнитная вариация, геомагнитная буря.

Большое количество публикаций описывает биологические эффекты естественных геомагнитных бурь, а также биологические эффекты, полученные в экспериментах, имитирующих геомагнитные бури [1–17]. Одним из возможных механизмов влияния бурь на живые системы называют нарушение циркадных биологических ритмов, водителем для которых, по мнению некоторых исследователей, выступает регулярная суточная вариация геомагнитного поля [5, 18–20]. В подтверждение этой гипотезы можно привести факты корреляции уровня гормона мелатонина, синтез которого имеет выраженную циркадную ритмичность [21], с индексами геомагнитной активности [13–17], а также вовлеченность магнорецепторного белка и криптохрома, связанных с восприятием изменений геомагнитного поля у животных [22–24], в систему поддержания циркадных биологических ритмов [25,26]. В рамках данной гипотезы геомагнитная буря воспринимается организмом

как очень сильное возмущение суточной вариации геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций, не согласующееся с естественным циклом освещенности – другим синхронизатором циркадных биологических ритмов. Биологические эффекты геомагнитных бурь при этом возникают вследствие десинхронизации двух водителей ритма. В качестве косвенного подтверждения описанной гипотезы можно рассматривать результаты экспериментов с различными видами растений и животных, в которых исследовались биологические эффекты имитации широкополосного сигнала сильной геомагнитной бури в диапазоне 0–5 Гц и двух его частотных составляющих в диапазонах 0–0,001 Гц и 0,001–5 Гц. Было показано, что на исследованные объекты одинаково значимо влияют только широкополосный сигнал бури и его составляющая в диапазоне 0–0,001 Гц [5]. Другими словами, организмы реагировали на медленные флуктуации геомагнитного поля,

близкие по продолжительности суточной геомагнитной вариации, но не совпадающие с ней во времени.

Если такой механизм действительно имеет место в живых системах, то эффекты, подобные влиянию геомагнитной бури, должны проявляться при смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, мы провели эксперимент, в котором исследовали влияние смещения суточной геомагнитной вариации на 6 и 12 ч относительно смены дня и ночи на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* L. Данный объект был выбран исходя из того, что ранее была исследована реакция плотвы на имитацию геомагнитной активности [6–11,27]. Для комплексной оценки эффекта десинхронизации водителей циркадных биологических ритмов мы использовали показатели митотического деления зародышевых клеток эмбрионов плотвы через сутки после оплодотворения; поведенческие реакции личинок, мальков и сеголетков плотвы в крестообразном лабиринте; морфологические параметры у сеголетков плотвы. Ранее было обнаружено, что указанные биологические показатели изменяются в ответ на действие флуктуаций магнитного поля, имитирующих геомагнитную активность, во время эмбриогенеза [6–9]. Кроме этого, такой набор исследуемых параметров позволил нам оценить непосредственные и отдаленные биологические эффекты десинхронизации водителей циркадных ритмов на разных уровнях организации живой материи в пределах одного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Биологические объекты и экспериментальные воздействия. Объектом экспозиции в условиях десинхронизации водителей циркадных ритмов были развивающиеся эмбрионы плотвы. Половые продукты были получены от 8 самок и 10 самцов плотвы из маточного стада, содержащегося на прудовой базе «Сунога» ИБВВ РАН. Осеменение проводили сухим способом, после чего икру помещали в кристаллизаторы с речной водой (около 3 тыс. икринок в каждом варианте опыта), которую меняли дважды в сутки. Развитие эмбрионов проходило при температуре 15–19°C.

В качестве экспериментального воздействия использовали два варианта десинхронизации водителей циркадных биологических ритмов: смещение суточной геомагнитной вариации на 6 ч относительно смены дня и ночи (ночные геомагнитные события происходят утром); смещение суточной геомагнитной вариации на 12 ч относительно смены дня и ночи (ночные гео-

магнитные события происходят днем). Для этого в магнитоспокойный период непосредственно перед выполнением экспериментов (с 7 по 11 мая 2015 г.) в лаборатории была проведена предварительная регистрация суточной геомагнитной вариации трехкомпонентным магнитометром НВ0302А (НПО «Энт», Россия). Затем флуктуации магнитного поля, соответствующие суточной геомагнитной вариации, воспроизводили в установке для генерации и компенсации магнитных полей [28]. Зарегистрированный сигнал суточной геомагнитной вариации подавали по двум каналам цифро-аналогового преобразователя на отдельные системы колец Гельмгольца с задержкой 6 и 12 ч. При этом естественные суточные вариации геомагнитного поля внутри систем колец Гельмгольца были скомпенсированы в режиме реального времени. Экспозицию проводили с 12-го по 19-е мая 2015 г. Геомагнитная обстановка в это время была преимущественно спокойной: среднее значение k -индекса, регистрируемого Центром прогнозов космической погоды ИЗМИРАН (приблизительно в 260 км от места проведения экспериментов), составило 2,63 (стандартная ошибка 0,13, $n = 64$).

Сразу после оплодотворения два кристаллизатора с развивающимися эмбрионами помещали в рабочий объем двух систем колец Гельмгольца экспериментальной установки, где воспроизводили условия смещения суточной геомагнитной вариации на 6 и 12 ч относительно смены дня и ночи. В этих условиях эмбрионы плотвы развивались в течение восьми суток от оплодотворения до массового вылупления предличинок. Контрольный вариант находился в естественных условиях (суточная геомагнитная вариация не смещена относительно смены дня и ночи). Во время экспериментов естественный ход смены дня и ночи сохранялся не модифицированным. Освещенность в местах расположения кристаллизаторов была одинаковой. Количество живых эмбрионов и динамику вылупления предличинок подсчитывали дважды в сутки при помощи счетных сеток, нанесенных на дно кристаллизаторов.

Оценка показателей митотического деления зародышевых клеток эмбрионов. По 40 эмбрионов из экспериментальных и контрольных вариантов фиксировали на стадии поздней бластулы (24 ч после оплодотворения) в смеси этанола и ледяной уксусной кислоты (3 : 1) для последующего анализа. Цитогенетический анализ проводили на тотальных давленных препаратах, окрашенных ацетоорсеином [29].

При анализе учитывали общее число просматриваемых клеток, количество клеток с нормальными митозами и количество клеток с митотическими отклонениями по стадиям (мета-

Таблица 1. Размеры плотвы в различных возрастных группах и размеры крестообразных лабиринтов, использованных в экспериментах

Возрастная группа	Длина тела плотвы, мм (среднее \pm ошибка среднего)	Параметры использованных лабиринтов			
		Длина коридора, мм	Ширина коридора, мм	Высота, мм	Уровень воды, мм
Личинки	7,99 \pm 0,11	16	8	20	15
Молодь	13,74 \pm 0,22	24	16	20	15
Сеголетки	62,25 \pm 0,87	110	95	80	70

фаза, анафаза и телофаза). Критериями нарушений были: наличие хромосомных и хроматидных мостов и полумостов, отставание хромосом при расхождении к полюсам и присутствие их фрагментов в цитоплазме [30,31]. Показателем активности размножения эмбриональных клеток служил митотический индекс, оцениваемый как число делящихся клеток по отношению к числу просмотренных клеток и выраженный в промилле.

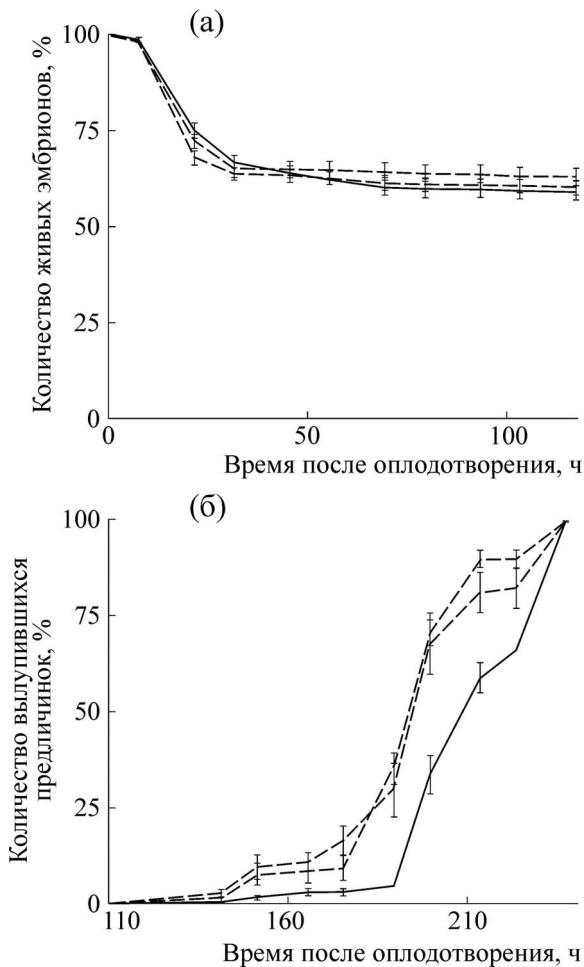
Оценка поведенческих реакций в крестообразном лабиринте. Были исследованы поведенческие реакции в трех возрастных группах *R.utilus*, подвергавшихся воздействию смещения суточной геомагнитной вариации в эмбриогенезе. Сразу после экспозиции поведенческие тесты были проведены с личинками плотвы (11–12-е сутки индивидуального развития). По 50 личинок из каждой группы поместили в отдельные аквариумы. Здесь они развивались в течение 30 суток, затем эта молодь плотвы была использована для поведенческих тестов. Кроме этого, по 500 личинок сразу после экспозиции поместили в пруды на стационаре «Сунога» на 4 месяца. После этого сеголетки из прудов также были использованы для поведенческих тестов.

Поведенческие тесты во всех возрастных группах рыб были проведены по следующей схеме. Для экспериментов использовали крестообразные лабиринты из белого пластика, размеры которых зависели от размеров исследуемых рыб (табл. 1). Коридоры лабиринта ориентировали по сторонам света. Лабиринт был скрыт от экспериментатора и внешних ориентиров ширмой из белого матового вспененного полиэтилена. Над лабиринтом размещался щит из белого пластика с отверстием для объектива видеокамеры, вырезанным в центре. Каждую рыбу помещали в лабиринт только один раз. Видеозапись передвижений личинок и молоди производили в течение 15 мин, сеголетков – в течение 25 мин с помощью видеокамеры HC-X900M (Panasonic, Япония). Считали, что рыба посетила коридор, если ее голова пересекала условную черту, отделяющую его от центральной площадки. Перед проведением каждого тес-

та до посадки очередной рыбы лабиринт поворачивали на 90° против часовой стрелки для устранения влияния возможных ориентиров внутри арены на получаемые результаты. После каждого теста воду в лабиринте заменяли.

Личинки и молодь активно передвигались в крестообразном лабиринте, однако некоторые сеголетки могли на протяжении всего теста оставаться неподвижными. Таких рыб не использовали для оценки поведенческих показателей. При анализе видеозаписи передвижения рыб в лабиринте регистрировали общее число и частоту посещений каждого из четырех коридоров. Для оценки влияния исследуемых факторов на предпочтение посещать отдельные коридоры применяли дисперсионный анализ. Двигательную активность определяли как общее число посещений рыбой всех коридоров лабиринта. Оценивали также латерализацию поворотов при выходе из коридоров лабиринта: для каждой рыбы рассчитывали абсолютное значение предпочтения поворачивать в одну или другую сторону при выходе из лабиринта в процентах по формуле $(R - L)/(R + L) \times 100$, где R и L – число поворотов направо и налево соответственно.

Оценка морфологических параметров у сеголетков. По окончании поведенческих экспериментов с сеголетками плотвы каждая рыба была использована для морфологического анализа. У сеголетков определяли длину тела до конца чешуйного покрова (SL), массу тела (Q), число чешуй в боковой линии (ll), число мягких лучей в грудном (P), брюшном (V) спинном (D) и анальном (A) плавниках. Осевой скелет препарировали по методике Яковлева с соавторами (1981). 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 последние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами. Позвонки переходного отдела отличаются от хвостовых отсутствием нижнего остистого отростка.



Динамика смертности эмбрионов (а) и вылупления предличинок плотвы *R. rutilus* в контрольном и экспериментальных вариантах. Планки погрешности соответствуют стандартной ошибке среднего значения.

У рыб определяли также общее число позвонков с нарушениями развития. Таковыми считали деформации тел и дуг позвонков, сращения позвонков, сращения невральных и гемальных дуг соседних позвонков, незамкнутые невральные или гемальные дуги, несращение дуги с телом позвонка, перемещение основания невральной или гемальной дуги на соседний позвонок, отсутствие ветвей невральных или гемальных дуг, наличие дополнительных ветвей невральной или гемальной дуги [32]. Отдельно было подсчитано число сращений позвонков.

Кроме этого, у сеголеток определяли число отверстий в каналах сейсмочувствительной системы на костях *frontale* (*Fr*), *parietale* (отдельно в субокулярном (*ParSo*) и субтемпоральном (*ParSt*) каналах), *dentale* (*Dent*) и *praeperculum* (*Pr*).

Статистическая обработка данных. Исследуемые показатели были протестированы на соблюдение условий нормальности распределения (критерий Шапиро–Уилка) и гомогенности (критерий Левена). Если данные условия были соблюдены, то достоверность различий между контролем и экспериментальными группами оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (апостериорный LSD-критерий). Если распределение данных отличалось от нормального, то достоверность различий между средними значениями в контроле и экспериментальных группах рассчитывали с помощью критерия Краскела–Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значимых различий между контролем и вариантами опыта в выживаемости эмбрионов от оплодотворения до начала вылупления обнаружено не было (рисунок, а). Максимальная смертность во всех вариантах наблюдалась в первые сутки после оплодотворения, что типично для раннего развития карповых рыб. Со вторых суток доля живых икринок снижалась незначительно, составив к началу вылупления около 60%. В обоих экспериментальных вариантах массовое вылупление предличинок из икринок произошло значительно раньше по сравнению с контролем (рисунок, б).

Показатели митотического деления зародышевых клеток эмбрионов плотвы в контроле и в условиях десинхронизации водителей циркадных ритмов приведены в табл. 2. Заметно стимулирующее воздействие влияния смещения суточной геомагнитной вариации на 6 и 12 ч относительно смены дня и ночи на пролиферацию бластомеров. При этом экспозиция эмбрионов в варианте с 12-часовым смещением приводила к достоверному, по сравнению с контролем, увеличению митотического индекса. Этот эффект был обусловлен достоверным увеличением числа делящихся клеток в стадии метафазы (табл. 2). Кроме этого, различия на уровне статистической тенденции были обнаружены между контрольными эмбрионами и эмбрионами, экспонированными в 6-часовом смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи, в частоте встречаемости хромосомных aberrаций в делящихся бластоцитах.

Личинки, молодь или сеголетки плотвы из контрольных и опытных вариантов не показали достоверного предпочтения отдельных коридоров в крестообразном лабиринте. Во всех исследованных группах также не было обнаружено значимой латерализации поворотов при выходе из коридоров лабиринта. Однако мы наблюдали увеличение двигательной активно-

Таблица 2. Локомоторная активность в разных возрастных группах плотвы

Возрастная группа	Вариант	Среднее число посещений коридоров \pm ошибка среднего	<i>n</i>
Личинки	Контроль	114,77 \pm 15,35	13
	6-часовое смещение	105,50 \pm 14,79	14
	12-часовое смещение	164,44 \pm 13,84*	16
Молодь	Контроль	71,00 \pm 8,10	19
	6-часовое смещение	86,72 \pm 8,32	18
	12-часовое смещение	101,39 \pm 8,32*	18
Сеголетки	Контроль	79,30 \pm 10,86	10
	6-часовое смещение	54,90 \pm 10,86	10
	12-часовое смещение	84,71 \pm 12,98	7

Примечание. * – Достоверные отличия от контроля ($p < 0,05$) внутри каждой возрастной группы.

Таблица 3. Показатели митотического деления зародышевых клеток у эмбрионов плотвы из контрольных и экспериментальных вариантов

Показатели	Контроль	6-часовое смещение	12-часовое смещение
Все бластоциты	26276	14563	10517
Все митозы	1451	790	760
Митотический индекс, ‰	57,16 \pm 4,39	63,57 \pm 8,36	78,93 \pm 10,15*
Стадии митоза, ‰:			
– метафаза, норма	29,53 \pm 2,39	35,74 \pm 4,39	40,79 \pm 5,03*
– метафаза, aberrации	0,17 \pm 0,07	0,56 \pm 0,26	0,55 \pm 0,26
– анафаза + телофаза, норма	26,63 \pm 2,39	25,28 \pm 3,83	36,13 \pm 5,70**
– анафаза + телофаза, aberrации	0,84 \pm 0,26	1,99 \pm 0,62**	1,46 \pm 0,50
Итого митозов, ‰:			
– нормальных	56,16 \pm 4,33	61,02 \pm 7,51	76,92 \pm 10,19*
– aberrантных	1,00 \pm 0,27	2,55 \pm 0,98**	2,01 \pm 0,56

Примечание. * – Достоверные отличия от контроля ($p < 0,05$); ** – различия между контрольным и экспериментальным вариантами на уровне статистической тенденции ($0,05 < p < 0,1$).

сти у рыб из варианта 12-часового смещения суточной геомагнитной вариации по сравнению с контролем и вариантом 6-часового смещения во всех возрастных группах (табл. 3). Эти различия были достоверны для личинок и молоди плотвы.

Экспозиция в исследуемых факторах во время эмбриогенеза привела впоследствии к различиям в нескольких морфологических показателях (табл. 4). В частности, сеголетки из экспериментальных вариантов были значительно крупнее контрольных рыб. У сеголетков, раннее развитие которых прошло в условиях смещения суточной геомагнитной вариации на 6 ч относительно смены дня и ночи, наблюдали снижение числа лучей в анальном плавнике и увеличение числа отверстий сейсмодатчика системы

на *praeoperculum*. Рыбы, экспонированные во время эмбриогенеза в условиях смещения суточной геомагнитной вариации на 12 ч, достоверно отличались от контроля средним числом позвонков в грудном и хвостовом отделах позвоночника. Однако такое перераспределение не сказалось на общем числе позвонков. Кроме этого, у сеголетков из данной группы наблюдалось увеличение числа отверстий сейсмодатчика системы на нижнечелюстной кости на уровне статистической тенденции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленная стимуляция митотического деления зародышевых клеток плотвы в ответ на воздействие смещения суточной геомагнитной

Таблица 4. Морфологические показатели у сеголетков плотвы из контрольных и экспериментальных вариантов

Показатели	Контроль	6-часовое смещение	12-часовое смещение	<i>n</i>
SL, мм	50,82 ± 0,91	63,27 ± 0,50**	58,78 ± 0,80**	18–19
<i>Q</i> , г	1,98 ± 0,12	4,12 ± 0,13**	3,23 ± 0,13**	18–19
<i>ll</i>	42,88 ± 0,24	43,39 ± 0,26	43,24 ± 0,28	17–18
<i>P</i>	16,16 ± 0,16	15,94 ± 0,15	16,29 ± 0,14	17–19
<i>V</i>	8	8,11 ± 0,08	8,17 ± 0,09	18–19
<i>D</i>	10,05 ± 0,09	9,94 ± 0,05	10	18–19
<i>A</i>	10,32 ± 0,11	9,94 ± 0,05*	10,22 ± 0,10	18–19
<i>vert.</i>	42,00 ± 0,15	42,33 ± 0,21	42,06 ± 0,21	18–19
<i>vert.a.</i>	16,37 ± 0,23	16,94 ± 0,17	17,11 ± 0,14*	18–19
<i>vert.i.</i>	3,05 ± 0,14	3,28 ± 0,16	2,94 ± 0,15	18–19
<i>vert.c.</i>	15,42 ± 0,12	15,11 ± 0,11	15,00 ± 0,11*	18–19
Число позвонков с аномалиями	8,22 ± 2,13	9,44 ± 1,66	8,53 ± 1,46	9–16
Число срощений позвонков	1,17 ± 0,17	1,80 ± 0,25	1,80 ± 0,29	6–10
Число отверстий сейсмодатчика системы в				
<i>Fr</i>	5,50 ± 0,17	5,39 ± 0,14	5,50 ± 0,12	18–19
<i>ParSo</i>	0,95 ± 0,09	0,94 ± 0,06	1,06 ± 0,10	18–19
<i>ParSt</i>	1,89 ± 0,13	1,61 ± 0,16	1,88 ± 0,21	17–19
<i>Dent</i>	2,94 ± 0,19	3,27 ± 0,15	3,50 ± 0,22***	15–16
<i>Pr</i>	7,21 ± 0,22	7,83 ± 0,17*	7,59 ± 0,19	17–19

Примечание. * – Достоверные отличия от контроля ($p < 0,05$); ** – достоверные отличия от контроля ($p < 0,001$); *** – различия между контрольным и экспериментальным вариантами на уровне статистической тенденции ($0,05 < p < 0,1$). Обозначения признаков приведены в разделе «Материалы и методы».

вариации на 6 и 12 ч относительно смены дня и ночи имеет сходный характер с обнаруженным ранее эффектом усиления пролиферативной активности бластомеров после экспозиции в имитации сильной геомагнитной бури. В частности, в экспериментах, проведенных в 2010–2011 гг., эмбрионы плотвы с момента оплодотворения подвергались воздействию имитации двух сильных геомагнитных бурь продолжительностью 24 ч с различной картиной флуктуаций геомагнитного поля. Было установлено, что воздействие обеих бурь приводит к усилению митотической активности бластоцитов [6]. Следствием увеличения пролиферативной активности бластомеров в экспериментальных группах стало более раннее вылупление предличинок. Подобный эффект также наблюдался ранее после воздействия имитации геомагнитной бури на эмбрионы плотвы в течение первых 24 часов развития [7].

Воздействие смещения суточной геомагнитной вариации на эмбрионы плотвы сказалось в дальнейшем на поведенческих показателях в основном так же, как и экспозиция в имитации

геомагнитной бури. Прежде всего, в данном исследовании не было обнаружено предпочтений коридоров крестообразного лабиринта личинками, молодью и сеголетками плотвы, развившимися из экспонированных эмбрионов. Ранее, в экспериментах 2013 г., сеголетки плотвы, подвергавшиеся действию имитации умеренной геомагнитной бури в эмбриогенезе, также посещали коридоры крестообразного лабиринта в случайной последовательности [8]. Увеличение же двигательной активности у плотвы, подвергавшейся воздействию смещения суточной геомагнитной вариации на 12 ч относительно смены дня и ночи, согласуется с отмеченными ранее эффектами у другого представителя карповых рыб *Danio rerio*. Данио, развившиеся из экспонированных в сильной магнитной буре эмбрионов, не отличались от контрольных рыб скоростью передвижений в кольцевом коридоре, но быстрее выходили из стартового отсека в аквариум [12]. Авторы предполагают, что экспозиция эмбрионов в буре повлияла на устойчивость к стрессу, вызванному новой обстановкой, и, как следствие, стимулировала ис-

следовательскую активность [12]. Подобное повышение исследовательской активности, вероятно, могло быть причиной увеличения числа посещений коридоров лабиринта в данном исследовании. При этом следует отметить онтогенетическую устойчивость эффекта. Увеличение числа посещений коридоров после экспозиции эмбрионов при 12-часовом смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи отмечалось во всех исследованных возрастных группах.

Различия в морфологических признаках у сеголетков из контрольных и экспериментальных групп также подтверждают сходство биологических эффектов геомагнитных бурь и смещения суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи. Значительная разница между группами в размерно-массовых показателях могла быть обусловлена различиями в кормовой базе прудов. Однако это не объясняет различия среди других показателей, приведенных в табл. 4. Количество позвонков определяется в эмбриогенезе и не может быть модифицировано позднее. Каналы сейсмодатчика формируются в течение первой половины лета, в это же время определяется и число мягких лучей в плавниках. Ранее эффекты снижения числа лучей в анальном плавнике и перераспределения числа позвонков в отделе позвоночника, подобные тем, что обнаружены в рамках данного эксперимента, наблюдали у сеголетков плотвы, ранее развитие которых (первые 48 ч эмбриогенеза) протекало в имитации умеренной геомагнитной бури, воспроизведенной в направлении горизонтальной компоненты геомагнитного поля [9]. Увеличение числа отверстий в канале сейсмодатчика системы на нижнечелюстной кости сеголетков, подвергавшихся воздействию 12-часового смещения суточной геомагнитной вариации, обнаруженное в данном исследовании на уровне статистической тенденции у рыб, ранее на протяжении нескольких лет отмечалось как характерный эффект влияния слабых низкочастотных магнитных полей на эмбриогенез плотвы [33].

Таким образом, сравнение результатов, полученных в настоящем эксперименте, с имеющимися данными о влиянии имитации геомагнитных бурь на эмбрионы карповых рыб, позволяет однозначно говорить о сходстве наблюдаемых эффектов. При этом наиболее выраженные эффекты отмечались при максимальном 12-часовом смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи. Полученные результаты могут быть рассмотрены в качестве подтверждения гипотезы о том, что геомагнитная буря воспринимается организмом как сильная вариация геомагнитного поля в ряду регулярных суточных флуктуаций,

которая случилась в необычное время относительно первичного синхронизатора циркадных биологических ритмов – смены дня и ночи.

Геомагнитные бури – это естественный фактор окружающей среды. Частота возникновения бурь может быть значительной в годы максимума солнечной активности [34,35]. Учитывая полученные результаты, можно предположить, что функционирование биоценозов может в какой-то мере модифицироваться в результате десинхронизации циркадных биологических ритмов, обусловленной геомагнитными бурями.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 16-34-00187-мол_а и 15-04-06379-а), а также при поддержке Совета по грантам Президента РФ (проект № МК-4737.2016.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. M. N. Zhadin, *Bioelectromagnetics* **22**, 27 (2001).
2. Т. К. Бреус, В. Н. Бинги и А. А. Петрукович, *Успехи физ. наук* **186**, 568 (2016).
3. S. J. Palmer, M. J. Rycroft, and M. Cernack, *Surv. Geophys.* **27**, 557 (2006).
4. J. L. Martinez-Breton and B. Mendoza, *Adv. Space Res.* **57**, 1402 (2016).
5. V. V. Krylov, O. D. Zotov, B. I. Klain, et al., *J. Atmos. Sol.-Terr. Phys.* **110–111**, 28 (2014).
6. М. Г. Таликина, Ю. Г. Изюмов и В. В. Крылов, *Геофиз. проц. биосф.* **12** (1), 14 (2013).
7. М. Г. Таликина, В. В. Крылов, Ю. Г. Изюмов и Ю. В. Чеботарева, *Биол. внутр. вод*, № 1, 56 (2013).
8. Е. А. Осипова, В. А. Непомнящих, В. В. Крылов и Ю. В. Чеботарева, *Биол. внутр. вод*, № 3, 89 (2016).
9. В. В. Крылов, Ю. В. Чеботарева, Ю. Г. Изюмов и др., *Биол. внутр. вод*, № 4, 67 (2010).
10. И. Л. Голованова, А. А. Филиппов, Ю. В. Чеботарева и др., *Вопр. ихтиологии* **55** (4), 476 (2015).
11. A. A. Filippov, A. I. Aminov, I. L. Golovanova, et al., *Inland Water Biol.* **8** (4), 417 (2015).
12. А. В. Романовский, Д. С. Песня, Е. И. Извеков и др., *Биофизика* **59** (6), 1151 (2014).
13. J. V. Burch, J. S. Reif, and M. G. Yost, *Neurosci. Lett.* **266**, 209 (1999).
14. J. V. Burch, J. S. Reif, and M. G. Yost, *Neurosci. Lett.* **438**, 76 (2008).
15. A. Weydahl, R. B. Sothorn, G. Cornelissen, and L. Wetterberg, *Biomed. Pharmacother.* **55**, 57s (2001).
16. С. И. Рапопорт, Т. Д. Большакова, Н. К. Малиновская и др., *Биофизика* **43** (4), 632 (1998).
17. С. И. Рапопорт, А. М. Шаталова, В. Н. Ораевский и др., *Терапевт. арх.* **73** (12), 29 (2001).
18. H. A. Welker, P. Semm, R. P. Willig, et al., *Exp. Brain Res.* **50**, 426 (1983).

19. V. L. Bliss and F. H. Heppner, *Nature* **261**, 411 (1976).
20. F. A. Brown and C. S. Chow, *Physiol. Zool.* **49**, 263 (1976).
21. D. R. Weaver and S. W. Lockley, in *Encyclopedia of Neuroscience* (Acad. Press, Oxford, 2009), pp. 721–732.
22. S. Y. Qin, H. Yin, C. L. Yang, et al., *Nat. Mater.* **15**, 217 (2016).
23. T. Ritz, S. Adem and K. Schulten, *Biophys. J.* **78**, 707 (2000).
24. I. A. Solov'yov, D. E. Chandler, and K. Schulten, *Biophys. J.* **92**, 2711 (2007).
25. B. Krishnan, J. D. Levine, M. K. S. Lynch, et al., *Nature* **411**, 313 (2001).
26. K. Mandilaras and F. Missirlis, *Metallomics* **4**, 928 (2012).
27. Ю. Г. Изюмов, М. Г. Таликина и В. В. Крылов, *Вопр. ихтиологии* **55** (1), 95 (2015).
28. В. В. Крылов, О. Д. Зотов и Б. И. Клайн, Патент на полезную модель RUS 108 640 13.05.2011 (2011).
29. *Методы биологии развития* (Наука, М., 1974).
30. И. А. Алов, *Цитофизиология и патология митоза* (Медицина, М., 1972).
31. Ю. Г. Изюмов и М. Г. Таликина, *Вопр. ихтиологии* **47** (5), 700 (2007).
32. Ю. В. Чеботарева, *Вопр. ихтиологии* **49** (1), 102 (2009).
33. V. V. Krylov, Yu. V. Chebotareva, and Yu. G. Izyumov, *J. Fish Biol.* **88** (4), 1283 (2016).
34. T. Saemundsson, *Mon. Not. R. Astron. Soc.* **123** (4), 299 (1961).
35. C. A. Loewe and G. W. Prolss, *J. Geophys. Res.* **102** (A7), 14209 (1997).

The Impact of a Temporal Shifting of Diurnal Geomagnetic Variation on Roach *Rutilus rutilus* L. Embryos. Comparison with the Effects of Simulated Geomagnetic Storms

V.V. Krylov*, E.A. Osipova*, N.A. Pankova*, M.G. Talikina*, Yu.V. Chebotareva*, Yu.G. Izyumov*, A.A. Batrakova**, and V.A. Nepomnyashchikh*

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

**Demidov Yaroslavl State University, proezd Matrosova 9, Yaroslavl, 150057 Russia

Effects of the 6- and 12-hour shifting of diurnal geomagnetic variation relative to the night-day light cycle on roach *Rutilus rutilus* L. embryos are studied. The exposure of embryos to any of temporal shifting of diurnal geomagnetic variation led to stimulated proliferation of blastomeres and earlier prelarvae hatching compared to control. An increase of the locomotor activity of fish in a plus-shaped maze, a decrease in number of rays in the anal fin, the redistribution of vertebrae between the sections of the vertebral column, an increase in number of seimosensory system openings in the mandibular and preopercular bones of underyearlings were observed after exposure of embryos to the shiftings of diurnal geomagnetic variation relative to the night-day light cycle. The effects described are similar to those of geomagnetic storm simulation during embryogenesis in roach described earlier. The results obtained confirm the hypothesis that animals perceive geomagnetic storms as a disruption of the usual course of diurnal geomagnetic variation occurring at an unusual time relative to the night-day light cycle as primary synchronizer of circadian biological rhythms.

Keywords: embryogenesis, mitotic index, locomotor activity, morphological characteristics, diurnal geomagnetic variation, geomagnetic storm

Сдано в набор 14.04.2017	Подписано к печати 15.06.2017	Дата выхода в свет 24.07.2017	Формат 60x88 ¹ / ₈
Цифровая печать	Усл. печ. л. 26,0	Усл. кр.-отт. 3,2 тыс.	Уч.-изд. л. 26,0
	Тираж 125 экз.	Зак. 1187	Цена свободная

Учредители:
Российская академия наук,
Институт биофизики клетки РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство «Наука»
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Отпечатано в типографии «Наука», 121099, Москва, Шубинский пер., 6
