

УДК 597.554.3.537.636

ОТДАЛЁННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВЛИЯНИЯ МЕДЛЕННЫХ ФЛУКТУАЦИЙ МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ЭМБРИОНЫ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE)

© 2021 г. В. В. Крылов¹ *, Ю. В. Чеботарева¹, Ю. Г. Изюмов¹

¹Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 30.07.2020 г.

Принята к публикации 03.08.2020 г.

Описаны отдалённые эффекты воздействия вариаций магнитного поля интенсивностью 100, 300 и 500 нТл и продолжительностью 6 ч на эмбрионы плотвы *Rutilus rutilus*. Экспозиция продолжалась со 2-го по 7-й или с 33-го по 38-й ч после оплодотворения. Воздействие исследуемых факторов привело впоследствии к изменениям размерно-массовых показателей и перераспределению позвонков между отделами позвоночника у сеголеток. Дисперсионный анализ выявил значимое влияние срока экспозиции эмбрионов и взаимодействия факторов интенсивности магнитных флукуаций, а также разных сроков экспозиции на исследуемые показатели.

Ключевые слова: плотва *Rutilus rutilus*, эмбриогенез, морфологические признаки, магнитное поле.

DOI: 10.31857/S004287522104010X

Все живые организмы на нашей планете существуют в условиях геомагнитного поля, которому свойственны незначительные периодические изменения – геомагнитные вариации (Акасофу, Чепмен, 1975). В частности, медленные изменения индукции на несколько десятков нанотесла с периодом 24 ч называют суточной геомагнитной вариацией (Yamazaki, Maute, 2017). Антропогенные и естественные изменения магнитного фона могут оказывать влияние на биологические объекты (Бинги, 2011), включая рыб (Крылов и др., 2013). Одним из наиболее заметных естественных нарушений привычного магнитного окружения являются геомагнитные бури различной интенсивности. Биологические эффекты имитации этого фактора в эксперименте (Таликина и др., 2013; Golovanova et al., 2017; Krylov et al., 2019a) подтверждают известную со второй половины прошлого века гипотезу о том, что геомагнитная буря может воздействовать на биологические объекты за счёт нарушения регулярной структуры суточной геомагнитной вариации, используемой в качестве внешнего водителя биологических циркадных ритмов (Bliss, Herrner, 1976; Brown, Chow, 1976; Welker et al., 1983; Крылов, 2017; Голованова и др., 2019).

В природе происходят различные по силе возмущения естественного магнитного фона, причём частота возникновения геомагнитных бурь обратно пропорциональна их интенсивности.

Однако в годы максимумов солнечной активности число сильных геомагнитных бурь может быть существенным (Безродных и др., 2019). Проведённые ранее эксперименты, подразумевающие экспозицию организмов в имитации геомагнитных возмущений, не ставили задачи оценить зависимость проявления биологических эффектов от интенсивности сигнала, имитирующего геомагнитную бурю. Учитывая нелинейную зависимость биологических эффектов слабых магнитных полей от величины индукции (Леднев и др., 1996; Белова, Леднев, 2001), такие данные представляют существенный интерес.

Влияние на рыб магнитных полей, имитирующих естественные геомагнитные события, детально исследовано на примере плотвы *Rutilus rutilus*. В частности, установлено, что экспонирование эмбрионов плотвы в имитации геомагнитной бури в течение первых 24 ч развития оказывает стимулирующее действие на пролиферацию зародышевых клеток (Таликина и др., 2013). Оценка морфологических показателей у сеголеток, развившихся из экспонированных эмбрионов, показала значимое снижение размерно-массовых показателей. Кроме этого, после экспозиции эмбрионов в имитации геомагнитной бури у сеголеток наблюдали значимое перераспределение числа позвонков в отделах позвоночника и изменения в числе отверстий в каналах сейсмодатчика системы на нижнечелюстных и предкрышечных ко-

стях черепа (Krylov et al., 2019a). Следует также отметить, что воздействие этого фактора на половые продукты плотвы до оплодотворения не сказывается на оцениваемых показателях (Исюмов и др., 2015). Однако в литературе отсутствуют сведения об эффектах влияния различных по интенсивности сигналов, имитирующих геомагнитные события, на эмбрионы *R. rutilus*.

Цель работы – изучить во время эмбриогенеза отдалённые последствия влияния различных по интенсивности сигналов, имитирующих геомагнитные события (ИГС), на размерные и морфометрические показатели сеголеток плотвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом экспозиции в магнитных флуктуациях были эмбрионы плотвы. Производителей отловили в мае 2013 г. в Рыбинском водохранилище. 13 мая в 10:45 от четырёх самок и восьми самцов были получены половые продукты. Осеменение икры проводили сухим способом. Затем 2500–3000 оплодотворенных икринок размещали на дне семи кристаллизаторов с речной водой (высота 7.5 см, диаметр 23 см). Воду в кристаллизаторах ежедневно заменяли утром и вечером. Все манипуляции с тестируемыми объектами проводили одновременно. Температура воды в кристаллизаторах при проведении экспериментов составила в среднем 18°C.

Эмбрионы подвергались воздействию магнитных флуктуаций, имитирующих главную фазу и фазу восстановления умеренной, сильной и экстремальной геомагнитной бури в диапазоне 0–0.001 Гц. Продолжительность воздействия составила 6 ч. При этом в течение 3 ч магнитная индукция линейно отклонялась от базового уровня до максимального значения, в течение последующих 3 ч возвращалась к исходному состоянию (рисунок). Продолжительность применённого воздействия соответствует длительности главной фазы типичной геомагнитной бури, а также продолжительности наиболее выраженных изменений индукции поля вследствие суточной геомагнитной вариации. Размах сигналов, имитирующих умеренную, сильную и экстремальную бурю, составил ~100, 300 и 500 нТл соответственно.

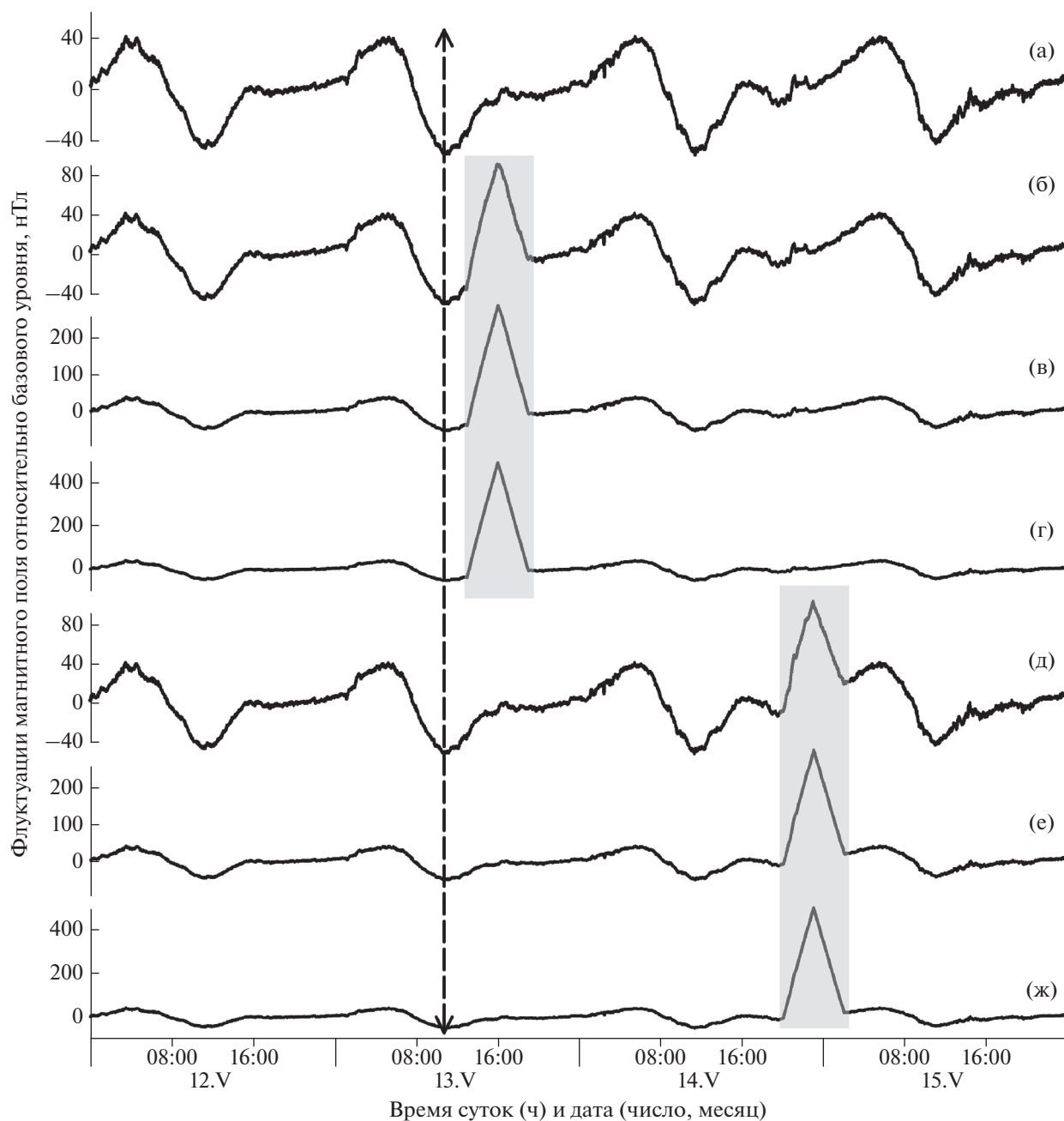
Генерация ИГС происходила в системе из трёх пар колец Гельмгольца в направлении x , y и z -компонент геомагнитного поля. Указанные выше сигналы поступали в систему через цифро-аналоговый преобразователь LTR-EU-8 (ЗАО “Л-кард”, Москва). Подробное описание экспериментальной установки, использованной в данной работе, опубликовано ранее (Крылов и др., 2011). В экспериментах исследовано шесть вариантов воздействия. Эмбрионы трёх опытных групп были экспонированы в ИГС с размахом амплитуды ко-

лебаний ~100, 300 и 500 нТл со 2-го по 7-й ч после оплодотворения включительно (2–7 ч п.о.), т. е. во время дробления (далее до гаструляции); пик ИГС пришёлся на 16:00 ч (рисунок, б, в, г). В трёх других группах эмбрионы подвергались тем же воздействиям, но в течение 33–38-го ч п.о., т. е. в начале органогенеза (далее после гаструляции); пик ИГС пришёлся на 23:00 ч (рисунок, д, е, ж). Контрольные эмбрионы находились в немодифицированном спокойном геомагнитном поле (рисунок, а).

Различия в выживаемости эмбрионов исследуемых вариантов были незначительны. Вылупление предличинок в контроле и опыте было синхронным. По 400 личинок из каждой группы после появления плавательного пузыря переместили в пруды прудового стационара ИБВВ РАН “Сунога” на 4 мес. К моменту вылова выживаемость плотвы в прудах составила 76–82%.

Отдалённые последствия действия ИГС на эмбрионы плотвы оценивали на основе анализа размерно-массовых и морфологических показателей 4-месячных сеголеток. Определяли длину до конца чешуйного покрова (SL) и массу тела. Подсчитывали число лучей в плавниках и число прободённых чешуй в боковой линии (ll). Скелет препарировали по методике Яковлева с соавторами (1981). Подсчитывали число позвонков в грудном ($vert.a$), 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, а от хвостовых – отсутствием нижнего остистого отростка. На очищенных от мягких тканей костях черепа подсчитывали число отверстий в каналах сейсмодатчика системы на парных костях черепа – $dentale$, $frontale$, $parietale$ и $praeperculum$.

Полученные данные были протестированы на нормальность распределения (критерий Колмогорова–Смирнова или Шапиро–Уилка) и гомогенность (критерий Левена). Если условия были соблюдены (длина и масса тела, число прободённых чешуй в боковой линии, число позвонков), то значимость различий между средними значениями оценивали при помощи апостериорного критерия Даннета после проведения дисперсионного анализа. При ненормальном распределении данных использовали критерий Краскела–Уоллеса. Для определения влияния интенсивности ИГС и разных сроков экспозиции эмбрионов на изученные характеристики использовали двухфакторный дисперсионный анализ.



Флуктуации магнитного поля в направлении горизонтальной D-компоненты в контроле (а) и в вариантах опыта с имитацией геомагнитных событий (ИГС) разной интенсивности при экспозиции эмбрионов плотвы *Rutilus rutilus* в течение 2–7-го (б–г) и 33–38-го (д–ж) ч п.о.: а – в контроле заметна регулярная суточная вариация; б, д – ИГС 100 нТл; в, е – ИГС 300 нТл; г, ж – ИГС 500 нТл; (‡) – момент осеменения икры, (□) – применённые воздействия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса сеголеток, подвергавшихся действию ИГС разной интенсивности до гастрюляции (2–7 ч п.о.), были больше, чем у контрольных особей, на 1.5–16.6%, причём отличия вариантов ИГС 100 и 300 нТл от контроля были статистически значимы. Если же экспозиция эмбрионов в ИГС происходила после гастрюляции (33–38 ч п.о.),

то позднее наблюдали значимое снижение размерно-массовых показателей у молоди на 4.6–47.4% относительно контроля (табл. 1). Следует отметить, что наиболее существенное увеличение и снижение длины и массы у рыб отмечалось после воздействия ИГС с интенсивностью 100 нТл на эмбрионы соответственно до и после гастрюляции.

Дисперсионный анализ выявил значимое влияние интенсивности ИГС, срока экспозиции эм-

Таблица 1. Исследуемые показатели ($M \pm SE$) сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*, которые испытали на разных отрезках эмбриогенеза воздействие сигналов, имитирующих геомагнитные события (ИГС), разной интенсивности

Признак	Контроль (96–97)	Период воздействия, ч п.о./интенсивность ИГС, нТл (число рыб, экз.)					
		2–7			33–38		
		100 (94–96)	300 (57–59)	500 (61–64)	100 (95–97)	300 (81–98)	500 (61–64)
<i>SL</i> , мм	73.90 ± 0.42	78.99 ± 0.45*	77.16 ± 0.58*	75.00 ± 0.42	61.23 ± 0.30*	67.94 ± 0.36*	70.49 ± 0.32*
Масса, г	7.70 ± 0.11	8.98 ± 0.15*	8.71 ± 0.18*	8.02 ± 0.14	4.05 ± 0.06*	5.55 ± 0.09*	6.08 ± 0.08*
<i>ll</i>	43.24 ± 0.16	43.71 ± 0.17	42.47 ± 0.20*	42.54 ± 0.19*	42.66 ± 0.15	42.72 ± 0.18	43.83 ± 0.17
<i>P</i>	15.51 ± 0.06	15.53 ± 0.06	15.71 ± 0.08	15.55 ± 0.07	15.34 ± 0.06	15.43 ± 0.06	15.29 ± 0.07
<i>V</i>	8.01 ± 0.02	7.99 ± 0.03	8.08 ± 0.04	8.03 ± 0.03	7.96 ± 0.03	7.96 ± 0.02	7.96 ± 0.03
<i>D</i>	10.09 ± 0.04	10.11 ± 0.04	10.07 ± 0.05	10.03 ± 0.04	10.11 ± 0.04	10.18 ± 0.04	10.05 ± 0.04
<i>A</i>	10.27 ± 0.05	10.30 ± 0.05	10.08 ± 0.06	10.10 ± 0.05	10.13 ± 0.04	10.23 ± 0.05	10.18 ± 0.05
<i>vert.</i>	42.00 ± 0.13	42.82 ± 0.17*	41.68 ± 0.16	41.23 ± 0.14*	41.99 ± 0.15	41.91 ± 0.11	42.95 ± 0.15*
<i>vert.a.</i>	16.52 ± 0.09	16.41 ± 0.09	16.03 ± 0.13*	16.11 ± 0.10*	16.55 ± 0.11	16.44 ± 0.09	16.43 ± 0.11
<i>vert.i.</i>	3.35 ± 0.06	3.70 ± 0.07*	3.54 ± 0.10	3.23 ± 0.07	3.33 ± 0.07	3.23 ± 0.06	3.43 ± 0.07
<i>vert.c.</i>	15.13 ± 0.08	15.72 ± 0.09*	15.10 ± 0.12	14.89 ± 0.09	15.12 ± 0.07	15.23 ± 0.07	16.09 ± 0.09*
<i>Fr</i>	5.15 ± 0.05	5.01 ± 0.06	5.14 ± 0.08	4.88 ± 0.10	5.24 ± 0.06	5.11 ± 0.06	4.99 ± 0.08
<i>ParSo</i>	0.80 ± 0.05	0.76 ± 0.05	0.74 ± 0.06	0.78 ± 0.05	0.80 ± 0.04	0.63 ± 0.05	0.73 ± 0.05
<i>ParSt</i>	1.95 ± 0.05	1.74 ± 0.06	1.90 ± 0.07	1.95 ± 0.06	1.94 ± 0.06	2.00 ± 0.05	1.77 ± 0.07
<i>Dent</i>	3.30 ± 0.06	3.36 ± 0.06	3.32 ± 0.07	3.44 ± 0.08	3.62 ± 0.07	3.30 ± 0.07	3.42 ± 0.07
<i>Pr</i>	7.77 ± 0.08	8.09 ± 0.08	7.78 ± 0.10	8.37 ± 0.10*	7.91 ± 0.10	7.78 ± 0.09	8.05 ± 0.09

Примечание. $M \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка; *SL* – длина тела до конца чешуйного покрова, *ll* – число чешуй в боковой линии; *P*, *V*, *D*, *A* – число мягких лучей соответственно в грудном, брюшном, спинном и анальном плавниках; *vert.*, *vert.a.*, *vert.i.*, *vert.c.* – число позвонков соответственно общее (включая Веберовы и преуральные), в грудном, переходном и хвостовом отделах; число отверстий каналов сейсмочувствительной системы в костях: *Fr* – frontale; *ParSo*, *ParSt* – parietale в суб-окулярном и субтемпоральном каналах; *Dent* – dentale, *Pr* – praeperculum; * отличия от контроля значимы при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, критерии Даннета и Краскела–Уоллеса).

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа значений длины (*SL*) и массы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*, испытывавших на разных отрезках эмбриогенеза воздействие сигналов, имитирующих геомагнитные события (ИГС), разной интенсивности

Фактор	Сумма квадратов	Степени свободы	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
<i>SL</i>					
Интенсивность ИГС [1]	744.66	2	28.11	<0.001	0.10
Срок экспонирования [2]	13016.89	1	982.89	<0.001	0.67
Взаимодействие [1] × [2]	3804.35	2	143.63	<0.001	0.37
Ошибка	6449.58	487			
Масса					
Интенсивность ИГС [1]	39.13	2	17.05	<0.001	0.07
Срок экспонирования [2]	1319.27	1	1149.73	<0.001	0.70
Взаимодействие [1] × [2]	188.78	2	82.26	<0.001	0.25
Ошибка	558.81	487			

Примечание. η^2 – сила влияния фактора, *p* – уровень значимости, *F* – критерий Фишера.

брионов и взаимодействия этих факторов на длину и массу сеголеток (табл. 2). Причём наибольшей силой обладает срок экспозиции эмбрионов, интенсивность же ИГС влияет на эти показатели в меньшей степени.

Экспозиция зародышей в ИГС разной интенсивности до гастрюляции (2–7 ч п.о.) привела к перераспределению позвонков между отделами позвоночника рыб. В вариантах 300 и 500 нТл это выразилось в значимом уменьшении относительно

контроля *vert.a.*, а в варианте 100 нТл регистрировали значимое увеличение *vert.i.* и *vert.c.* (табл. 1). Следствием этого перераспределения стали различия в общем числе позвонков: в варианте 100 нТл наблюдали значимое увеличение этого показателя, в варианте 500 нТл, напротив, снижение относительно контрольного значения. Экспонирование в ИГС эмбрионов после гастрюляции (33–38 ч п.о.) не повлияло на позвонковые фенотипы, за исключением наиболее интенсивного воздействия. В варианте 500 нТл отмечено увеличение общего числа позвонков за счёт увеличения *vert.c.*

При этом дисперсионный анализ выявил значимое влияние срока экспозиции эмбрионов на *vert.a.* ($F_{1, 487} = 10.9, p < 0.01, \eta^2 = 2.2\%$) и взаимодействия факторов интенсивности ИГС и срока экспозиции на *vert.i.* ($F_{2, 487} = 8.4, p < 0.001, \eta^2 = 3.3\%$) и *vert.c.* ($F_{2, 487} = 53.3, p < 0.001, \eta^2 = 18.0\%$). На общее число позвонков влияла интенсивность ИГС ($F_{2, 487} = 8.6, p < 0.001, \eta^2 = 3.4\%$) и взаимодействие интенсивности ИГС и срока экспозиции эмбрионов ($F_{2, 487} = 36.0, p < 0.001, \eta^2 = 12.9\%$).

Только воздействие ИГС на ранних этапах эмбриогенеза (2–7 ч п.о.) приводило впоследствии к значимому увеличению у сеголеток плотвы числа отверстий сейсмодатированной системы в предкрышечных костях (вариант 500 нТл), а также к небольшому, но значимому снижению числа прободённых чешуй в боковой линии (варианты 300 и 500 нТл).

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние магнитных флуктуаций во время раннего развития на размерно-массовые показатели плотвы было описано ранее (Чеботарева и др., 2009; Голованова и др., 2013; Krylov et al., 2016, 2019a; Golovanova et al., 2017). Мы рассматриваем изменения этих показателей как отдалённый эффект магнитного воздействия, поскольку вероятность различий в кормовой базе между прудами минимальна. Отдельный анализ длины и массы сеголеток плотвы, выращенных в прудах биологического стационара “Сунога” в разные годы, не выявил зависимости между конкретными прудами и размерами рыб (Krylov et al., 2019b). Сложная цепь процессов, которая может лежать от воздействия магнитных флуктуаций на конкретную биологическую мишень во время эмбриогенеза до изменения размерно-массовых показателей сеголеток, не позволяет убедительно обсуждать механизмы этих эффектов. Однако мы можем предположить, что ИГС в раннем онтогенезе оказало влияние на пищеварительную систему плотвы. Известно, что активность пищеварительных ферментов у рыб напрямую зависит от магнитных полей (Кузьмина и др., 2015; Li et al., 2015). Изменения активности пищеварительных гликозидаз

регистрировали у сеголеток плотвы, подвергавшихся воздействию магнитных флуктуаций во время эмбрионального развития (Голованова и др., 2013; Golovanova et al., 2017).

Примечательно обнаруженное влияние разных сроков экспозиции эмбрионов в ИГС на изменения размерно-массовых показателей. Подобная зависимость была показана в экспериментах с использованием имитации геомагнитной бури (Krylov et al., 2019a). В опытах с низкочастотным магнитным полем (500 Гц, 150 мкТл) только экспозиция эмбрионов в течение первых 27 ч п.о. приводила впоследствии к снижению длины и массы сеголеток. Магнитное воздействие во время более поздних отрезков эмбриогенеза не приводило к значимым отличиям от контроля (Чеботарева и др., 2009). Полученные в рамках настоящей работы результаты подтверждают предположение о том, разные этапы эмбриогенеза плотвы различаются по чувствительности к магнитным воздействиям. Наиболее существенное изменение длины и массы рыб после воздействия ИГС с интенсивностью 100 нТл на эмбрионы, вероятно, связано с тем, что в естественной среде магнитные события с таким размахом флуктуаций встречаются чаще, чем геомагнитные бури 300–500 нТл (Loewe, Prolss, 1997; Безродных и др., 2019).

Эффекты ИГС проявлялись также в изменении числа позвонков, их перераспределении между отделами позвоночника и в снижении числа прободённых чешуй в боковой линии. Позвонки формируются напротив миосепт, которые обособляются на 5–7-м зародышевых этапах (Ланге, Дмитриева, 1981; Павлов, 2007). Кальцификация тел позвонков в позвоночнике плотвы начинается на 1-м личиночном этапе (Ванюшина, 1990). В начале малькового периода дифференцируются чешуи боковой линии (Дислер, 1960). Перераспределение позвонков и изменение числа прободённых чешуй в боковой линии у экспериментальных рыб в ответ на действие ИГС в течение 2–7-го ч п.о. может говорить о том, что эти признаки модулируются магнитным воздействием довольно рано, до момента их чёткого анатомического определения.

В одном из экспериментальных вариантов было зарегистрировано увеличение числа отверстий сейсмодатированной системы в предкрышечных костях. Этот эффект, на наш взгляд, также заслуживает внимания, поскольку ранее подобные изменения были обнаружены у сеголеток плотвы после экспозиции в низкочастотных магнитных полях и в имитации геомагнитной бури во время эмбриогенеза (Krylov et al., 2016, 2019a). Появление отверстий в каналах сейсмодатированной системы зависит от темпов развития костей черепа. По нашим наблюдениям, у молоди плотвы *SL* 2.5–3.0 см в возрасте 2 мес. в зависимости от условий разви-

тия костные сейсмодатчики на костях черепа нередко отсутствуют, незамкнуты или развиты только частично. То есть их формирование к этому времени завершается не у всех особей. Изменение числа отверстий в каналах сейсмодатчиковой системы в ответ на ИГС в раннем эмбриогенезе говорит о том, что магнитное воздействие может влиять на баланс между темпами закладки и развития периферической нервной системы и висцерального скелета рыб.

Дисперсионный анализ выявил заметное влияние срока экспозиции эмбрионов и взаимодействия факторов интенсивности ИГС, а также срока экспозиции на исследуемые показатели. Зависимость различных эффектов от того отрезка в раннем развитии, на который приходится воздействие, закономерно в связи с различиями, присущими организму на разных этапах эмбриогенеза. Обнаруженные существенные эффекты взаимодействия факторов интенсивности ИГС и срока экспозиции отражают сложную картину восприимчивости эмбрионов к воздействию исследуемых магнитных флуктуаций.

Полученные результаты подтверждают обнаруженную ранее чувствительность размерно-массовых показателей, числа позвонков в отделах позвоночника и числа отверстий сейсмодатчиковой системы в костях черепа к различным магнитным воздействиям во время раннего развития. В частности, в других наших работах перечисленные показатели у сеголеток плотвы значимо отличались от контроля после экспозиции эмбрионов в переменных магнитных полях с интенсивностью 1.5 мкТл и частотой 72.5 или 500 Гц (Krylov et al., 2016), а также в имитации геомагнитной бури (Krylov et al., 2019a). Повторяемость результатов позволяет предложить данный комплекс эффектов, включающий модификации размерно-массовых показателей, изменение числа отверстий сейсмодатчиковой системы в костях черепа и числа позвонков в отделах позвоночника, как индикатор различных магнитных воздействий на плотву во время раннего развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акасофу С.И., Чепмен С. 1975. Солнечно-земная физика. Ч. 2. М.: Мир, 512 с.
- Безродных И.П., Морозова Е.И., Петрукович А.А., Кожухов М.В. 2019. Динамика солнечной и геомагнитной активности. II. Периодические вариации солнечной и геомагнитной активности // *Вопр. электромеханики*. Тр. ВНИИЭМ. Т. 171. № 4. С. 24–38.
- Белова Н.А., Леднев В.В. 2001. Влияние крайне слабых переменных магнитных полей на гравитропизм растений // *Биофизика*. Т. 46. № 1. С. 122–125.
- Бинги В.Н. 2011. Принципы электромагнитной биофизики. М.: Физматлит, 592 с.
- Ванюшина О.Г. 1990. Развитие осевого скелета у леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // *Тр. ИБВВ РАН*. Т. 59 (62). С. 4–9.
- Голованова И.Л., Филиппов А.А., Крылов В.В. и др. 2013. Действие магнитного поля и меди на активность гидрорегулирующих ферментов у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 2. С. 227–232. <https://doi.org/10.7868/S0042875213020045>
- Голованова И.Л., Филиппов А.А., Чеботарева Ю.В. и др. 2019. Влияние смещения суточной геомагнитной вариации на активность пищеварительных гликозидаз молоди плотвы и их чувствительность к тяжелым металлам // *Геофиз. процессы и биосфера*. Т. 18. № 4. С. 49–55. <https://doi.org/10.21455/GPB2019.4-5>
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР, 312 с.
- Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г., Крылов В.В. 2015. Митоз бластомеров, вылупление, выживаемость и размерные характеристики предличинок плотвы *Rutilus rutilus* после действия главной фазы сильной магнитной бури на икру и спермию // *Вопр. ихтиологии*. Т. 55. № 1. С. 95–100. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010087>
- Крылов В.В. 2018. Биологические эффекты геомагнитной активности: наблюдения, эксперименты и возможные механизмы // *Тр. ИБВВ РАН*. Т. 84(87). С. 7–38. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10016>
- Крылов В.В., Зотов О.Д., Клайн Б.И. 2011. Устройство для генерации магнитных полей и компенсации локального низкочастотного магнитного поля: А.с. RU 108 640 U1 (Россия). № 2011119410/28 // *Изобретения, полезные модели*. 2011. № 26.
- Крылов В.В., Изюмов Ю.Г., Извеков Е.И., Непомнящих В.А. 2013. Магнитные поля и поведение рыб // *Журн. общ. биологии*. Т. 74. № 5. С. 354–365.
- Кузьмина В.В., Ушакова Н.В., Крылов В.В. 2015. Влияние магнитных полей на активность протеиназы и гликозидазы кишечника карася *Carassius carassius* // *Изв. РАН. Сер. биол.* № 1. С. 70–76. <https://doi.org/10.7868/S0002332915010087>
- Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. 1981. Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб // *Исследование размножения и развития рыб*. М.: Наука. С. 67–88.
- Леднев В.В., Сребницкая Л.К., Ильясова Е.Н. и др. 1996. Магнитный параметрический резонанс в биосистемах: экспериментальная проверка предсказаний теории с использованием регенерирующих планарий *Dugesia tigrina* в качестве тест-системы // *Биофизика*. Т. 41. № 4. С. 815–825.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 246 с.
- Таликина М.Г., Крылов В.В., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В. 2013. Влияние типичной магнитной бури на митоз зародышевых клеток и размерно-массовые показатели предличинок плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // *Биология внутр. вод*. № 1. С. 56–60. <https://doi.org/10.7868/S032096521203014X>

- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. 2009. Влияние переменного электромагнитного поля на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 422–428.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.
- Bliss V.L., Heppner F.H. 1976. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field // Nature. V. 261. P. 411–412.
<https://doi.org/10.1038/261411a0>
- Brown F.A., Chow C.S. 1976. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // Physiol. Zool. V. 49. № 3. P. 263–285.
- Golovanova I.L., Filippov A.A., Chebotareva Y.V. et al. 2017. Delayed effect of geomagnetic storm simulation on size, mass and activity of digestive glycosidases in roach (*Rutilus rutilus* Linnaeus 1758) underyearlings // J. Appl. Ichthyol. V. 33. № 2. P. 291–299.
<https://doi.org/10.1111/jai.13290>
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Y.G. 2016. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach *Rutilus rutilus* embryos // J. Fish Biol. V. 88. № 4. P. 1283–1300.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12869>
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Y.G. 2019a. Delayed consequences of the influence of simulated geomagnetic storms on roach *Rutilus rutilus* embryos // Ibid. V. 95. № 6. P. 1422–1429.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14150>
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Y.G. 2019b. The sizes of roach *Rutilus rutilus* L. underyearlings from different ponds at the “Sunoga” pond station from 2003 to 2015 // Trans. IBIW RAS. V. 87 (90). P. 7–11.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10014>
- Li Y., Ru B., Miao W. et al. 2015. Effects of extremely low frequency alternating-current magnetic fields on the growth performance and digestive enzyme activity of tilapia *Oreochromis niloticus* // Environ. Biol. Fish. V. 98. P. 337–343.
<https://doi.org/10.1007/s10641-014-0263-6>
- Loewe C.A., Prolss G.W. 1997. Classification and mean behavior of magnetic storms // J. Geophys. Res. Space Phys. V. 102. P. 14209–14213.
<https://doi.org/10.1029/96JA04020>
- Welker H.A., Semm P., Willig R.P. et al. 1983. Effects of an artificial magnetic field on serotonin-nacetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // Exp. Brain Res. V. 50. P. 426–432.
<https://doi.org/10.1007/BF00239209>
- Yamazaki Y., Maute A. 2017. Sq and EEJ – a review on the daily variation of the geomagnetic field caused by ionospheric dynamo currents // Space Sci. Rev. V. 206. P. 299–405.
<https://doi.org/10.1007/s11214-016-0282-z>