



Краткие сообщения / Brief reports
Оригинальная статья / Original article
УДК 612.062:57.042
DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-185-191

ВЛИЯНИЕ ТОКСИЧЕСКОГО СТРЕССА НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ АРКУАТНОГО ЯДРА ГИПОТАЛАМУСА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕННОГО РЕЖИМА ОСВЕЩЕННОСТИ

Светлана В. Котельникова, Андрей В. Котельников, Вячеслав Ф. Зайцев*

*кафедра гидробиологии и общей экологии,
Институт рыбного хозяйства, биологии и природопользования
Астраханского государственного технического университета,
Астрахань, Россия, kotas@inbox.ru*

Резюме. Цель. Аркуатное ядро (АЯ) гипоталамуса является одним из интегративных центров, ответственных за энергетический метаболизм млекопитающих. Изучена реакция АЯ белых крыс на токсический стресс, вызванный введением хлорида кадмия в условиях естественного освещения, световой и темновой деприваций. **Методы.** Токсикант вводили перорально в дозе 2 мг на 100 г массы тела ежедневно в течение 15 дней после месяца адаптации к искусственному фоторежиму. Синтетическую активность оценивали методом кариолометрии на окрашенных гематоксилином и эозином срезах гипоталамуса. **Результаты.** Как световая, так и темновая депривации приводили к уменьшению размеров нуклеол АЯ у животных обоего пола. Соль кадмия в условиях естественного освещения вызвала уменьшение размеров нуклеол, но только у самцов. Напротив, на фоне темновой депривации хлорид кадмия приводил к снижению активности АЯ только у самок. Световая депривация способствовала увеличению синтетической активности нейроцитов АЯ под действием соли кадмия у самцов, но не изменяла таковую у самок. **Заключение.** Влияние токсического стресса, вызванного введением хлорида кадмия, на гипоталамический центр, ответственный за энергетический метаболизм организма, зависит от режима освещенности и пола животного. Угнетение синтетической деятельности АЯ хлоридом кадмия при естественном освещении более выражено у самцов, а при темновой депривации – у самок. **Ключевые слова:** гипоталамус, аркуатное ядро, фоторежимы, кадмий, токсический стресс.

Формат цитирования: Котельникова С.В., Котельников А.В., Зайцев В.Ф. Влияние токсического стресса на морфофункциональное состояние аркуатного ядра гипоталамуса в условиях измененного режима освещенности // Юг России: экология, развитие. 2016. Т.11, N2. С.185-191. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-185-191

THE IMPACT OF TOXIC STRESS ON THE MORPHOFUNCTIONAL STATE OF THE HYPOTHALAMIC ARCUATE NUCLEUS IN THE CONDITIONS OF THE CHANGED MODE OF LIGHT EXPOSURE

Svetlana V. Kotelnikova, Andrey V. Kotelnikov, Vyacheslav F. Zaitsev*

*Department of Hydrobiology and General ecology,
Institute of fisheries, biology and nature management
Astrakhan State Technical University, Astrakhan, Russia, kotas@inbox.ru*

Abstract. Aim. Arcuate nucleus (AN) of the hypothalamus is one of the integrative centers responsible for energy metabolism in mammals. Reaction of the arcuate nucleus of white rats on the toxic stress caused by introduction of cadmium chloride in the conditions of natural illumination, light and dark deprivations was studied. **Methods.** The toxicant was entered per os at a dose of 2 mg on 100 g of body weight a daily for 15 days after one month of adaptation to an the artificial photomode. Synthetic activity was estimated a method nucleoli volumes' measurement on hematoxylin and eosin sections of the hypothalamus. **Results.** As light and dark deprivations led to the reduction of the nucleoli volumes of AN at animals of both sexes. Salt of cadmium in the conditions of natural illumination has caused reduction of the nucleoli sizes, but only in males. On the contrary, on the background of dark deprivation



cadmium chloride led to decrease in activity of AN only in females. Light deprivation promoted increase in synthetic activity of AN neurocytes under the influence of cadmium salt in males, but did not change that in females. **Conclusion.** The impact of toxic stress induced by administration of cadmium chloride on the hypothalamic centre responsible for energy metabolism of the organism depends on light intensity and sex of the animal. Inhibition of the synthetic activity of AN by cadmium chloride in natural lighting is more pronounced in males, and in the dark of deprivation it is more pronounced in females.

Keywords: hypothalamus, arcuatus nucleus, photomodes, cadmium, toxic stress.

For citation: Kotelnikova S.V., Kotelnikov A.V., Zaitsev V.F. The impact of toxic stress on the morphofunctional state of the hypothalamic arcuate nucleus in the conditions of the changed mode of light exposure. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 2, pp. 185-191. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-185-191

ВВЕДЕНИЕ

Наличие циркадианной функциональной активности различных физиологических систем и органов в настоящее время рассматривается как один из диагностических критериев состояния здоровья человека. Установлено, что десинхронизация является не только обязательным компонентом стресса, но и способен сам по себе приводить к снижению адаптационных возможностей организма [1]. Нарушение ритмической активности физиологических систем, вызванное помещением животного в условия постоянных темноты или освещения, изменяет его реакцию на воздействие внешних экстремальных факторов, в том числе такого опасного экополлютанта как кадмий [2].

Среди эффектов кадмия установлены его нефротоксичность, иммуносупрессивное действие, канцерогенный и тератогенный эффекты. Длительное поступление кадмия в организм сопровождается нарушениями в иммунной системе, некрозом нервных клеток чувствительных ганглиев и аксональной дегенерацией и демиелинизацией периферических нервных стволов [3].

Показано, что многие эффекты кадмия зависят от длительности фотопериода. Накопление и токсичность кадмия в корот-

кий фотопериод (8 ч освещения) была выше, чем в длинный (16ч) [4].

Реализация стресс реакции идет с участием гипоталамуса, обеспечивается взаимодействием его интегративных центров, одним из которых является дугообразное (аркуатное) ядро. Этот нейроэндокринный центр контролирует ряд жизненно важных гомеостатических параметров и приспособительных реакций. В аркуатном ядре синтезируются соматолиберин и пролактостатин (дофамин), здесь присутствуют гипотропные нейроны, секретирующие кортиколиберин – центральный гормон стресса.

Нейроны аркуатного ядра вовлечены в фотопериодическое регулирование рациона питания, массы тела и размножения зимующих млекопитающих [5, 6]. Нарушения функциональной активности аркуатного ядра наблюдается при развитии десинхронизации в связи с нарушениями ритмов сна и бодрствования [7].

Целью исследования стало изучение изменения морфометрических показателей ядрышек нейроцитов аркуатного ядра гипоталамуса самцов и самок белых крыс под влиянием хлорида кадмия в условиях естественного и искусственных фотопериодов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперимент поставлен на 67 половозрелых крысах Вистар, самцах и самках, в осенний период. Животные содержались при свободном доступе к воде и пище, самцы и самки отдельно. Были сформированы 3 группы: первая содержалась при естественном освещении, вторая была помещена в условия постоянного искусственного освещения (темновая депривация), животные третьей группы находились в помещении, лишенном источников света (световая депривация). Все

работы с крысами последней группы осуществлялись при красном свете. После месяца содержания животных в указанных условиях, половине крыс каждой из групп вводили перорально с помощью зонда хлорид кадмия ($\text{CdCl}_2 \cdot 2,5\text{H}_2\text{O}$) в дозе 2 мг на 100 г массы тела ежедневно в течение 15 дней. По окончании эксперимента крыс декапитировали под хлоралгидратным наркозом (5%-ный раствор в дозе 25 мг/100 г массы тела, внутривенно). В постановке опытов бы-



ли учтены «Правила проведения работ с использованием экспериментальных животных». Гипоталамус извлекали и фиксировали в жидкости Буэна. После стандартной проводки орган заливали в парафин, приготавливали серийные срезы толщиной 7 мкм и

окрашивали гематоксилином и эозином. Срезы фотографировали при увеличении $900\times$ и проводили измерение диаметров ядрышка нейроцитов. Рассчитывали объемы ядрышка по формуле эллипсоидовращения

$$S = \frac{\pi}{6} d_1 d_2^2,$$

где d_1 и d_2 – два взаимно перпендикулярных диаметра ядрышка нейроэндокринных клеток, причем $d_1 > d_2$. Измерения выражали в мкм с помощью объект-микрометра. Все результаты статистически обработаны с использованием критерия Стьюдента. На основании данных кариолометрии был также

проведен трехфакторный дисперсионный анализ (факторы: фоторежим, пол животного, токсический стресс). Достоверность силы влияния факторов и их сочетаний оценена по критерию Фишера. Для отличий, достоверных по Стьюденту или Фишеру приведен уровень значимости p .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У животных, содержащихся при естественном освещении, половые отличия в синтетической активности нейроцитов АЯ не выявлялись (рис. 1). Введение соли кадмия

подопытным животным привело к уменьшению размеров нуклеол на 18% у самцов ($p < 0,05$) и отсутствию реакции со стороны самок.

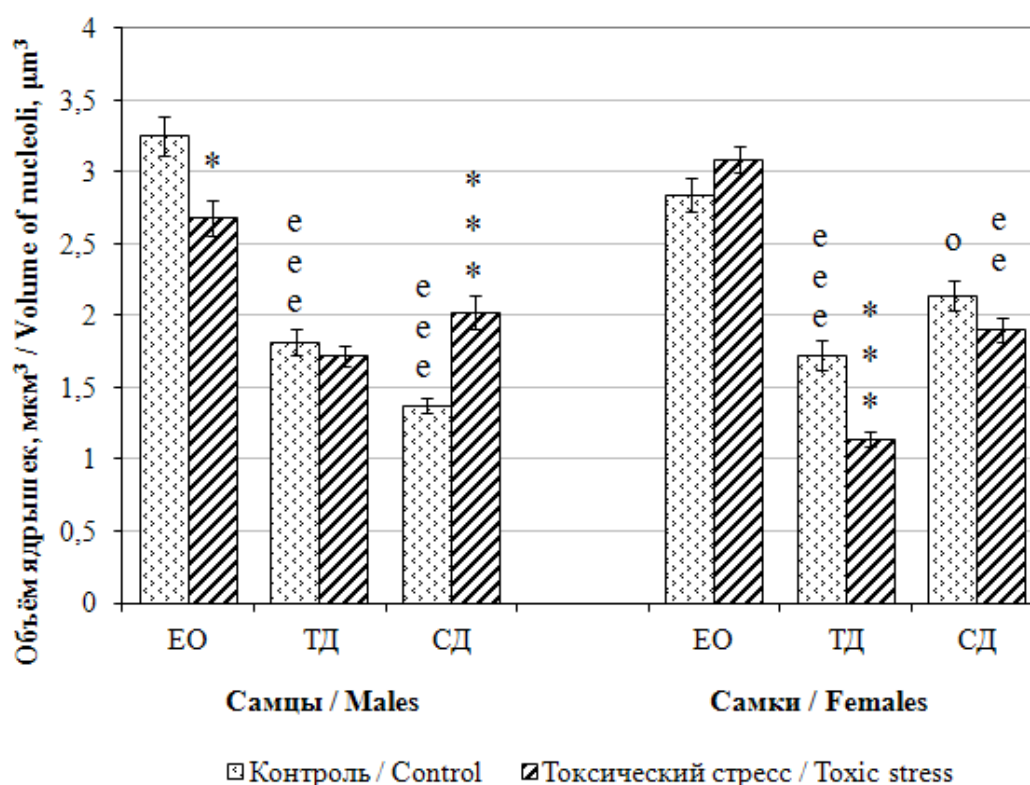


Рис. 1. Объемы ядрышек самцов и самок белых крыс в условиях естественного освещения и искусственных фоторежимов

Fig. 1. The volume of nucleoli of white rats males and females in conditions of natural lighting and artificial photomodes



ЕО – естественное освещение / natural lighting; ТД – темновая депривация / dark deprivation;

СД – световая депривация / light deprivation;

* - отличия группы животных с токсическим стрессом от своего контроля по Стьюденту / differences between groups of animals with toxic stress from its control by the Student t-test:

* – $p < 0,05$, *** – $p < 0,001$;

^o – половые отличия / gender differences: ^o – $p < 0,05$;

^e – отличия искусственных фоторежимов от естественного освещения / differences artificial photomodes from natural lighting: ^{ee} – $p < 0,01$; ^{eee} – $p < 0,001$.

Помещение животных в условия искусственных фоторежимов приводило к значительному уменьшению размеров ядрышек клеток АЯ как у самцов, так и у самок. Так, постоянное освещение вызывало снижение синтетической активности нейроцитов АЯ у самцов на 44%, а у самок – на 39% ($p < 0,001$ для обоих случаев). Реакция самцов и самок на введение токсиканта на фоне темновой депривации оказалась диаметрально противоположной по сравнению с естественным освещением: на этот раз у самцов соль кадмия не вызывала изменения интенсивности синтеза белка, в то время как у самок объем ядрышек уменьшался на 34% по сравнению с контролем ($p < 0,001$).

Световая депривация вызывала более значительную реакцию самцов по сравнению с самками, у них синтетическая активность нейроцитов АЯ снизилась на 58% по отношению к животным, содержащимся при естественном освещении ($p < 0,001$). У самок этот показатель снизился только на 25% ($p < 0,01$), в связи с чем у крыс при световой депривации

выявлялись половые отличия, отсутствующие при естественном освещении и при темновой депривации: объемы ядрышек самцов составляли только 64% от объема ядрышек самок ($p < 0,001$). Введение токсиканта на фоне световой депривации увеличивало синтетическую активность нейроцитов АЯ самцов на 46% ($p < 0,001$), но не изменяло таковую у самок.

Дисперсионный анализ влияния организованных в комплекс факторов показал, что они составляют не менее 37% общей изменчивости нуклеол нейроцитов АЯ гипоталамуса. Высокое значение взаимосвязанности изучаемых факторов (сила влияния $9,00 \pm 0,116\%$, $p < 0,001$) свидетельствует о зависимости реакции АЯ на интоксикацию хлоридом кадмия у организмов разного пола от фоторежима. Среди индивидуально действующих факторов наиболее значимым является фоторежим (сила влияния $27,04 \pm 0,116\%$, $p < 0,001$), что свидетельствует об определяющем значении этого фактора для дисперсии изучаемого признака.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Как показали результаты, реакция аркуатного ядра гипоталамуса на токсический стресс, вызванный введением соли кадмия, различна у самцов и самок подопытных животных. В условиях естественного освещения к токсиканту оказались более резистентны особи женского пола, что согласуется с литературными данными, полученными как для кадмия, так и для других тяжелых металлов [8, 9]. За половые различия в реакции на токсический стресс считают ответственными половые гормоны, подобные прогестерону и β -эстрадиолу [10], рецепторы к которым имеют различную плотность в аркуатном ядре гипоталамуса самцов и самок [11].

Световая и темновая депривации приводят к нарушению ритмической активности функциональных систем организма развитию десинхроноза. Показано, что воздействие

постоянного освещения способно повышать частоту новообразований и сокращать продолжительность жизни подопытных животных [12]. Увеличение длительности темного периода суток считают ответственным за развитие зимней депрессии [13]. В нашем случае содержание животных в течение полутора месяцев в условиях как постоянного освещения, так и постоянной темноты подавляло синтетическую активность нейроцитов аркуатного ядра, которое можно отнести к стресслимитирующим центрам гипоталамуса. Несмотря на внешне похожую реакцию нервного центра на искусственные фоторежимы, интоксикация солью кадмия выявляет неоднозначность этой реакции. Так, световая депривация, приводящая к гиперфункции эпифиза, не изменяет реакцию на введение соли кадмия у самок и повышает синтетиче-



скую активность ядра у самцов, что может быть следствием мобилизации резервных возможностей адаптационных систем подопытных животных. Однако темновая депривация не обладает такой способностью. Повышенная выработка кортизола на свету угнетает иммунную систему, что может способствовать деструктивному действию кад-

мия [14]. Наиболее неблагоприятная ситуация создается у самок, которые по-видимому, реагируют на изменение фоторежима более негативно, чем самцы. Так, снижение синтетической активности АЯ в условиях темновой депривации у самок можно трактовать как срыв адаптации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. Как световая, так и темновая депривации приводят к уменьшению размеров нуклеол АЯ, что свидетельствует о снижении его синтетической активности у животных обоего пола.
2. Химический стресс, вызванный введением хлорида кадмия, оказывает суще-

ственное влияние на морфофункциональное состояние аркуатного ядра гипоталамуса. Вместе с тем это влияние зависит от режима освещенности и пола животного. Угнетение синтетической деятельности АЯ хлоридом кадмия при естественном освещении более выражено у самцов, а при темновой депривации – у самок.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Анисимов В.Н. Мелатонин и его место в современной медицине // Русский медицинский журнал. 2006. Т. 14, N4. С. 1-4.
2. Абдурахманов Г.М., Зайцев И.В. Экологические особенности содержания микроэлементов в организме животных и человека. М.: Наука, 2004. 280 с.
3. Власова Ю.Ю. Роль гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы в патогенезе экзогенно-конституционального ожирения // Русский медицинский журнал. 2009. Т. 17, N24. С. 1610-1613.
4. Wlostowski T., Krasowska A., Bonda E. Joint effects of dietary cadmium and polychlorinated biphenyls on metallothionein induction, lipid peroxidation and histopathology in the kidneys and liver of bank voles // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2008, vol. 69, no. 3. pp. 403-410.
5. Li Q., Rao A., Pereira A., Clarke I.J., Smith J.T. Kisspeptin cells in the ovine arcuate nucleus express prolactin receptor but not melatonin receptor // Journal of Neuroendocrinology. 2011, vol. 23, no. 10, pp. 871-882. DOI: 10.1111/j.1365-2826.2011.02195.x
6. Ross A.W., Johnson C.E., Bell L.M., Reilly L., Duncan J.S., Barrett P., Heideman P.D., Morgan P.J. Divergent regulation of hypothalamic neuropeptide Y and agouti-related protein by photoperiod in F344 rats with differential food intake and growth // Journal of Neuroendocrinology. 2009, vol. 21, no. 7, pp. 610-619. DOI: 10.1111/j.1365-2826.2009.01878.x
7. Scott C.J., Tilbrook A.J., Simmons D.M., Rawson J.A., Chu S., Fuller P.J., Ing N.H., Clarke I.J. The distribution of cells containing estrogen receptor-alpha (ERalpha) and ERbeta messenger ribonucleic acid in the preoptic area and hypothalamus of the sheep: comparison of males and females // Endocrinology. 2000, vol. 141, no. 8. pp. 2951-2962.
8. Betharia S., Maher T.J. Neurobehavioral effects of lead and manganese individually and in combination in developmentally exposed rats // Neurotoxicology. 2012, vol. 33, no. 5, pp. 1117-1127. DOI: 10.1016/j.neuro.2012.06.002
9. Hazelhoff M.H., Bulacio R.P., Torres A.M. Gender related differences in kidney injury induced by mercury // International Journal of Molecular Sciences. 2012, vol. 13, no. 8, pp. 10523-10536. DOI: 10.3390/ijms130810523
10. Salgado-Delgado R, Nadia S, Angeles-Castellanos M, Buijs RM, Escobar C. In a rat model of night work, activity during the normal resting phase produces desynchrony in the hypothalamus // Journal of Biological Rhythms. 2010, vol. 25, no. 6. pp. 421-431. DOI: 10.1177/0748730410383403
11. Shimada H., Hashiguchi T., Yasutake A., Waalkes M.P., Imamura Y. Sexual dimorphism of cadmium-induced toxicity in rats: involvement of sex hormones // Archives of Toxicology. 2012, vol. 86, no. 9, pp. 1475-1480. DOI: 10.1007/s00204-012-0844-0
12. Виноградова И.А., Букалев А.В., Забежинский М.А., Семенченко А.В., Хавинсон В.Х., Анисимов В.Н. Геропротекторный эффект пептида Ala-Glu-Asp-Gly у самцов крыс, содержащихся при разных режимах освещения // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2008. Т. 145, N4. С. 455-460.
13. Стрельник С.Н. Экологическая и эндогенная составляющие в регуляции биоритмов при депрессивных расстройствах: мелатониновая гипоте-



за // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11, N 1(5). С. 1043-1046.

14. Ковальзон В.М. Мелатонин без чудес // Биология. 2003. Т. 709, N 37. С. 2-6.

REFERENCES

1. Anisimov V.N. Melatonin and its place in modern medicine. *Russkii meditsinskii zhurnal* [Russian Medical Journal]. 2006, vol. 14, no. 4, pp. 1-4. (In Russian)
2. Abdurakhmanov G.M., Zaitsev I.V. *Ekologicheskie osobennosti soderzhaniya mikroelementov v organizme zhivotnykh i cheloveka* [Ecological features of trace elements in human and animal organism]. Moscow, Nauka Publ., 2004. 280 p. (In Russian)
3. Vlasova Yu.Yu. The role of the hypothalamic-pituitary-adrenal system in pathogenesis of exogenous-constitutional obesity. *Russkii meditsinskii zhurnal* [Russian Medical Journal]. 2009, vol. 17, no. 24, pp. 1610-1613. (In Russian)
4. Wlotoski T., Krasowska A., Bonda E. Joint effects of dietary cadmium and polychlorinated biphenyls on metallothionein induction, lipid peroxidation and histopathology in the kidneys and liver of bank voles. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2008, vol. 69, no. 3, pp. 403-410.
5. Li Q., Rao A., Pereira A., Clarke I.J., Smith J.T. Kisspeptin cells in the ovine arcuate nucleus express prolactin receptor but not melatonin receptor. *Journal of Neuroendocrinology*. 2011, vol. 23, no. 10, pp. 871-882. DOI: 10.1111/j.1365-2826.2011.02195.x
6. Ross A.W., Johnson C.E., Bell L.M., Reilly L., Duncan J.S., Barrett P., Heideman P.D., Morgan P.J. Divergent regulation of hypothalamic neuropeptide Y and agouti-related protein by photoperiod in F344 rats with differential food intake and growth. *Journal of Neuroendocrinology*. 2009, vol. 21, no. 7, pp. 610-619. DOI: 10.1111/j.1365-2826.2009.01878.x
7. Scott C.J., Tilbrook A.J., Simmons D.M., Rawson J.A., Chu S., Fuller P.J., Ing N.H., Clarke I.J. The distribution of cells containing estrogen receptor-alpha (ERalpha) and ERbeta messenger ribonucleic acid in the preoptic area and hypothalamus of the sheep: comparison of males and females. *Endocrinology*. 2000, vol. 141, no. 8, pp. 2951-2962.
8. Betharia S., Maher T.J. Neurobehavioral effects of lead and manganese individually and in combination in developmentally exposed rats. *Neurotoxicology*. 2012, vol. 33, no. 5, pp. 1117-1127. DOI: 10.1016/j.neuro.2012.06.002
9. Hazelhoff M.H., Bulacio R.P., Torres A.M. Gender related differences in kidney injury induced by mercury. *International Journal of Molecular Sciences*. 2012, vol. 13, no. 8, pp. 10523-10536. DOI: 10.3390/ijms130810523
10. Salgado-Delgado R., Nadia S., Angeles-Castellanos M., Buijs RM, Escobar C. In a rat model of night work, activity during the normal resting phase produces desynchrony in the hypothalamus. *Journal of Biological Rhythms*. 2010, vol. 25, no. 6, pp. 421-431. DOI: 10.1177/0748730410383403
11. Shimada H., Hashiguchi T., Yasutake A., Waalkes M.P., Imamura Y. Sexual dimorphism of cadmium-induced toxicity in rats: involvement of sex hormones. *Archives of Toxicology*. 2012, vol. 86, no. 9, pp. 1475-1480. DOI: 10.1007/s00204-012-0844-0
12. Vinogradova I.A., Bukalev A.V., Zabezhinskiy M.A., Semenchenko A.V., Khavinson V.Kh., Anisimov V.N. Geroprotective effect of the peptide Ala-Glu-Asp-Gly in male rats kept under different lighting modes. *Byulleten' eksperimental'noi biologii i meditsiny* [Bulletin of Experimental Biology and Medicine]. 2008, vol. 145, no. 4, pp. 455-460. (In Russian)
13. Strel'nik S.N. Endogenous and environmental constituents in the regulation of biorhythms in depressive disorders: melatonin hypothesis. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Izvestiya of Samara Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2009, vol. 11, no. 1(5), pp. 1043-1046. (In Russian)
14. Koval'zon V.M. Melatonin without miracles. *Biologiya* [Biology]. 2003, vol. 709, no. 37, pp. 2-6. (In Russian)

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Светлана В. Котельникова – кандидат биологических наук, доцент кафедры «Гидробиология и общая экология», Институт рыбного хозяйства биологии и природопользования Астраханского государственного технического университета, Астрахань, Россия.

Андрей В. Котельников – д.б.н., профессор кафедры «Гидробиология и общая экология», Институт рыбного хозяйства биологии и природопользования Астраханского

AUTHOR INFORMATION

Affiliations

Svetlana V. Kotelnikova – Ph.D in Biological Science, Assistant professor, Astrakhan State Technical University, Sub-Department of Hydrobiology and General Ecology, Astrakhan, Russia.

Andrey V. Kotelnikov – Doctor of Biological Science, Professor, Astrakhan State Technical University, Sub-Department of Hydrobiology and General Ecology, Astrakhan, Russia.



го государственного технического университета. Тел. +79033493307, ул. Татищева, 16, Астрахань, Россия, e-mail: kotas@inbox.ru

Вячеслав Ф. Зайцев* – доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой «Гидробиология и общая экология», Институт рыбного хозяйства биологии и природопользования Астраханского государственного технического университета. Тел. +79086172200, ул. Татищева, 16, Астрахань, 414025Россия, e-mail: viacheslav-zaitsev@yandex.ru

Ecology, Phone: +7903349330716 Tatishchev st., Astrakhan, 414025 Russia, e-mail: kotas@inbox.ru

Vyacheslav F. Zaitsev* – Doctor of Agricultural Science, Professor, Astrakhan State Technical University, Head of the Sub-Department of Hydrobiology and General Ecology, Phone: +79086172200, 16 Tatishchev st., Astrakhan, 414025 Russia, e-mail: viacheslav-zaitsev@yandex.ru

Критерии авторства

Светлана В. Котельникова сформулировала концепцию, организовала исследование, участвовала в сборе, анализе и интерпретации экспериментального материала, отвечает за оригинальность исследования. Андрей В. Котельников участвовал в сборе и обработке результатов исследования, отвечает за достоверность математического анализа. Вячеслав Ф. Зайцев отвечает за корректуру рукописи и перевод до подачи статьи в редакцию.

Contribution

Svetlana V. Kotelnikova formulated the concept, organized the study, participated in collection, analysis and interpretation of experimental data, she is responsible for the originality of this research. Andrey V. Kotelnikov took part in the collection and processing of research results, he is responsible for the accuracy of the mathematical analysis. Vyacheslav F. Zaitsev is responsible for the correction of the manuscript and the translation before submitting the article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию 20.02.2016

Принята в печать 30.03.2016

Received 20.02.2016

Accepted for publication 30.03.2016