

**МИНОБРНАУКИ РОССИИ**  
**Федеральное государственное бюджетное образовательное**  
**учреждение высшего образования**  
**«Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова»**

Кафедра экологии и зоологии

Сдано на кафедру  
« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.  
Заведующий кафедрой  
д.б.н., профессор  
\_\_\_\_\_ М.В. Ястребов

**Влияние изменений околосуточных ритмов освещения и вариации геомагнитного поля на продукционные и морфометрические показатели *Daphnia magna* Straus**

(направление подготовки 06.04.01 Биология)

Научный руководитель  
к.б.н., доцент  
\_\_\_\_\_ С.И. Сиделев

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.

Научный консультант  
к.б.н., зав. лаб. популяционной  
биологии и генетики ИБВВ РАН  
\_\_\_\_\_ В.В. Крылов

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.

Студент группы Б-23МО  
\_\_\_\_\_ Желтова О.М.

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.

Ярославль 2019 г.

## РЕФЕРАТ

37 стр., 3 табл., 7 рис., 49 источников.

### *DAPHNIA MAGNA*, МАГНИТНЫЕ ФЛУКТУАЦИИ, РЕЖИМ ОСВЕЩЕНИЯ, ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ПЛОДОВИТОСТЬ, МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

В работе исследовано влияние медленных магнитных флуктуаций, режима освещения и взаимодействия этих факторов на продукционные и морфометрические показатели *Daphnia magna* Straus. Рачки экспонировались в разных режимах освещения на фоне магнитных флуктуаций с периодом 24 ч. или 48 ч. Выяснено, что продолжительность периода между выводками у рачков зависит как от режима освещения, так и от взаимодействия режима освещения и магнитных флуктуаций. Продолжительность жизни рачков оказалась минимальной при содержании в магнитных флуктуациях длительностью 24 ч. на фоне пролонгированного периода освещения. Максимальная продолжительность жизни была зарегистрирована при экспонировании *D. magna* в световом режиме 16 ч. день – 8 ч. ночь и в магнитных флуктуациях длительностью 24 ч. Значимого влияния исследованных факторов на размеры потомства, производимого *D. magna*, обнаружено не было.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	7
1.1. Магнитные поля, механизмы влияния геомагнитной активности на водные экосистемы .....	7
1.1.1. Резонансная гипотеза .....	8
1.1.2. Циркадная гипотеза .....	9
1.2. Действие околосуточных ритмов освещения на биологические объекты .....	11
1.3. Влияние геомагнитного поля на водные организмы .....	15
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	17
2.1. Объекты исследования .....	17
2.2. Оборудование .....	17
2.3. Описание методики эксперимента .....	19
2.4. Статистическая обработка данных.....	20
3. РЕЗУЛЬТАТЫ .....	22
4. ОБСУЖДЕНИЕ .....	28
ВЫВОДЫ.....	31
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	32

## ВВЕДЕНИЕ

Гидробионты отряда Cladocera играют важную роль в функционировании экосистем (например, являются пищей для других более крупных видов). Кроме этого, некоторые виды, относящиеся к этому отряду, используются как тест-объекты в токсикологических исследованиях и являются индикаторами чистоты воды. В настоящее время ветвистоусые рачки активно используются в экспериментах, связанных с исследованием биологических эффектов магнитных полей (Krylov et al., 2013, Krylov, 2010, Усанов и др., 2003, Чемерис, Сафронова, 1993).

Известно, что вариации геомагнитного поля (ГМП) и ежесуточное изменение освещенности сопровождают практически всю биологическую эволюцию. ГМП характеризуется неоднородной пространственной структурой. Так величина индукции ГМП меняется от  $6.8 \times 10^5$  нТл на полюсах до  $3 \times 10^5$  нТл на экваторе. Как известно из физики, свет имеет двойственную природу: это и электромагнитные волны в диапазоне от 380 нм до 780 нм, и направленный поток частиц (фотонов). На Земле световой режим равен 24 часам. В зависимости от сезона года и географических координат, количество часов «света» и «темноты» в сутках может варьировать.

По мнению некоторых ученых суточные вариации ГМП и ежедневное изменение освещенности являются внешними водителями циркадных биологических ритмов (Golombek, Rosenstein, 2010; Nesbit, Christie, 2014). При этом подавляющее большинство экспериментальных исследований в этой области выполнено с использованием различных режимов освещения или магнитных полей по отдельности (Gerhardt et al., 2006; Krylov et al., 2013). Нам не удалось обнаружить данных о влиянии комбинации этих факторов на биологические объекты. Таким образом, изучение воздействия изменений светового режима, магнитных вариаций и различных комбинаций

этих факторов на биологические объекты является актуальным направлением научных исследований.

**Цель работы** – изучение влияния разных режимов освещения, вариации геомагнитного поля и взаимодействия этих факторов на продолжительность жизни, продукционные и морфометрические показатели кладоцер *D. magna*.

**Задачи:**

1) оценка воздействия магнитных флуктуаций с разным периодом и различных режимов освещения на продолжительность жизни, линейные размеры, плодовитость и периодичность выводков у *D. magna*;

2) исследование взаимодействия двух факторов: магнитных флуктуаций с разным периодом и различных режимов освещения, на продолжительность жизни, линейные размеры, плодовитость и периодичность выводков у *D. magna*;

3) оценка влияния модифицированного магнитного поля, разных режимов освещения и взаимодействия этих факторов на размеры потомства, производимого *D. magna*.

**Актуальность:** влияние вариаций ГМП, а также светового режима на различные показатели жизнедеятельности гидробионтов изучено недостаточно. Представители водных экосистем подвергаются влиянию различных абиотических факторов. Исследование реакций гидробионтов на изменения разных параметров среды усложняется тем, что при взаимодействии факторов биологические эффекты могут ослабляться или усиливаться. На сегодняшний день нет четкого представления о воздействии геомагнитных флуктуаций на гидробионтов и экосистемы в целом. Реакции на низкочастотные магнитные поля не имеют дозо-зависимого характера, и, следовательно, нельзя установить пределы нормы реакции биологических объектов в отношении этого фактора водной среды. Воздействие различных комбинаций режима освещения и геомагнитных флуктуаций на водные организмы практически не описано в литературе. Наша работа позволит

дополнить имеющиеся знания о принципах и закономерностях влияния вариаций светового режима и ГМП на гидробионтов на примере *D. magna*, а также дополнить наши представления о воздействии указанных факторов на водные экосистемы в целом.

**Новизна:** впервые были проведены исследования влияния разных режимов освещения, вариации ГМП и взаимодействия этих факторов на продукционные и морфометрические показатели ракообразных *D. magna*. Апробирована чувствительная методика проведения эксперимента на синхронизированной культуре дафний. Впервые показано влияние комбинированного воздействия изменения околосуточных ритмов освещения и вариации ГМП на биологические процессы у кладоцер.

**Практическая значимость:** материалы исследования могут быть применены для сравнения реакций гидробионтов на действие различных факторов окружающей среды. Кроме того, результаты могут быть использованы для экологической оценки воздействия вариаций ГМП и освещения на функционирование водных экосистем.

## 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Магнитные поля, механизмы влияния геомагнитной активности на водные экосистемы

На нашей планете существуют постоянные и переменные магнитные поля естественного и антропогенного происхождения. Основной вклад в естественный магнитный фон вносит ГМП. Его источниками являются ядро планеты, а также намагниченные горные породы. Индукция ГМП от экватора к полюсам варьирует в пределах от 25 до 65 мкТл. В Северном полушарии вектор ГМП направлен к Земле, а в Южном – наоборот.

Постоянные и низкочастотные переменные магнитные поля практически беспрепятственно проникают в водные экосистемы (Ковтун, 1978), следовательно, гидробионты также подвержены их влиянию, как и организмы наземно-воздушной среды.

В настоящее время растет количество городов, улучшается их инфраструктура, строятся промышленные объекты. В связи с этим растет влияние антропогенных магнитных полей на живые организмы, в том числе и на гидробионтов (работа электрорыбозаградителей, радиолокаторов, мощных подводных радиостанций, преобразование и передача электроэнергии в водоемы или вблизи него и т.д.) (Крылов, 2018). Среди совокупности магнитных полей наибольший интерес представляют низкочастотные поля, энергия которых не превышает энергии теплового шума порядка  $kT$ , где  $k$  – постоянная Больцмана, а  $T$  – температура (Бинги, Савин, 2003).

Стоит отметить, что проблема влияния таких полей на живые организмы, в том числе и на гидробионтов, называется «проблемой  $kT$ ». Этот вопрос хорошо описан в работе В.Н. Бинги и А.В. Савина (2003). Несмотря на обилие фактических данных (Volpe, 2003; Lagroye et al., 2011), у ученых до сих пор нет ответа на вопрос: каким образом магнитные поля столь малой

энергии оказывают магнитобиологические эффекты? В экспериментах с клетками человека *in vitro* было показано, что под действием таких магнитных полей (в работе использовали низкочастотное магнитное поле с индукцией 6 мТл) ингибировался клеточный апоптоз, вызванный пирамицином (Volpe, 2003). Относительно недавно было показано, что низкочастотное поле нарушает циркадные ритмы организмов (Liboff et al., 2014a).

Если низкочастотные магнитные поля оказывают видимое влияние на периодически изменяющиеся показатели биологических объектов, необходимо разобраться, каким образом сигнал магнитного поля воспринимается и трансформируется биосистемами.

На сегодняшний день предложено несколько гипотетических механизмов влияния слабых низкочастотных магнитных полей на организмы. Подробное описание каждого содержится в обзоре В.В. Крылова (2018). В отношении исследования влияния внешних магнитных стимулов на биологические циркадные ритмы интересны следующие.

### **1.1.1. Резонансная гипотеза**

В качестве мишени рассматриваются магнитные моменты, образующиеся в результате орбитального движения электронов в атомах. В постоянном магнитном поле (геомагнитное поле) эти магнитные моменты прецессируют с определенной частотой. Считается, что наличие внешнего переменного магнитного поля той же частоты, коллинеарного постоянному, является причиной резонансно-подобных биологических эффектов (Леднев, 2003). Так, например, было показано, что крайне слабое синусоидальное магнитное поле с величиной индукции примерно 1 мкТл способствовало увеличению гравитропической реакции стеблей проростков льна (Белова, Леднев, 2001). В экспериментах с планариями вида *Dugesia tigrina* было



обнаружено, что магнитное поле с частотой 10 Гц и амплитудой 0.64 нТл ингибировало регенерацию данных биологических объектов (Леднев, 2003).

### 1.1.2. Циркадная гипотеза

В основе этой гипотезы лежит представление о том, что геомагнитная активность способствует изменению околосуточных периодических геофизических процессов, которые необходимы организмам для поддержания биологических циркадных ритмов.

В литературе имеется большое число данных, содержащих информацию о влиянии геомагнитных бурь на циркадные ритмы организмов. В статье Мо Вей-Чан (Mo Wei-Chuan et al., 2015) исследовалось влияние гипомагнитных условий (<500 нТ) на циркадное поведение и болевые ответы у мышей (самцы) из линии C57BL/6. Контрольная группа содержалась в условиях ГМП. Мыши из гипомагнитных условий показали продолжительную перестройку циркадного питьевого ритма и уменьшение общей активности, сопровождающееся увеличением чувствительности к боли, вызванной тепловым воздействием. Однако гипомагнитные условия не приводили к депрессии и тревожному поведению у мышей. Кроме того, в сыворотке крови таких мышей увеличилось содержание норадреналина. Был сделан вывод о том, что гипомагнитные условия нарушают поведенческие ритмы и функции эндокринной системы. Данные изменения, по мнению авторов работы, приводят к ослаблению активности животных (Mo Wei-Chuan et al., 2015).

В другом эксперименте экспозиции в гипомагнитных условиях были подвергнуты жуки *Sogatella furcifera* (Gui-Jun Wan et al., 2016). Контрольная группа содержалась в ГМП. Циркадная система организма включает периодическую экспрессию криптохромов (CRY1 и CRY2) и связана с комплексом сигнальных гормонов, влияющих на фототаксис, летательную способность жуков и массу тела. Влияние гипомагнитных условий усиливало

положительный фототаксис у взрослых жуков. Кроме того, после экспозиции были обнаружены изменения в массе тела, летательной способности и экспрессии криптохрома и адипокинетического гормона (АКГ) у самцов и самок. Данный гормон и его рецептор участвуют в защите от окислительного стресса, который вызывают гипомангнитные условия. Таким образом, авторами работы было показано, что изменения магнитного фона могут влиять на фототаксис и миграционное поведение насекомых через систему криптохром – циркадные гены – АКГ/рецептор АКГ. Данное исследование доказывает существование возможной связи между механизмами, лежащими в основе влияния магнитного поля, циркадными генами и окислительным стрессом (Gui-Jun Wan et al., 2016).

В настоящее время известны два геофизических явления, с суточной периодичностью, которые могут выступать водителями циркадных ритмов. Первым являются резонансы Шумана. Это стоячие электромагнитные волны между поверхностью Земли и ионосферой с частотой около 7.8 Гц.

Другим геофизическим явлением с периодом 24 часа является суточная геомагнитная вариация. Она возникает в результате токовых процессов в Е-слое ионосферы (Yamazaki, Maute, 2017). Диапазон флуктуаций довольно велик: от десятков нТл в средних широтах до порядка 200 нТл вблизи магнитного экватора (Chapman, Bartels, 1940). Вполне вероятно, геомагнитные бури могут восприниматься как нарушение данной геомагнитной вариации и, как следствие, приводить к десинхронизации различных зависимых биологических процессов (Brown, Chow, 1976).

## **1.2. Зависимость биологических процессов от околосуточных ритмов освещения**

Как известно, суточный цикл освещения является одним из внешних колебательных осцилляторов, который используется организмами для синхронизации эндогенных циркадных ритмов. В настоящее время растет

объем данных, указывающих на то, что различные ритмы освещения вызывают биологические эффекты. Так на крысах (самцы) было показано, что в зависимости от сезона года и режима освещения у животных меняется содержание биологически значимых ионов натрия, калия, кальция и лития в крови, мозге и моче. В режиме круглосуточного освещения подавлялась частота и амплитуда эндогенного ритма. Калиевый и литиевый ритмы замедлялись, происходило перераспределение катионов в организме и повышалась среднесуточная концентрация калия и кальция в мозге (Замощина и др., 2005).

В другом эксперименте крысы (самки) были экспонированы в трех вариантах воздействий: 1) контроль (животные содержались в нормальных условиях смены дня и ночи); 2) LL (животные располагались в условиях непрерывного освещения); 3) LL + витамин Е (животные находились в тех же условиях, что и особи второй группы, только им вводили витамин Е) (Кондратенко, 2004). Автор получила следующие результаты. Содержание крыс в условиях длительного круглосуточного освещения привело к уменьшению интенсивности перекисного окисления липидов, в связи с чем нарушился циркадный ритм данного процесса. То есть содержание продуктов перекисного окисления днем было значимо больше, чем ночью. У группы, получавшей витамин Е наблюдали обратную картину: ночью продуктов окисления оказалось больше, чем днем. По мнению автора исследования, данный витамин усилил эффект, наблюдавшийся при непрерывном освещении, что привело к инверсии суточных различий в интенсивности этих процессов (Кондратенко, 2004).

Использованный в нашей работе биологический объект - пресноводные рачки из рода *Daphnia* также применяются для исследования биологических эффектов освещения. В частности, эта группа водных организмов применялась для исследования фототаксиса (Michels et al., 2000).

Свет для этих мезозоопланктонных организмов является зачастую более важным фактором, чем, например, температура. Он играет роль

главного стимула для периодичной активности многих кладоцер, так как влияет на рост, созревание, продуктивность и пищевую активность. Кроме того, экспериментально было показано, что участки с достаточно низкой освещенностью являются убежищем от хищников (Семенченко, Разлуцкий, 2009).

В эксперименте с цериодафниями использовали 4 режима с различной продолжительностью освещения и комбинировали их с кормлением либо хлореллой *Chlorella vulgaris*, либо сценедесмусом *Scenedesmus quadricauda*. Измеряли рост популяции, образование эфиппиев, производительность взрослых особей, линьку и размеры тела (Taghavi et al., 2013). Максимальный прирост популяции и максимальную скорость роста регистрировали при 6 и 12 часовом периоде освещения в сочетании с кормлением хлореллой. Продуктивность уменьшалась с увеличением продолжительности светового дня при кормлении хлореллой. Наиболее значительная продуктивность наблюдалась при 4 часовом периоде освещения в сочетании с кормлением сценедесмусом (Taghavi et al., 2013).

По одной из гипотез суточная миграция зоопланктона ночью на поверхность, днем – на глубину также зависит от светового режима дня. Для рачков из рода *Daphnia* обнаружена строгая корреляция между суточной вертикальной миграцией и условиями освещенности (Gehring et al., 2003). Герингом было показано, что жесткий ультрафиолет подавляет синтез криптохрома, который является важнейшим белком молекулярной циркадной системы. Криптохром, по-видимому, вовлечен в реакцию избегания рачками УФ излучения в составе дневного света в светлое время суток и возвращения на поверхность ночью. Кроме того, обычный свет вызвал у дафний положительный фототаксис, а УФ-лучи – отрицательный. В экспериментах с искусственным освещением у дафний был зафиксирован отрицательный фототаксис (Gerhardt et al., 2006).

Следует сказать, что в связи с возрастающей антропогенной нагрузкой, увеличивается число стрессоров в экосистемах. Одним таких стрессовых

воздействий является световое загрязнение. Особенно остро этот фактор влияет на обитателей водных экосистем. Из-за светового загрязнения нарушаются циркадные ритмы гидробионтов (Nesbit, Christie, 2014).

На сегодняшний день известно, что циркадная система на молекулярном уровне представляет собой совокупность биохимических и молекулярно-биологических процессов. Этот молекулярный водитель задает ритм для синхронизации физиологических и поведенческих процессов, функционирующих с 24-часовым циклом. Эндогенный молекулярный водитель циркадных ритмов корректируется внешними стимулами, среди которых основным является смена дня и ночи (Golombek, Rosenstein, 2010).

У животных большую роль в регуляции циркадного ритма играет орган зрения (Golombek, Rosenstein, 2010). Свет воспринимается нейронами сетчатки, сигнал передается в супрахиазматическое ядро гипоталамуса, где функционирует молекулярная циркадная система. Суточный цикл работы этой системы с участием криптохромов в супрахиазматическом ядре гипоталамуса можно описать следующим образом. Белковые продукты, накапливающиеся в клетке в результате экспрессии генов криптохрома-1 и криптохрома-2, связываются с белками часовых генов (PER), образуя димеры, которые проникают в ядро (Griffin et al., 1999; Hunt, Sassone-Corsi, 2007). Там, при достижении высоких концентраций они ингибируют экспрессию комплекса циркадных генов, включая свои собственные (Kume et al., 1999). Это приводит к снижению концентрации криптохромов и белковых продуктов других часовых генов (TIM, CYC) и возобновлению транскрипции факторов молекулярной циркадной системы за счет деградации димеров. Периодичность описанных выше процессов регулируется отрицательной обратной связью и является одним из механизмов поддержания околосуточной ритмичности сложной молекулярной циркадной системы (Schibler, Sassone-Corsi, 2002). Информация о суточном периоде передается на более высокие уровни биологической организации посредством зависимых реакций (Hunt, Sassone-Corsi, 2007; Johnson, 2010; Masri et al.,

2013). У большинства животных сигнал от супрахиазматического ядра гипоталамуса передается в эпифиз, запуская или тормозя синтез гормона мелатонина.

Работа эндогенного молекулярного водителя ритма была показана в экспериментах с мышами, лишенными зрительной светочувствительности. Циркадный ритм экспрессии генов у этих животных сохраняется (Golombek, Rosenstein, 2010). Были выявлены фотопигменты (меланопсин и криптохром), отвечающие за внутренний ритм в ответ на световое воздействие. Кроме того, в исследовании Голомбека и Розенштейна также было показано, что воздействие непрерывного освещения приводит к десинхронизации процессов в клетках супрахиазматического ядра у мышей (Golombek, Rosenstein, 2010).

Дафнии имеют такой же пул генов и белков, ответственных за циркадную ритмику. Однако есть некоторые различия. Циркадная система дафний включает ген/белок криптохром 2 (CRY2), который тормозит транскрипцию, опосредованную CLK/CYC гетеродимером (Nesbit, Christie, 2014).

Главным преимуществом внутренних молекулярных часов является ожидание предсказуемых изменений, которые позволяют организму быть готовым реагировать на будущие изменения оптимальным способом (Golombek, Rosenstein, 2010).

Следует также сказать, что различные внешние факторы могут влиять на околосоточные ритмы ракообразных. В частности, антропогенные загрязнения хлоридами могут ухудшать циркадную ритмику некоторых показателей у *Daphnia pulex* (Coldsnow et al., 2017). В данной статье ученые исследовали влияние солей на экспрессию циркадных генов («clock»). Воздействовали хлоридами в пяти различных концентрациях: (15, 100, 250, 500, 1,000 мг/л). В норме экспрессия генов происходила с выраженным периодом 20 часов. Исследователи регистрировали сокращение циркадного ритма под воздействием высокого уровня минерализации. Кроме того, было

замечено, что в процессе адаптации к высокому уровню концентрации солей экспрессия циркадных генов, актина и  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  АТФазы увеличивалась, а затем происходила репрессия их активности (Coldsnow et al., 2017).

### 1.3. Влияние геомагнитного поля на водные организмы

Геомагнитные возмущения (бури и суббури) имеют мощность порядка нескольких сотен нТл. В литературе описано немало различных экспериментов, где показывается влияние геомагнитной активности на живые организмы (Непомнящих и др., 2017; Крылов и др., 2010; Welker et al., 1983; Krylov, 2017). Многие животные используют магнитное поле для ориентации и навигации в пространстве (Gegear, 2008; Carey, Scharold, 1990; Lohmann et al., 1995; Boles, Lohmann, 2003).

Следует отметить, что на клеточном уровне влияние имитации геомагнитной бури на эмбрионы плотвы приводило к повышению митотического индекса (Talikina et al., 2013).

Действие магнитных полей (в том числе и естественных магнитных бурь) на онтогенез может в дальнейшем повлиять и на поведение организмов. Данное предположение было подтверждено на *Danio rerio*. После содержания эмбрионов данио в поле, имитирующем геомагнитную бурю, их помещали в стартовую камеру, соединенную узким коридором с аквариумом (Romanovskij et al., 2014). Было показано, что рыбы, которые развивались в условиях бури, быстрее выходили из стартовой камеры в аквариум, нежели рыбы, которые экспонировались в условиях спокойного ГМП. Авторами была предложена гипотеза, объясняющая данный результат. Они предположили, что действие магнитной бури на эмбрионы увеличило их резистентность к стрессу, вызванному незнакомой обстановкой. При низком уровне стресса исследовательское поведение более эффективно, что сказалось на времени выхода из стартовой камеры.

Влияние слабых низкочастотных магнитных полей на гидробионтов, в частности на ветвистоусых рачков, изучено слабо. Показано, что действие слабых полей с частотами, близкими к частоте сокращения сердца *Daphnia magna* может способствовать изменению данного показателя у рачков (Чемерис, Сафронова, 1993; Усанов и др., 2003). В другом исследовании эмбрионы *D. magna* подвергались действию умеренной геомагнитной бури с 48-часовой продолжительностью и размахом флуктуации около 100 нТл. Данные параметры поля были смоделированы в направлении горизонтальной компоненты. Эмбрионы дафний содержались в таких условиях в течение трех часов с начала развития. Это привело к изменению скорости развития эмбрионов, а также повлияло на размеры потомства, производимого экспонированными рачками (Крылов и др., 2010).

Кладоцеры являются незаменимой частью практически любой водной экосистемы. Поэтому наша работа будет еще одним шагом в комплексных исследованиях влияния магнитных полей на гидробионтов и, возможно, поможет приблизиться к разгадке механизмов магнитодетекции у этих живых организмов.



## 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1. Объекты исследования

В качестве объекта исследования использовалась синхронизированная культура *D. magna*. Для получения синхронизированной культуры рачков выращивали в небольшом аквариуме до вылупления первого выводка. Затем особей из этого выводка перемещали в отдельный аквариум и выращивали также до рождения первого выводка. Таким образом, в синхронизированную культуру вошли особи третьего поколения. Условия содержания были следующие: вода в аквариуме постоянно аэрировалась, её температура поддерживалась на уровне 24°C. Световой режим был 24-часовым (16 ч. день, 8 ч. – ночь). Дафний кормили один раз в сутки культурой *Chlorella vulgaris*.

### 2.2. Оборудование

Магнитные флуктуации генерировали с помощью специальной установки (патент RU 108640 U1 13/05/2011), представленной на Рисунке 1. Экспериментальная установка включает следующие элементы:

1) трёхкомпонентный феррозондовый магнитометр (НВ0302.4А, НПО «ЭНТ», Санкт-Петербург), который служит для регистрации естественных флуктуаций геомагнитного поля в широтном, меридиональном и вертикальном направлениях. Работает в диапазоне частот 0 – 400 Гц.

2) две системы из трех пар взаимно ортогональных колец Гельмгольца (диаметр 0.5 м). Каждое кольцо имеет две обмотки медного провода диаметром 0.2 мм по 700 витков. Первая обмотка использовалась для компенсации геомагнитного поля и/или его изменений в реальном времени в направлении трёх компонент геомагнитного поля, вторая – для генерации исследуемого магнитного поля. Кольца размещены на сторонах куба.

3) аналого-цифровой и цифро-аналоговые преобразователи сигналов (LTR11, LTR22 и LTR34-4, ЗАО «Л-кард», Москва).

4) компьютер со специальным программным обеспечением.

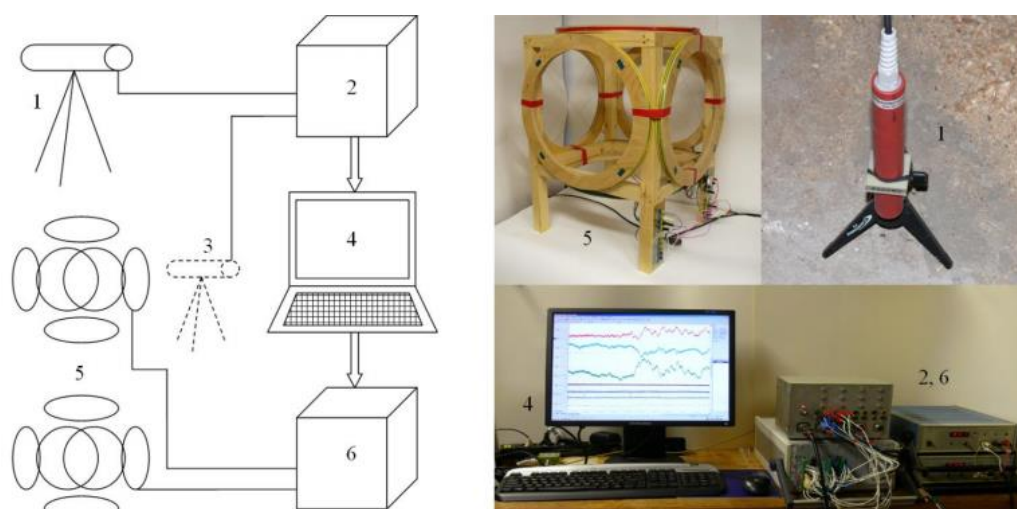


Рис. 1. Схема и фото элементов экспериментальной установки: 1 – трёхкомпонентный феррозондовый магнитометр; 2 – аналого-цифровой преобразователь; 3 – контрольный феррозондовый магнитометр; 4 – компьютер; 5 – кольца Гельмгольца; 6 – цифро-аналоговый преобразователь.

### 2.3. Описание методики эксперимента

Молодь дафний, в возрасте не старше одних суток помещали в 72 индивидуальных сосуда ёмкостью 50 см<sup>3</sup>, заполненных культивационной водой. По 18 сосудов были размещены в описанных ниже условиях до момента естественной гибели всех рачков:

1) ветвистоусые рачки содержались в обычном режиме освещения (8 часов – ночь, 16 часов – день) в условиях не модифицированного ГМП (суточные геомагнитные события проходили за 24 часа), в таблицах и рисунках этот вариант опыта обозначен «24 ГМП»;

2) дафнии содержались в обычном режиме освещения (8 часов – ночь, 16 часов – день) в условиях модифицированной суточной геомагнитной

вариации (суточные геомагнитные события проходили за 48 часов), в таблицах и рисунках этот вариант опыта обозначен «24 КОЛ»;

3) рачки содержались в модифицированном режиме освещения (16 часов – ночь, 32 часа – день) в условиях не модифицированного ГМП, в таблицах и рисунках этот вариант опыта обозначен «48 ГМП»;

4) дафнии содержались в модифицированном режиме освещения (16 часов – ночь, 32 часа – день) в условиях модифицированной суточной геомагнитной вариации (суточные геомагнитные события проходили за 48 часов), в таблицах и рисунках этот вариант опыта обозначен «48 КОЛ».

Рачки содержались в указанных условиях до естественной гибели всех особей. Длительность эксперимента составила 3 месяца. Начало опыта 31 января 2018 г., окончание эксперимента – 30 апреля 2018 г. Во время эксперимента дафний кормили клетками хлореллы. Культуру выращивали отдельно, затем центрифугировали. Концентрированную хлореллу разводили дистиллированной водой так, чтобы получилось  $3-3.5 \times 10^7$  клеток на  $100 \text{ см}^3$ . Данную суспензию хранили в холодильнике при температуре около  $+5 \text{ }^\circ\text{C}$ . Кормление производилось один раз в день по 1-2 капли суспензии клеток хлореллы на каждую особь.

Ежедневно регистрировали число жизнеспособность опытных особей и количество отрождаемого потомства. Для этого каждый раз, когда рачки производили выводок, отлавливали новорожденных особей и считали их количество. Молодь пятого выводка, а также взрослых рачков после окончания эксперимента фиксировали в 70 % этаноле. На фиксированном материале проводили замеры морфометрических показателей с помощью компьютерной программы «TourView». У молоди измеряли длину тела от головы до основания хвостовой иглы (Рис. 2). Измерения длины тела у пятого выводка объясняется следующим образом. Считается, что именно в пятом выводке начинают наблюдаться значимые изменения биологических показателей у дафний (Guilhermino et al., 2000). У взрослых особей к моменту

окончания эксперимента измеряли длину тела, высоту карапакса и длину хвостовой иглы (Рис. 3).

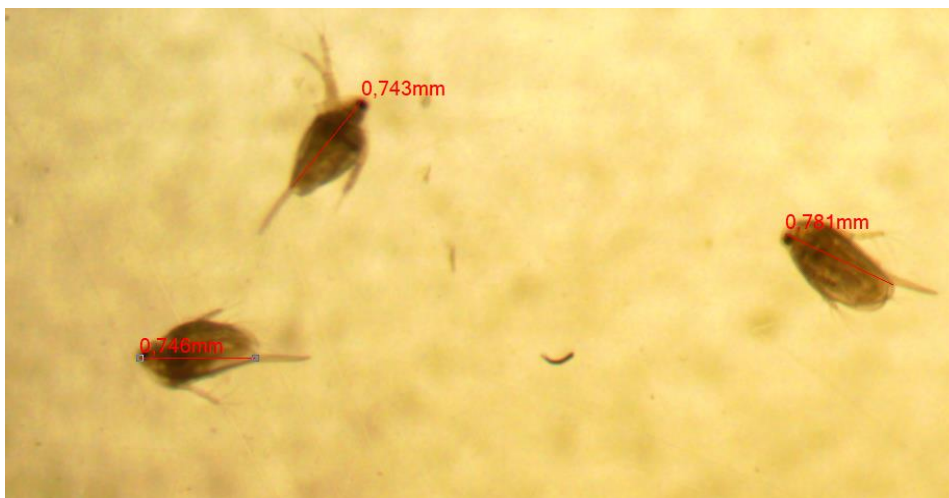


Рис. 2. Пример измерения размеров молодежи *D. magna* в программе  
TopView

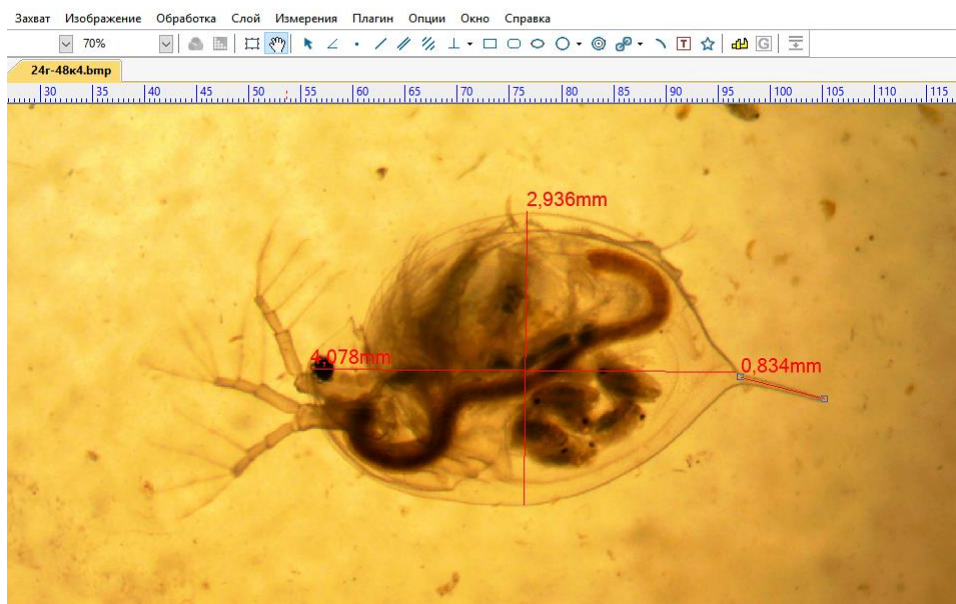


Рис. 3. Пример измерения размеров взрослых *D. magna* в программе  
TopView

## **2.4. Статистическая обработка данных**

Распределение данных соответствовало нормальному (критерий Шапиро-Уилка, Колмогорова-Смирнова). Для того чтобы определить степень влияния освещенности и магнитных флуктуаций на исследуемые показатели использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Оценку достоверности различий между средними значениями проводили с помощью критерия Стьюдента для парных выборок или при помощи апостериорного критерия Тьюки для множественных сравнений.

### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследовано влияние двух факторов – освещения и магнитных флуктуаций – на продолжительность жизни, морфометрические (длина тела, высота карапакса и длина хвостовой иглы) и продукционные (число отрождаемого потомства, период между выводками) показатели ветвистоусых рачков *D. magna*.

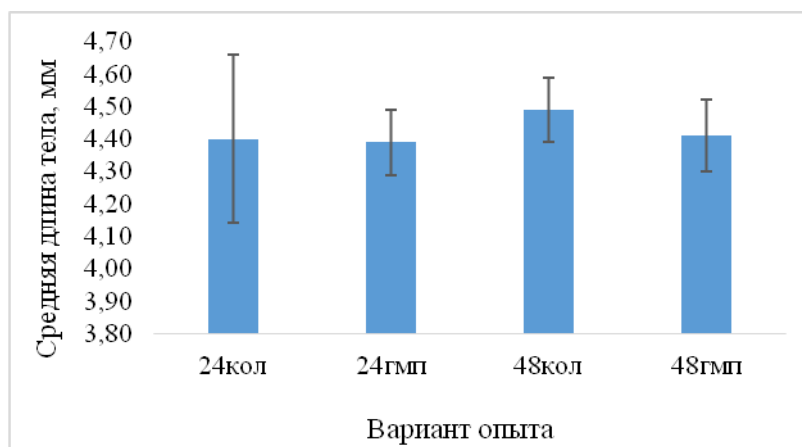


Рис. 4. Длина тела *D. magna* из разных вариантов опыта; представлены средние значения (столбцы) и 95% доверительный интервал (планки погрешностей)

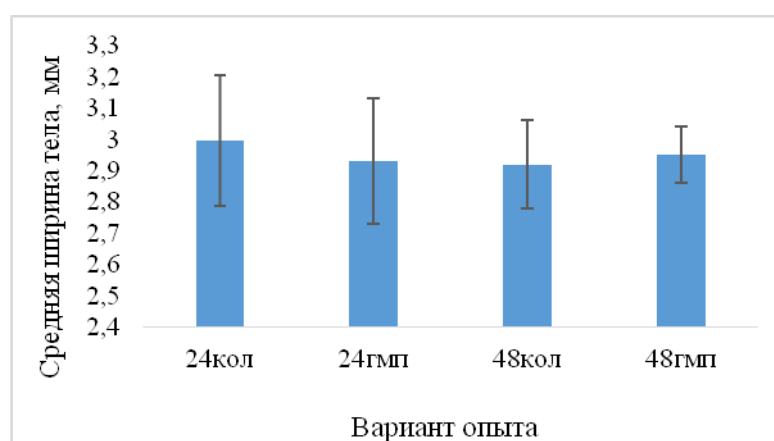


Рис. 5. Высота карапакса *D. magna* из разных вариантов опыта; представлены средние значения (столбцы) и 95% доверительный интервал (планки погрешностей)

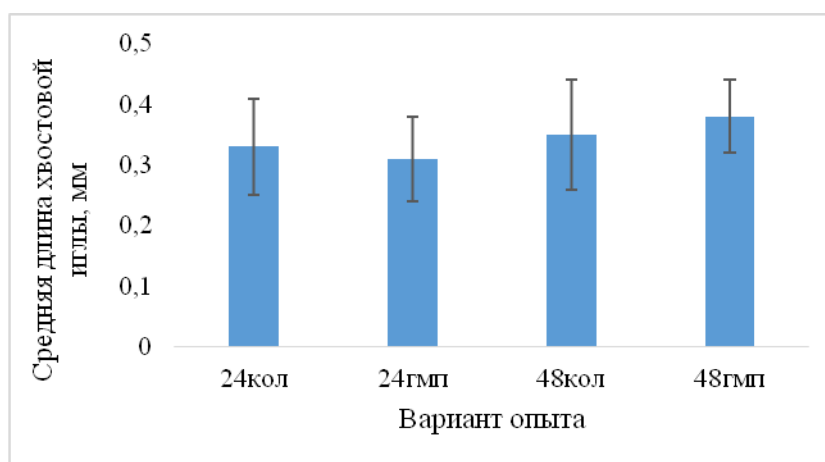


Рис. 6. Длина хвостовой иглы *D. magna* из разных вариантов опыта; представлены средние значения (столбцы) и 95% доверительный интервал (планки погрешностей)

На рисунках 4-6 и в Таблице 1 приведены морфометрические показатели рачков из разных вариантов опыта. В отношении длины тела, высоты карапакса и длины хвостовой иглы статистически значимых различий между исследованными группами *D. magna* обнаружено не было.

Таблица 1

Средние значения морфометрических показателей у *D. magna* из разных вариантов опыта

Режим освещения	Магнитные флуктуации	Длина тела, мм	Высота карапакса, мм	Длина хвостовой иглы, мм	n
24	КОЛ	4.4 [±0.26]	2.997 [±0.21]	0.33 [±0.08]	10
	ГМП	4.39 [±0.1]	2.93 [±0.2]	0.31 [±0.07]	12
48	КОЛ	4.49 [±0.1]	2.92 [±0.14]	0.35 [±0.09]	10
	ГМП	4.41 [±0.11]	2.95 [± 0.09]	0.38 [±0.06]	15

Примечание: здесь и далее в квадратных скобках даны значения 95% доверительного интервала.

Двухфакторный дисперсионный анализ выявил зависимость продолжительности периода между отрождением молоди у дафний и режима освещения на уровне статистической тенденции ( $F = 3.93$ ,  $\eta = 7.3\%$ ,  $p = 0.053$ ,  $n = 56$ ). Это было связано с тем, что средний период между выводками у *D. magna*, развивавшихся в световом режиме 32 ч. день – 16 ч. ночь (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $2.39 \pm 0.17$ ) был длиннее по сравнению с особями, находившимися в световом режиме 16 ч. день – 8 ч. ночь (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $2.15 \pm 0.16$ ).

Двухфакторный дисперсионный анализ также выявил статистически значимую зависимость продолжительности периода между отрождением молоди у дафний от взаимодействия режима освещения и магнитных условий ( $F = 4.58$ ,  $\eta = 8.80\%$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 56$ ). Это было связано с тем, что при экспозиции рачков в режиме освещения с периодом 24 часа меньший период между выводками регистрировали в магнитных флуктуациях с периодом 48 ч (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $2.04 \pm 0.18$ ). При экспозиции дафний в режиме освещения с периодом 48 часов, напротив, меньший период между выводками регистрировали в условиях суточной геомагнитной вариации с периодом 24 ч (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $2.27 \pm 0.17$ ).

При анализе различий между средними значениями этого показателя у исследованных групп рачков, заметно, что различия значимы между группой, развивавшейся в условиях освещения 16 ч. день – 8 ч. ночь на фоне магнитных флуктуаций с периодом 48 ч. и группой, экспонированной в условиях освещения 32 ч. день – 16 ч. ночь на фоне магнитных флуктуаций с периодом 48 ч. (Таблица 2).

Режим освещения также значимо влиял на продолжительность жизни рачков-производителей ( $F = 7.38$ ,  $\eta = 14.18\%$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 56$ ). Продолжительность жизни рачков, развивавшихся в условиях светового режима 16 ч. день – 8 ч. ночь (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $76.85 \pm 3.89$ ) была на 8 суток больше, чем у рачков, экспонированных при



световом режиме 32 ч. день – 16 ч. ночь (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $69.24 \pm 3.76$ ).

Если рассмотреть различия между средними значениями этого показателя в исследованных группах *D. magna*, то у рачков, экспонированных в условиях освещения 16 ч. день – 8 ч. ночь на фоне магнитных флуктуаций с периодом 24 ч. продолжительность жизни была значимо больше чем у дафний, содержащихся в условиях освещения 32 ч. день – 16 ч. ночь на фоне магнитных флуктуаций с периодом 24 ч. (Таблица 2).

Не было обнаружено статистически значимых различий между исследованными группами *D. magna* в отношении количества производимого потомства (Таблица 2).

Если же отдельно рассмотреть только рачков, развивавшихся при световом режиме 32 ч. день – 16 ч. ночь, то статистически значимые различия в продолжительности жизни ( $t = 2.12$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 27$ ) наблюдали между группами, экспонированными в не модифицированном геомагнитном поле (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $66.50 \pm 2.66$ ) и в магнитных флуктуациях длительностью 48 ч (среднее  $\pm$  95% доверительный интервал =  $72.62 \pm 2.95$ ). То есть в условиях пролонгированного светового режима, продолжительность жизни рачков была выше, если период магнитных флуктуаций совпадал с этим новым для рачков периодом освещения.

Средние значения продукционных показателей и продолжительности жизни у *D. magna* из разных вариантов опыта

Режим освещения	Магнитные флуктуации	Размер выводка, инд.	Период между выводками, сут.	Продолжительность жизни рачков, сут.	n
24	КОЛ	22.88 [±2.44] (а)	2.04 [±0.18] (а)	74.54 [±4.03] (аб)	13
	ГМП	22.88 [±2.75] (а)	2.26 [±0.21] (аб)	79 [±8.69] (а)	14
48	КОЛ	20.27 [±2.62] (а)	2.53 [±0.39] (б)	72.62 [±5.4] (аб)	13
	ГМП	22 [±1.85] (а)	2.27 [±0.17] (аб)	66.5 [±3.53] (б)	16

Примечание: разные буквенные индексы указывают на статистически значимые различия показателей в столбце  $p < 0.05$  (критерий Тьюки).

Не было обнаружено статистически значимых различий между исследованными группами *D. magna* в отношении размеров отраждаемого потомства (Рис. 7, Таблица 3).

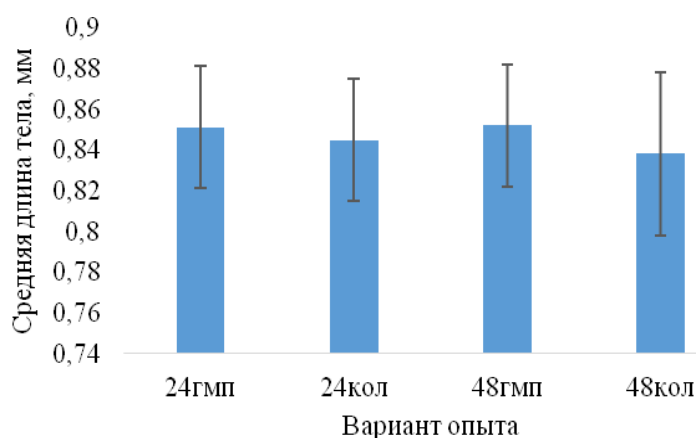


Рис. 7. Длина тела новорожденных особей *D. magna* из пятого выводка в разных вариантах опыта; представлены средние значения (столбцы) и 95% доверительный интервал (планки погрешностей)

Длина тела новорожденных особей *D. magna* из пятого выводка в  
разных вариантах опыта

Режим освещения	Магнитные флуктуации	Ср. длина, мм	n
24	КОЛ	0.83 [ $\pm 0.02$ ]	11
	ГМП	0.84 [ $\pm 0.03$ ]	14
48	КОЛ	0.83 [ $\pm 0.05$ ]	12
	ГМП	0.84 [ $\pm 0.03$ ]	14

#### 4. ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования выяснилось, что режим освещения, а также взаимодействие двух факторов: режима освещения и магнитных флуктуаций, повлияли на некоторые исследованные показатели у кладоцер *D. magna*. Причем влияние фактора освещения на изучаемые показатели оказалась наибольшей. Данный результат указывает на то, что режим освещения играет ключевую роль в жизни рачков. Следует отметить, что сам по себе фактор изменения магнитных флуктуаций не оказал статистически значимого влияния на продукционные и морфометрические показатели дафний. Однако по литературным данным известно, что показатели митотического деления зародышевых клеток плотвы в большей степени зависят от магнитных условий, чем от освещения (Таликина и др., 2017). Это указывает на различную степень зависимости биологических процессов у разных видов от магнитных условий и режима освещения.

Наибольший период между отрождением молоди наблюдался в магнитных флуктуациях длительностью 48 ч при световом режиме 32 ч. день – 16 ч. ночь, т. е. при увеличении периода основного (свет) и вероятного дополнительного (суточная геомагнитная вариация) внешних водителей циркадных биологических ритмов. При этом продолжительность жизни рачков – показатель, который также зависит от циркадной ритмичности биологических процессов, – была минимальной в условиях пролонгированного периода освещения при не модифицированных геомагнитных флуктуациях. Можно предположить, что отличный от привычного 24-часового период освещения – является стрессовым для рачков. Вероятно, это привело к десинхронизации биологических процессов, что сказалось на продолжительности жизни и периоде между выводками у дафний.

Помимо того, что смена дня и ночи играет ведущую роль в модуляции процессов зависящих от циркадных биологических ритмов у дафний,

обнаруженная зависимость продолжительности периода между отрождением молоди от взаимодействия режима освещения и магнитных флуктуаций указывает на вероятность использования суточной геомагнитной вариации для тонкой коррекции циркадных ритмов у этих рачков.

В отношении размеров взрослых рачков и потомства из пятого выводка значимых отличий обнаружено не было. Однако литературные данные убедительно свидетельствуют об изменении размеров тела кладоцер при разном периоде освещения (Taghavi et al., 2013), а также при воздействии низкочастотных магнитных полей (Крылов, 2018). Энергия магнитных флуктуаций в нашем эксперименте была ниже, чем в исследовании В. Крылова (2018). Следовательно, можно предположить, что это стало причиной отсутствия изменений в морфометрических параметрах взрослых рачков и потомства из пятого выводка. Что касается влияния периода освещения, вероятнее всего требуются более длительные экспозиции в условиях пролонгированного освещения для наблюдения значимых различий между данными показателями.

На сегодняшний день известно, что циркадная система представляет собой совокупность взаимодействующих между собой генов и белков, которая обеспечивает работу молекулярного водителя ритма для синхронизации физиологических и поведенческих процессов, функционирующих с 24-часовым циклом. Этот эндогенный осциллятор синхронизируется с внешними водителями циркадных ритмов. Молекулярный механизм инициируется посредством связывания гетеродимерных белков, состоящих из продуктов *clock* (CLK) и *cycle* (CYC) генов, с компонентами, локализующимися в области промотера на генах *period* (PER) и *timeless* (TIM). Огромную роль здесь играют криптохром-1 (CRY1) и криптохром-2 (CRY2) (Sancar, 2003). Криптохромы играют роль репрессоров транскрипции белков часовых генов (Hunt, Sassone-Corsi, 2007). В цитоплазме они связываются с белковыми продуктами генов PER, образуя димеры, которые поступают в ядро. При достижении высоких концентраций

димеры подавляют экспрессию как циркадных генов, так и своих собственных, что приводит к снижению концентрации криптохромов и белков часовых генов. Данный процесс работает по принципу отрицательной обратной связи. Периодичность работы описанной системы является одним из нескольких механизмов поддержания околосуточной ритмичности сложной молекулярной циркадной системы (Schibler, Sassone-Corsi, 2002). Следует отметить, что относительно недавно криптохромы стали рассматриваться в роли биологических магнитодетекторов (Hore, Mouritsen, 2016). Исследователи данного вопроса предполагают, что внешнее магнитное поле может влиять на спиновое состояние бирадикалов, образующихся в криптохромах при переносе электронных дырок с кофактора флавинадениндинуклеотида (ФАД) на остатки триптофана (Solov'yov et al., 2007). Вероятно, криптохромы вовлечены в тонкую коррекцию циркадных ритмов организма с суточной геомагнитной вариацией.

Для подтверждения или опровержения этих предположений необходимы дополнительные эксперименты, направленные на исследование вовлеченности криптохромов в процессы синхронизации биологических циркадных ритмов с суточной геомагнитной вариацией. Не менее актуальной может стать оценка зависимых от циркадных ритмов параметров у рачков после длительной экспозиции в течение нескольких поколений.

## ВЫВОДЫ

1) Выяснено, что режим освещения значимо влияет на продолжительность жизни рачков и продолжительность периода между выводками. Модификация периода магнитных флуктуаций не сказалась на исследуемых признаках. Это может быть связано с тем, что смена дня и ночи более стабильный внешний водитель циркадных ритмов в отличие от суточной геомагнитной вариации, на которую влияют геомагнитные бури.

2) Взаимодействие режима освещения и магнитных флуктуаций оказывало значимое воздействие на продолжительность периода между выводками у дафний. Полученные данные позволяют предположить, что суточная геомагнитная вариация может использоваться рачками для тонкой коррекции циркадных ритмов.

3) Значимого влияния исследованных факторов на размеры потомства, производимого *D. magna*, обнаружено не было. Вероятно, продолжительность и интенсивность экспериментального воздействия были недостаточными для изменения этого показателя.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белова Н.А., Леднев В.В. Влияние крайне слабых переменных магнитных полей на гравитропизм растений // Биофизика. – 2001. – Т. 46. – № 1. – С. 122–125.

Бинги В.Н., Савин А.В. Физические проблемы действия слабых магнитных полей на биологические системы // Успехи физических наук. – 2003. – Т. 173. – № 3. – С. 265–300.

Замощина Т.А., Новицкая Л.Н., Иванова Е. В. Циркадианные ритмы концентрации эндогенного лития в мозге, крови и моче крыс в период зимнего и летнего солнцестояний // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2005. – № 2S-2 (40). – С. 30–32.

Ковтун А.А. Особенности геомагнитных вариаций на морях и океанах. Геомагнитная активность и ее прогноз. – М. : Наука, 1978. – С. 34–52.

Кондратенко Е. И. Циркадианные особенности перекисного окисления липидов печени самок крыс в условиях длительного круглосуточного освещения и введения витамина Е // Известия Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена. – 2004. – Т. 4. – № 8. – С. 196–200.

Крылов В.В. Влияние естественных и антропогенных низкочастотных магнитных полей на гидробионтов: дис. на соиск. уч. степ. док. биол. наук : 03.02.10 / Институт биол. внутр. вод. РАН – Борок, 2018. – 316 с.

Крылов В.В., Зотов О.Д., Осипова Е.А., Знобищева А.В., Демцун Н.А. Влияние модели Н-компоненты типичной магнитной бури на раннее развитие *Daphnia magna* Straus // Биофизика. – 2010. – Т. 55. – № 4. – С. 693–698.

Леднев В.В. Биологические эффекты крайне слабых переменных магнитных полей: идентификация первичных мишеней. Моделирование геофизических процессов. – М. : ИФЗ РАН, 2003. – С. 130–136.



Непомнящих В.А., Крылов В.В., Осипова Е.А., Павлова В.В., Извеков Е.И. Влияние антропогенных и естественных магнитных полей на поведение рыб // Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2017. – № 78 (81). – С. 139–158.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2009. – Т. 2. – № 2. – С. 191–225.

Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. Влияние гипомагнитных условий и световой депривации на митоз зародышевых клеток и размеры предличинок плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Биология внутренних вод. – 2017. – № 2. – С. 121–124.

Усанов Д.А. и др. Воздействие переменных магнитных полей низкой интенсивности на частоту сердцебиений дафнии // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. – 2003. – № 3. – С. 59–62.

Чемерис Н.К., Сафронова В.Г. Слабое низкочастотное магнитное поле инициирует частотно-зависимые флуктуации периода сокращений сердца *Daphnia magna* // Биофизика. – 1993. – Т. 38. – № 3. – С. 511–519.

Bernatowicz P.P. et al. Temporal Expression of the Clock Genes in the Water Flea *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera) // Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology. – 2016. – Vol. 325. – № 4. – P. 233–254.

Boles L.C., Lohmann K.J. True navigation and magnetic map in spiny lobsters // Nature. – 2003. – Vol. 421. – P. 60–63.

Brown F.A., Chow C.S. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // Physiological zoology. – 1976. – Vol. 49. – P. 263–285.

Carey E.G., Scharold J.V. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course // Marine Biology. – 1990. – Vol. 106. – P. 329–342.

Chapman S., Bartels J. Geomagnetism. – London: Oxford University Press, 1940. – 619 p.

Coldsnow K.D., Relyea R.A., Hurley J.M. Evolution to environmental contamination ablates the circadian clock of an aquatic sentinel species // Ecology and evolution. – 2017. – Vol. 7. – № 23. – P. 10339–10349.

Gegear R.J. et al. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila* // Nature. – 2008. – Vol. 454. – P. 1014–1018.

Gehring W., Rosbash M. The coevolution of blue-light photoreception and circadian rhythms // Journal of Molecular Evolution. – 2003. – Vol. 57. – № S1. – P. S286–S289.

Gerhardt A., de Bisthoven L.J., Schmidt S. Automated recording of vertical negative phototactic behaviour in *Daphnia magna* Straus (Crustacea) // Hydrobiologia. – 2006. – Vol. 559. – P. 433–441.

Golombek D., Rosenstein R. Physiology of Circadian Entrainment // Physiological Reviews. – 2010. – Vol. 90. – P. 1063–1102.

Griffin E.A. Jr, Staknis D., Weitz C.J. Light-independent role of CRY1 and CRY2 in the mammalian circadian clock // Science. – 1999. – Vol. 286. – P. 768–771.

Guilhermino L. et al. Acute toxicity test with *Daphnia magna*: an alternative to Mammals in the prescreening of chemical toxicity? // Environmental Research. – 2000. – Vol. 46. – P. 357–362.

Hore P.J., Mouritsen H. The radical-pair mechanism of magnetoreception // Annual Review of Biophysics. – 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.

Johnson C.H. Circadian clocks and cell division: what's the pacemaker? // Cell Cycle. – 2010. – Vol. 9. – P. 3864–3873.

Krylov V.V. Effects of electromagnetic fields on parthenogenic eggs of *Daphnia magna* Straus // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2010. – Vol. 73. – P. 62–66.

Krylov V.V., Larkin M. Biological Effects Related to Geomagnetic Activity and Possible Mechanisms // *Bioelectromagnetics*. – 2017. – Vol. 38. – № 7. – P. 497–510.

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 // *Electromagnetic Biology and Medicine*. – 2013. – Vol. 32. – №1. – P. 30–39.

Kume K. et al. mCRY1 and mCRY2 are essential components of the negative limb of the circadian clock feedback loop // *Cell*. – 1999. – Vol. 98. – P. 193–205.

Lagroye I. et al. ELF magnetic fields: animal studies, mechanisms of action // *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. – 2011. – Vol. 107. – P. 369–373.

Liboff, A. R. Why are living things sensitive to weak magnetic fields? // *Electromagnetic Biology and Medicine*. – 2014a. – Vol. 33. – № 3. – P. 241–245.

Lohmann K.J. et al. Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems // *Journal of Experimental Biology*. – 1995. – Vol. 198. – P. 2041–2048.

Masri S., Cervantes M., Sassone-Corsi P. The circadian clock and cell cycle: interconnected biological circuits // *Current Opinion in Cell Biology*. – 2013. – Vol. 25. – P. 730–734.

Michels E. et al. Effect of sublethal doses of cadmium on the phototactic behavior of *Daphnia magna* // *Ecotoxicology and environmental safety*. – 2000. – Vol. 47. – P. 261–265.

Mo Wei-Chuan, Fu Jing-Peng, Ding Hai-Min. Hypomagnetic Field Alters Circadian Rhythm // *Progress in Biochemistry and Biophysics*. – 2015. – Vol. 42. – № 7. – P. 639–646.

Nesbit T., Christie E. Identification of the molecular components of a *Tigriopus californicus* (Crustacea, Copepoda) circadian clock // *Comparative*

Biochemistry and Physiology. Part D: Genomics and Proteomics. – 2014. – Vol. 12. – P. 16–44.

Romanovskij A.V. et al. 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.

Sancar A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors // Chemical Reviews. – 2003. – Vol. 103. – P. 2203–2237.

Schibler U., Sassone-Corsi P. A web of circadian pacemakers // Cell. – 2002. – Vol. 111. – P. 919–922.

Solov'yov I. A., Chandler D. E., Schulten K. Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* cryptochrome-1 // Biophysics. – 2007. – Vol. 92. – P. 2711–2726.

Taghavi D., Farhadian O., Soofiani M. Effects of different light/dark regimes and algal food on growth, fecundity, ephippial induction and molting of freshwater cladoceran, *Ceriodaphnia quadrangular* // Aquaculture. – 2013. – Vol. 410. – P. 190–196.

Talikina M.G. et al. 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 Biology. – 2013. – Vol. 6. – № 1. – P. 48–51.

Volpe P. Interactions of zero-frequency and oscillating magnetic fields with biostructures and biosystems // Photochemical and Photobiological Sciences. – 2003. – Vol. 2. – P. 637–648.

Yamazaki Y., Maute A. Sq and EEJ – a review on the daily variation of the geomagnetic field caused by ionospheric dynamo currents // Space Science Reviews. – 2017. – Vol. 206. – P. 299–405.

Wan G.J. et al. Reduced geomagnetic field may affect positive phototaxis and flight capacity of a migratory rice planthopper // Animal Behaviour. – 2016 – Vol. 121. – P. 107–116.

Welker H.A. et al. Effects of an artificial magnetic-field on serotonin-n-acetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // Experimental Brain Research. – 1983. – Vol. 50. – P. 426–432.