

УДК 574.24

https://doi.org/10.36906/2311-4444/23-3/06

Янгирова Л.Я., Петухова Г.А.

ИЗМЕНЕНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДРОЗОФИЛ НЕФТЕУСТОЙЧИВЫХ ЛИНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ СОДЕРЖАНИЯ

L.Y. Yangirova, G.A. Petukhova

CHANGES IN THE VITAL SIGNS OF DROSOPHILA OIL-RESISTANT LINES, DEPENDING ON THE CONDITIONS OF DETENTION

Аннотация. В работе проведен анализ влияния нефти на выживаемость и плодовитость *Drosophila melanogaster* линий, различающихся по нефтеустойчивости. Было проведено исследование морфозов крыльев у самок мух нефтеустойчивых линий и мух, нефтеустойчивых линий в условиях чистой питательной среды. В исследованиях, проведенных на кафедре экологии и генетики, была выведена нефтеустойчивая линия мух-дрозофил, способных не только выживать, но и размножаться в условиях высокой концентрации нефти: на половине от полулетальной (2,5%) и полулетальной (5%). Основные показатели жизнедеятельности мух вышли на уровень контроля (не отличаются от стандарта) к 60-70 поколению содержания в условиях нефтезагрязнения. В настоящее время мухи, содержащиеся, живущие и размножающиеся в нефтезагрязнённой среде, прошли более 600 поколений развития. Используемые в ходе эксперимента варианты: контроль, содержащийся на стандартной питательной среде; мухи, адаптированные к полулетальной (5%) концентрации нефти в среде; мухи, адаптированные к половине от полулетальной (2,5%) концентрации нефти в среде; мухи, адаптированные к 5% концентрации, но пересаженные на чистую питательную среду (инадаптивные условия); мухи, адаптированные к 2,5% концентрации, но пересаженные на чистую питательную среду (инадаптивные условия). Интерес представляла возможность проанализировать основные показатели жизнедеятельности и наличие крыловых морфозов мух-дрозофил нефтеустойчивой линии, в условиях нефтяного загрязнения и при их переводе в чистую питательную среду (инадаптивные условия).

Ключевые слова: нефтеустойчивая линия; инадаптивные условия; морфозы; выживаемость; плодовитость; частота леталей.

Сведения об авторах: Янгирова Лиана Януровна, ORCID: 0000-0002-7546-485X, Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия, Lianochka137@mail.ru; Петухова Галина Александровна, профессор, д-р биол. наук, Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия.

Abstract. The paper analyzes the effect of oil on the survival and fertility of *Drosophila melanogaster* lines that differ in oil resistance. A study was made of wing morphoses in female flies of oil-resistant lines and flies, oil-resistant lines in a pure nutrient medium. In studies conducted at the Department of Ecology and Genetics, an oil-resistant line of fruit flies was bred, capable of not only surviving, but also reproducing in conditions of high oil concentration: half of the semi-lethal (2.5%) and semi-lethal (5%). The main indicators of the vital activity of flies reached the level of control (do not differ from the standard) by the 60th - 70th generation of keeping in conditions of oil pollution. Currently, flies kept, living and breeding in an oil-polluted environment have gone through more than 600 generations of development. Options used in the experiment: control contained on a standard nutrient medium; flies adapted to semi-lethal (5%) concentration of oil in the environment; flies adapted to half of the semi-lethal (2.5%) concentration of oil in the environment; flies adapted to 5% concentration, but transplanted to a pure nutrient medium (non-adaptive conditions); flies adapted to 2.5% concentration, but transplanted to a pure nutrient medium (non-adaptive conditions). Of interest was the opportunity to analyze the main indicators of vital activity and the presence of wing morphoses of fruit flies of an oil-resistant line, under conditions of oil pollution and when transferred to a clean nutrient medium (maladaptive conditions).

Keywords: oil-resistant line; inadaptive conditions; morphoses; survival; fertility; flying frequency.

About the authors: Liana Y. Yangirova, ORCID: 0000-0002-7546-485X, Tyumen State University, Tyumen, Russia, Lianochka137@mail.ru; Galina A. Petukhova, Professor, Doctor of Biological Sciences, Tyumen State University, Tyumen, Russia.

Янгирова Л.Я., Петухова Г.А. Изменение показателей жизнедеятельности дрозофил нефтеустойчивых линий в зависимости от условий содержания // Вестник Нижневартковского государственного университета. 2023. № 3(63). С. 69-79. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/23-3/06>

Yangirova, L.Y., & Petukhova, G.A. (2023). Changes in the Vital Signs of *Drosophila* Oil-Resistant Lines, Depending on the Conditions of Detention. *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, (3(63)), 69-79. (in Russ.). <https://doi.org/10.36906/2311-4444/23-3/06>

Экологические последствия разливов нефти носят трудно учитываемый характер, поскольку нефтяное загрязнение нарушает многие естественные процессы и взаимосвязи, существенно изменяет условия обитания всех видов живых организмов и накапливается в биомассе [6]. Ухудшение экологической обстановки наносит большой ущерб состоянию флоры и фауны. При загрязнении почвогрунтов нефтью резко сокращается видовой состав и численность водорослей [1]. Без сомнения, нефть отрицательно влияет на окружающую среду [14]. Несмотря на то, что сырая нефть — это продукт естественного происхождения, она действует как загрязнитель. Последствиями деградации при нефтяном загрязнении являются: изменение физических свойств почвы, нарушение газообмена, осложнение поступления воды и питательных веществ, нарушение растительного покрова, что оказывает влияние на другие компоненты системы [10; 17]. Самое сильное воздействие на гидробионты оказывает эмульгированная форма. Такая нефть оседает на дно, покрывая, при этом, грунт и сидячие водные организмы [8]. Также большую опасность из всех миграционных форм представляют водорастворимые компоненты [12].

Целью данного исследования является оценка последствий загрязнения природной среды нефтью и продуктами ее переработки с акцентом на адаптацию к ней живых организмов. Деятельность человека, особенно промышленность, вызывает значительное увеличение количества загрязняющих веществ, выбрасываемых в природу. Кроме того, это привело к резкому сокращению биоразнообразия, изменению баланса населения и усилению воздействия опасных для человека и животных загрязняющих веществ.

Проблема, рассматриваемая в этой статье, заключается в том, чтобы проанализировать способность организмов справляться с таким загрязнением. Так как раньше в связи с многокомпонентным составом нефти считалось, что адаптация живых организмов к ней невозможна, то сейчас это опровергается. Например, в работах Н.В. Бурковского на простейших [2] и Л.Д. Гапочки на водорослях [7] была показана возможность адаптации к нефтяному загрязнению. В работах Г.А. Петуховой [15] показана адаптация мух дрозофил к условиям нефтезагрязнения. Все основные показатели жизнедеятельности выходят на уровень контроля к 70-му поколению.

В ходе эксперимента были проанализированы выживаемость и потенциальная плодовитость мух – дрозофил, в стенах лаборатории ТюмГУ.

Анализируемые показатели:

- Эмбриональные летали на стадии яйца [19]: ранние доминантные, поздние доминантные и частота леталей у мух, адаптированных к 2,5% и 5% нефти в среде в объеме

больше 5000 яиц. Анализ ранних и поздних летелей учитывался спустя 48 часов после откладки мухами яиц.

- Плодовитость и выживаемость линий, адаптированных к нефтезагрязнению и линий, адаптированных к нефтезагрязнению, но пересаженных на чистую питательную среду в объёме более 3000 особей, развивающихся не более 3–5 дней.

- Частота крыловых морфозов и деформаций крыла (мятое крыло, крупная и мелкая вырезка) мух, содержащихся в условиях нефтяного загрязнения (2,5% и 5% нефти в среде) и пересаженных в условия чистой питательной среды в объёме 1000 особей каждой исследуемой линии, развивающихся не более 3–5 дней.

Анализ выживаемости и плодовитости проводили по стандартной методике [13; 18].

Правильное использование методов биометрии увеличивает доказательность поставленных заключений, а также выявлять скрытые закономерности и верно их объяснить, установить причины происходящих явлений и т. д. [5]. Статистическую обработку данных проводили по стандартной методике при помощи программы Statistica. Достоверность различий, сравниваемых результатов выявили по t критерию Стьюдента. Различия считали статистически достоверными при $p < 0,05$.

Частота выживаемости самок дрозофил в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля во все сроки наблюдения. Анализ выживаемости самок мух, при содержании на чистой питательной среде выявил, что особи, адаптированные к 2,5% нефти в среде, на 10 день эксперимента (рис. 1) показывают резкое снижение выживаемости ($p < 0,05$), а затем, в остальные сроки наблюдения выживаемость сохраняется на уровне контроля. Это может свидетельствовать о том, что к этому времени у мух, у которых не включились гены устойчивости, выживаемость начала снижаться. При содержании мух, адаптированных к 5% нефти в среде, на чистой питательной среде, выживаемость резко сокращается на 15 день эксперимента, а к 20-му дню все самки погибли.

Сейчас известно, что при повышенном содержании токсиканта в питательной среде – он накапливается как в половых, так и в соматических клетках, что приводит к сильному повреждающему действию и летальности [3, с. 53-54].

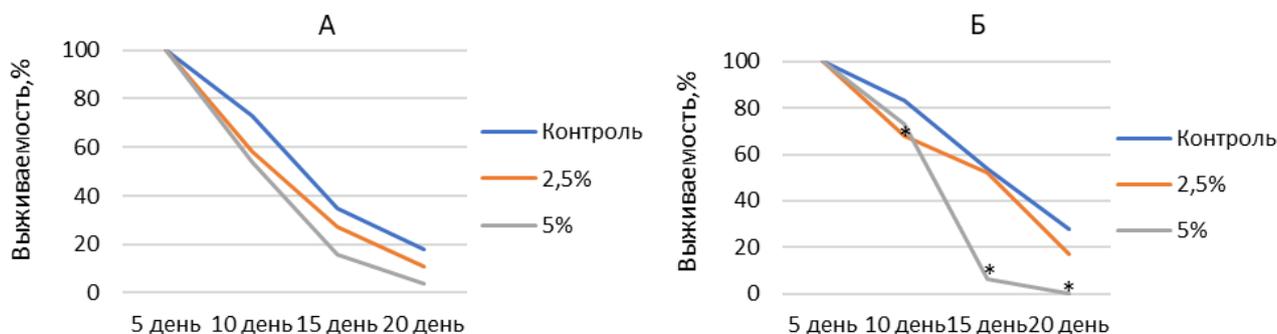


Рис. 1. Выживаемость самок дрозофилы нефтеустойчивых линий в зависимости от условий содержания: А – при содержании в нефтезагрязнённой среде; Б – при содержании на чистой питательной среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Частота выживаемости самцов дрозофил в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля во все сроки наблюдения ($p < 0,05$). Анализ выживаемости самцов мух, при содержании на чистой питательной среде выявил, что особи, адаптированные к 2,5% нефти в среде, на 10 и на 15 дни эксперимента (рис.2) показывают резкое снижение выживаемости ($p < 0,05$), а затем, в остальные сроки, наблюдаемая выживаемость сохраняется на уровне контроля. При содержании адаптированных к 5% нефти в среде мух на чистой питательной среде выживаемость резко понизилась на 10 и все последующие дни эксперимента ($p < 0,05$), а к 20-му дню все самцы погибли.

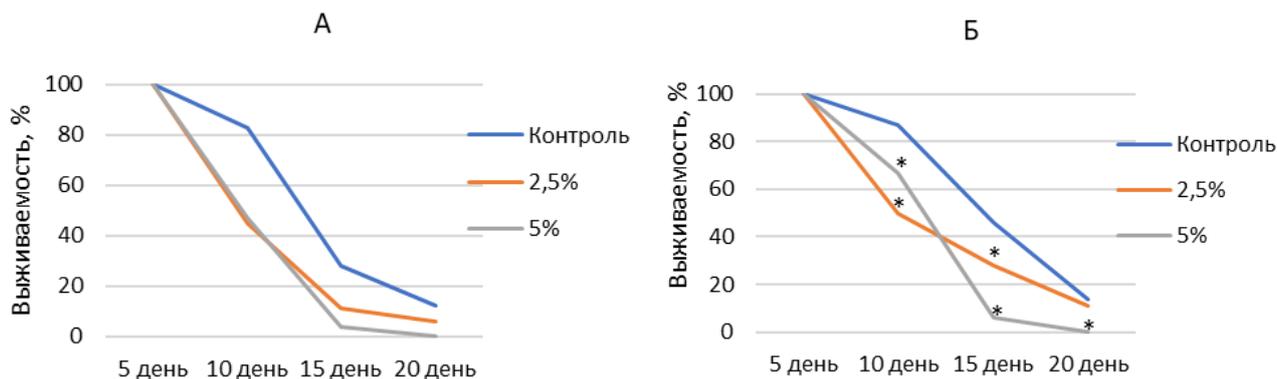


Рис. 2. Выживаемость самцов дрозофилы нефтеустойчивых линий в зависимости от условий содержания: А – при содержании в нефтезагрязнённой среде; Б – при содержании на чистой питательной среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Выживаемость мух в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля во все сроки наблюдения. Это свидетельствует о полной адаптации дрозофил к данной среде. Анализ общей выживаемости дрозофил, при содержании нефтеустойчивых линий в условиях чистой питательной среды показал, что у линий, адаптированных к 2,5% нефти в среде, резкое снижение выживаемости ($p < 0,05$) происходит только на 10 день эксперимента (рис. 3), а у линий, адаптированных к 5% нефти в среде, выживаемость резко понизилась ($p < 0,05$) на 10 и все последующие дни эксперимента, а к 20-му дню все дрозофилы погибли. Это может быть свидетельством того, что у мух, адаптированных к 2,5% нефти в среде адаптивные механизмы работают лучше и их жизнеспособность выше, чем у 5% потому, что концентрация нефти в среде меньше, а значит механизмы выживания требуют меньше энергетических затрат, которые в свою очередь идут на восстановление организма и адаптацию.

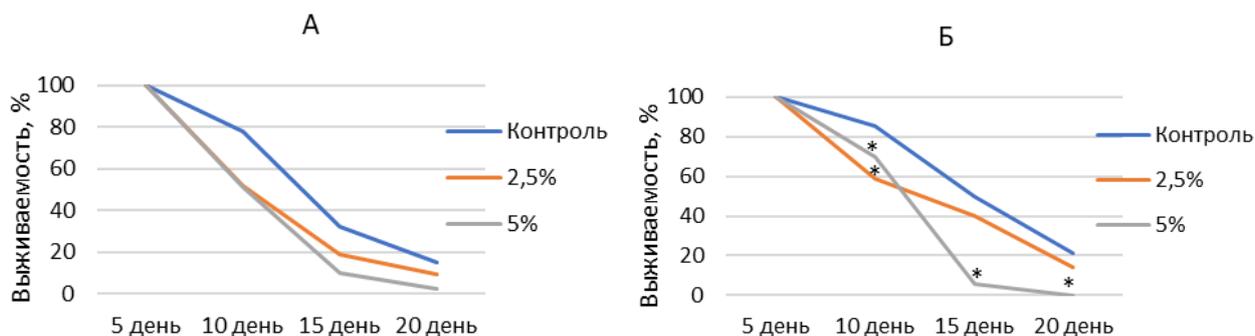


Рис. 3. Выживаемость дрозофил нефтестойчивых линий в зависимости от условий содержания: А – при содержании в нефтезагрязнённой среде; Б – при содержании на чистой питательной среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Наряду с выживаемостью, ещё один показатель адаптации дрозофил – их плодовитость, которая рассчитывается по количеству вылетевших потомков первого поколения в пересчете на 1 самку, другими словами – удельная плодовитость.

Анализ плодовитости дрозофил в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля во все сроки наблюдения. Анализ общей плодовитости мух, адаптированных к 2,5% нефти в среде при переводе на чистую питательную среду, на 15 и 20 дни эксперимента (рис.4Б) резко снижается ($p < 0,05$). А при содержании на чистой питательной среде мух, адаптированных к 5% нефти в среде – плодовитость резко уменьшается ($p < 0,05$) во все дни эксперимента, вплоть до полной гибели особей на 20 день.

Также отмечается, что у мух, не адаптированных к токсическому загрязнению среды возникает гораздо больше нарушений, которые не могут нейтрализоваться антиоксидантной системой, что соответственно, снижает выживаемость и плодовитость [16].

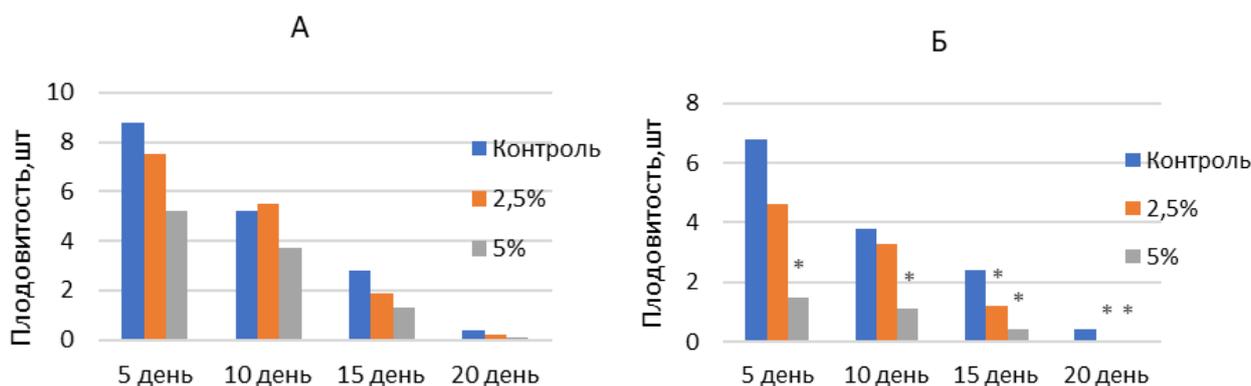


Рис. 4. Плодовитость дрозофил в зависимости от условий содержания: А – при содержании в нефтезагрязнённой среде; Б – при содержании на чистой питательной среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Плодовитость дрозофилы – достаточно изменчивый показатель. Количество потомков, откладываемых одной самкой, может меняться в зависимости от условий среды, температуры и даже количества самцов [9].

Помимо общих показателей: плодовитости и выживаемости дрозофил, изучали состояние повреждаемости половых клеток, реализуемых как ранние доминантные летали, поздние доминантные летали и их суммарная частота.

Общее количество доминантных леталей (рис. 5) зависит от количества ранних и поздних леталей и отражает их общую частоту. У мух, адаптированных к 2,5% и 5%, частота доминантных леталей значительно превышает контрольные показатели ($p < 0,05$). На данный момент влияние нефти на живые организмы недостаточно изучено, но опираясь на имеющуюся литературу, можно прогнозировать возможные летальные исходы животных от токсического действия [20].

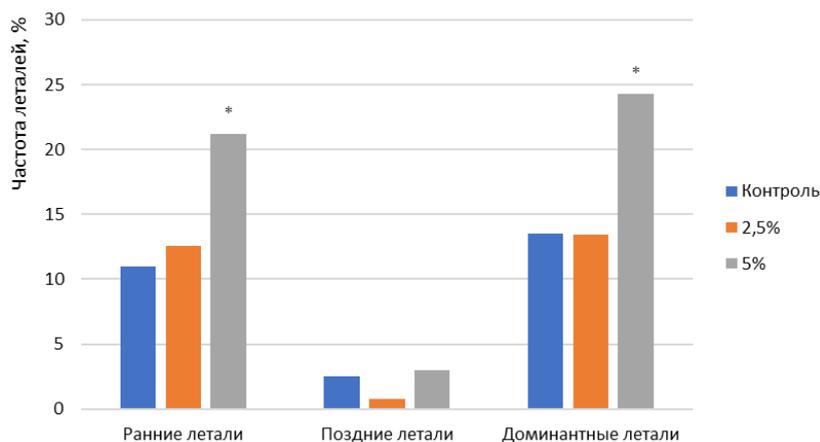


Рис. 5. Суммарная частота леталей у мух тестируемых линий по дням исследования при содержании в нефтезагрязнённой среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Несмотря на то, что мухи живут и размножаются в условиях нефтезагрязнения достаточно долго и уже достигнута адаптация к неблагоприятным условиям, в каждом поколении ещё идёт отбор чувствительных особей уже на первых этапах эмбрионального развития. Не все отложенные яйца способны развиться в жизнеспособный организм при высоких концентрациях нефти. В экспериментах К.В. Ватги и М.М. Тихомирова, выявлены похожие серьёзные нарушения при действии радиации и температуры [4].

Однако токсическое действие нефти может вызывать также нарушения эмбриогенеза. Отмечая токсическое действие нефти и нефтепродуктов на организм, можно говорить о различных нарушениях, таких как: работа источника гликогена, липидного, белкового и энергетического обмена, нарушение клеточного метаболизма [11].

А также морфозы – ненаследственные изменения, вызываемые в соматических клетках организма факторами внешней среды; возникают в результате нежизнеспособности клеток имагинальных дисков. Некоторые из них менее выражены, другие – можно пронаблюдать, например: вырезки на крыле разных размеров (крупные и мелкие) или скомкивание (мятость) крыла. Появление морфоза – это результат деления клеток имагинальных дисков крыла, если количество клеток, которое не способно регенерировать большое, то и размер вырезки – крупный; если регенерация не полная – вырезка мелкая.

Были рассмотрены крылья 500 самок и 500 самцов дрозофилы нефтеустойчивой линии и линии, содержащейся на чистой питательной среде, возрастом 3–5 дней.

Анализ морфозов крыльев самок мух в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля. Анализ морфозов самок мух, при содержании в условиях чистой питательной среды выявил, что особи, адаптированные к 2,5% нефти в среде, содержат, на хотя бы одном крыле, вырезку мелкого размера (рис. 6) с меньшей частотой ($p < 0,05$), чем остальные, а прочие морфозы сохраняется на уровне контроля. При содержании на чистой питательной среде мух, адаптированных к 5% нефти в среде, крупная вырезка резко увеличивается ($p < 0,05$).



Рис. 6. Морфозы крыльев у самок мух нефтеустойчивых линий и мух, нефтеустойчивых линий в условиях чистой питательной среды: А – при содержании в нефтезагрязнённой среде; Б – при содержании на чистой питательной среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Частота морфозов крыльев самцов мух в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля. Анализ морфозов крыльев у особей, адаптированных к 5% нефти в среде при содержании в условиях чистой питательной среды, показал резкое увеличение ($p < 0,05$) количества мягких крыльев (рис. 7).

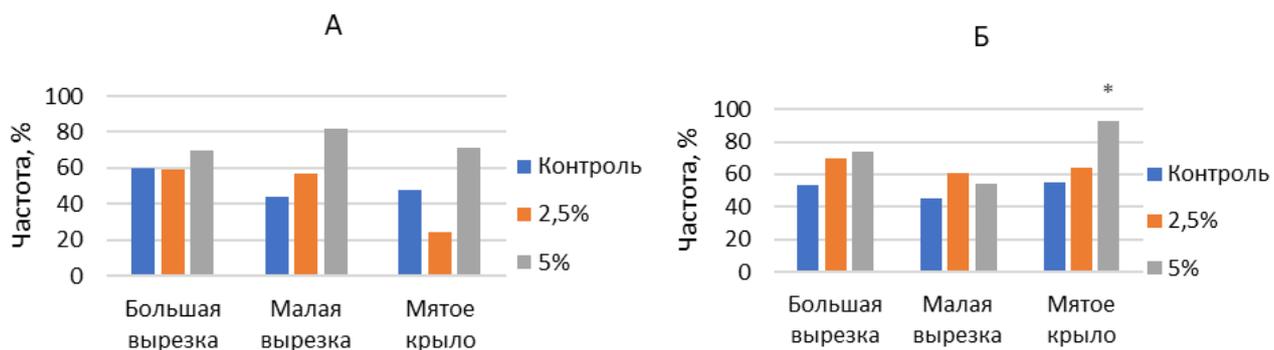


Рис. 7. Морфозы крыльев у самцов мух нефтеустойчивых линий и мух, нефтеустойчивых линий в условиях чистой питательной среды: А – при содержании в нефтезагрязнённой среде; Б – при содержании на чистой питательной среде. Примечание: * – статистически достоверное различие между контролем и вариантом эксперимента при ($p < 0,05$)

Морфоз – это неадаптивная и обычно нестабильная вариация индивидуального морфогенеза, связанная с изменением внешней среды. Нарушения эмбрионального развития

отличаются двумя основными критериями: не наследственностью и высокой частотой проявления.

Итак, показатели жизнедеятельности дрозофил в нефтезагрязнённой среде не отличается от контроля по всем измеряемым признакам. Это свидетельствует о полной адаптации данной линии к условиям нефтезагрязнения. У мух нефтеустойчивой линии, адаптированной к хроническому нефтезагрязнению среды, все показатели приспособленности находятся на уровне контроля. Что касается половых клеток, ранних леталей больше у мух, содержащихся в нефтяной среде большей концентрации. Это может свидетельствовать о том, что при хроническом содержании мух в нефти с большой концентрацией невозможно избежать отбора особей, чувствительных к неблагоприятным условиям среды даже несмотря на адаптацию.

Что касается мух, пересаженных в чистую питательную среду, то их выживаемость и плодовитость нестабильны. Чем более токсична среда содержания дрозофил до смены местообитания, тем сильнее последствия. Изучение первичных продуктов повреждаемости клеток у дрозофил в условиях чистой питательной среды свидетельствует о том, что повреждаемость их клеток также возрастает, а вторичные продукты – накапливаются и деструктивно влияют на клетки.

Изучение показателей жизнедеятельности мух нефтеустойчивой линий в нефтезагрязнённых условиях и в условиях чистой питательной среды позволило заключить:

1. Показатели жизнедеятельности нефтеустойчивой линии дрозофил при содержании в нефтезагрязнённой среде не отличается от уровня контроля во все сроки наблюдения.

2. Более высокая частота проявления ранних леталей у мух, содержащихся в условиях нефтезагрязнения, возможно, связана с низкой оплодотворяющей способностью самцов, либо с отбором устойчивых генотипов и элиминацией в эмбриогенезе особей, не включивших гены нефтеустойчивости.

3. У мух увеличивается частота крыловых морфозов, что свидетельствует о тератогенном влиянии условий содержания.

4. Содержание мух в стандартных условиях чистой питательной среды, даже если организм не встречался с ней в течение длительного времени (в ходе нескольких сотен поколений), приводит к тому, что среда становится инадаптивной.

Литература

1. Булатов А.И., Макаренко П.П., Шеметов В.Ю. Справочник инженера-эколога нефтедобывающей промышленности по методам анализа загрязнителей окружающей среды. Ч. 2. 1997. 483 с.
2. Бурковский И.В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М: МГУ, 1992. 170 с.
3. Васькова Я.Ю. Модификация хронического действия нефти с помощью ПАБК на *drosophila melanogaster*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2018. С. 53-66.

4. Ватги К.В., Тихомирова М.М. Спонтанные и индуцированные радиацией доминантные летальные мутации у самок и самцов дрозофилы // Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. № 6. С. 32-43.
5. Вишневец А.В., Соболева В.Ф., Смунова В.К., и др. Основы биометрии. 2009. С. 10-24.
6. Владимиров В.А. Разливы нефти: причины, масштабы, последствия // Стратегия гражданской защиты: проблемы и исследования. 2014. №1. С. 217-229.
7. Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М.: МГУ, 1981. 80 с.
8. Ильинских Н.Н., Петухова Г.А., Ильинских Е.Н. Скрининг и мониторинг генотоксических воздействий нефти: Экогенетика скрининга и мониторинга генотоксических воздействий нефти на растения, животных и человека. Германия: LAP LAMBERT Acad. Publ, 2018. С. 36-99.
9. Корж А.П. Реакция *Drosophila melanogaster* на изменение условий выращивания // Ukrainian Journal of Ecology. 2013. № 2(8). С. 136-148.
10. Курносина Н. С., Лейкам А. Б., Караваев С. С. Охрана окружающей среды при обустройстве нефтяных месторождений в области распространения вечномёрзлых грунтов. М.: ВНИИОЭНГ. 1989. С. 31–86.
11. Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Новоселов А.П. Возможные влияния нефтяного загрязнения в бассейне р. Печоры // Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН. 2008. С. 427-428.
12. Миронов О.Г. Биологические ресурсы моря и нефтяное загрязнение: пищевая промышленность. М., 1997. С. 47.
13. Михайлова Л.В., Князева Т.С., Макаренкова И.Ю. и др. Временное методическое руководство по установлению предельно допустимого уровня загрязнения химическими веществами донных отложений (на примере нефти). Москва: Природа, 2002. С. 224.
14. Некрасова А.А., Привалов Д.М., Попова О.С., и др. Воздействие нефти и нефтепродуктов на окружающую среду // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2017. №125. С. 309-318.
15. Петухова Г.А. Механизмы устойчивости организмов к нефтяному загрязнению среды, 2008. 172 с.
16. Петухова Г.А., Квашнина Ю.М. Адаптивный потенциал *Drosophila melanogaster* при нефтяном загрязнении среды // Вестник Кемеровского государственного университета. 2015. №1-4(61). С. 29-32.
17. Салангинас Л.А. Изменение свойств почв под воздействием нефти и разработка системы мер по их реабилитации. Екатеринбург: «Элита-комплекс», 2003. 411 с.
18. Сиделев С.И. Математические методы в биологии и экологии: введение в элементарную биометрию. Ярославль: ЯрГУ, 2012. 140 с.
19. Тихомирова М.М., Тупицына Л.С. Судьба потенциальных повреждений хромосом в мутационном процессе // Генетика. 1983. Т. 19. №6. С. 789-795.

20. Mori T. et al. Intraluminal increase of superoxide anion following transient focal cerebral ischemia in rats // Brain research. 1999. Т. 816. № 2. С. 350–357.

References

1. Bulatov, A.I., Makarenko, P.P., & Shemetov, V.Yu. (1997). Spravochnik inzhenera-ekologa neftedobyvayushhej promyshlennosti po metodam analiza zagryaznitelej okruzhayushhej sredy. Ch. 2, 483. (in Russ.).
2. Burkovskij, I.V. (1992). Strukturno-funkcional'naya organizaciya i ustojchivost' morskix donnyx soobshhestv. M: MGU, 170. (in Russ.).
3. Vas'kova, Ya.Yu. (2018). Modifikaciya xronicheskogo dejstviya nefti s pomoshh'yu PABK na drosophila melanogaster: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Tyumen', 53-66. (in Russ.).
4. Vatgi, K.V., & Tixomirova, M.M. (1976). Spontanny'e i inducirovanny'e radiaciej dominantny'e letal'ny'e mutacii u samok i samczov drozofily. *Issledovaniya po genetike*, L: Izd-vo LGU, 6, 32-43. (in Russ.).
5. Vishnevecz, A.V., Soboleva, V.F., & Smuneva, V.K., [i dr.]. (2009). Osnovy biometrii. 10-24. (in Russ.).
6. Vladimirov, V.A. (2014). Razlivy nefti: prichiny, masshtaby, posledstviya. *Strategiya grazhdanskoj zashhity: problemy i issledovaniya*, (1), 217-229. (in Russ.).
7. Gapochka L.D. Ob adaptacii vodoroslej. M.: MGU, 1981. 80 s. (in Russ.).
8. Il'inskix, N.N., Petuxova, G.A., Il'inskix, E.N. (2018). Skrining i monitoring genotoksicheskix vozdeystvij nefti: Ekogenetika skrininga i monitoringa genotoksicheskix vozdeystvij nefti na rasteniya, zhivotnyx i cheloveka. Germaniya: LAP LAMBERT Acad. Publ, 36-99. (in Russ.).
9. Korzh, A.P. (2013). Reakciya Drosophila melanogaster na izmenenie uslovij vy'rashhivaniya. *Ukrainian Journal of Ecology*, (2 (8)), 136-148. (in Russ.).
10. Kurnoskina, N.S., Lejkam, A.B., & Karavaev, S.S. (1989). Oxrana okruzhayushhej sredy pri obustrojstve neftyanyx mestorozhdenij v oblasti rasprostraneniya vechnomerzlyx gruntov. M.: VNIIOE'NG, 31-86. (in Russ.).
11. Lukin, A.A., Sharova, Yu.N., & Novoselov, A.P. (2008). Vozmozhny'e vliyanija neftyanogo zagryazneniya v bassejne r. Pechory. *Institut vodnyx problem Severa KarNCz RAN*, 427-428. (in Russ.).
12. Mironov, O.G. (1997). Biologicheskie resursy morya i neftyanoje zagryaznenie: pishhevaya promyshlennost'. M., 47. (in Russ.).
13. Mixajlova, L.V., Knyazeva, T.S., & Makarenkova, I.Yu. [i dr.]. (2002). Vremennoe metodicheskoe rukovodstvo po ustanovleniyu predel'no dopustimogo urovnya zagryazneniya ximicheskimi veshhestvami donnyx otlozhenij (na primere nefti). Moskva: Priroda, 224. (in Russ.).
14. Nekrasova, A.A., Privalov, D.M., & Popova, O.S., [i dr.]. (2017). Vozdeystvie nefti i nefteproduktov na okruzhayushhuyu sredu. *Politematicheskij setevoj elektronnij nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, (125), 309-318. (in Russ.).

15. Petuxova, G.A. (2008). Mexanizmy` ustojchivosti organizmov k neftyanomu zagryazneniyu sredy`, 172. (in Russ.).

16. Petuxova, G. A., & Kvashnina, Yu. M. (2015). Adaptivny`j potencial *Drosophila melanogaster* pri neftyanom zagryaznenii sredy`. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta*, (1-4 (61)), 29-32. (in Russ.).

17. Salanginas, L.A. (2003). Izmenenie svojstv pochv pod vozdejstviem nefi i razrabotka sistemy` mer po ix rehabilitacii. Ekaterinburg: «E`lita-kompleks», 411. (in Russ.).

18. Sidelev, S.I. (2012). Matematicheskie metody` v biologii i e`kologii: vvedenie v e`lementarnuyu biometriyu: uchebnoe posobie. Yaroslavl`: YarGU, 140. (in Russ.).

19. Tixomirova, M.M., & Tupicyna, J.I.S. (1983). Sud`ba potencial`ny`x povrezhdenij xromosom v mutacionnom processe. *Genetika*, 19(6), 789-795. (in Russ.).

20. Mori, T., Asano, T., Matsui, T., Muramatsu, H., Ueda, M., Kamiya, T., ... & Abe, T. (1999). Intraluminal increase of superoxide anion following transient focal cerebral ischemia in rats. *Brain research*, 816(2), 350-357.

Дата поступления: 12.12.2022

Дата принятия: 06.09.2023

© Янгирова Л.Я., Петухова Г.А., 2023