



УДК 57.04

EDN FYRSMY

<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-3-378-384>

Влияние магнитных полей на ацетилирование H3K9/14 в нейронах грибовидных тел медоносной пчелы

Т. Г. Зачепило^{✉1,2}, К. В. Исакова², А. К. Прибышина¹, Н. Г. Камышев¹, Н. Г. Лопатина¹

¹ Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

² Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, 191186, Россия, г. Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, д. 48

Сведения об авторах

Татьяна Геннадьевна Зачепило, SPIN-код: 7746-2208, Scopus AuthorID: 6506211770, ORCID: 0000-0001-6350-7050, e-mail: polosataya2@mail.ru

Карина Витальевна Исакова, e-mail: karina140998@gmail.com

Алиса Кирилловна Прибышина, e-mail: alisa_pribyshina@mail.ru

Николай Григорьевич Камышев, SPIN-код: 4461-9955, Scopus AuthorID: 6603773316, ResearcherID: N-3922-2017, ORCID: 0000-0002-3611-7417, e-mail: kamyshevng@infran.ru

Нина Георгиевна Лопатина, SPIN-код: 2856-6180, Scopus AuthorID: 35526198700, ORCID: 0000-0003-1392-4002, e-mail: lopatina_ng@infran.ru

Для цитирования: Зачепило, Т. Г., Исакова, К. В., Прибышина, А. К., Камышев, Н. Г., Лопатина, Н. Г. (2022) Влияние магнитных полей на ацетилирование H3K9/14 в нейронах грибовидных тел медоносной пчелы. *Интегративная физиология*, т. 3, № 3, с. 378–384. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-3-378-384> EDN FYRSMY

Получена 10 июля 2022; прошла рецензирование 30 августа 2022; принята 31 августа 2022.

Финансирование: Исследование было выполнено в рамках государственного задания Института физиологии им. И. П. Павлова РАН с привлечением ресурсов ЦКП «Биоколлекция ИФ РАН для исследования интегративных механизмов деятельности нервной и висцеральных систем» и «Конфокальная микроскопия».

Права: © Т. Г. Зачепило, К. В. Исакова, А. К. Прибышина, Н. Г. Камышев, Н. Г. Лопатина (2022). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Эволюция живого длительное время протекала при определенных параметрах геомагнитного поля. Многие организмы чувствительны к электромагнитным полям и используют их для ориентации в пространстве и навигации при миграциях. Медоносная пчела *Apis mellifera* L. — адекватная экспериментальная модель для изучения биологических эффектов электромагнитных полей. В своей жизнедеятельности пчелы используют магнитное поле Земли для ориентации в пространстве и мобилизации на взятку. В последние десятилетия на Земле появились многочисленные антропогенные источники электромагнитных излучений, которые, вероятно, являются стрессорами для пчел и других насекомых. Известно, что при развитии стресс-реакции изменяется уровень транскрипционной активности, а ацетилирование гистонов связано с активацией транскрипции. В статье представлены данные об ацетилировании гистона H3K9/14 в нейронах (внутренних клетках Кеньона) каллисов грибовидных тел (структур, отвечающих у насекомых за обучение и память) у медоносной пчелы. Показано, что усиление естественного геомагнитного поля приводит к уменьшению ацетилирования гистона H3K9/14, что свидетельствует об уменьшении транскрипционной активности в грибовидных телах, что может сказываться на когнитивной и пищедобывательной деятельности пчелы.

Ключевые слова: электромагнитные поля, магнитное поле, насекомые, медоносная пчела, ацетилирование гистонов, центральная нервная система

Magnetic field effect on H3K9/14 acetylation in neurons of honeybee mushroom bodies

T. G. Zachepilo^{✉1,2}, K. V. Isakova², A. K. Pribishina¹, N. G. Kamyshev¹, N. G. Lopatina¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

² Herzen State Pedagogical University of Russia, 48 Moika Emb., Saint Petersburg 191186, Russia

Authors

Tatiana G. Zachepilo, SPIN: 7746-2208, Scopus AuthorID: 6506211770, ORCID: 0000-0001-6350-7050, e-mail: polosataya2@mail.ru

Karina V. Isakova, e-mail: karina140998@gmail.com

Alisa K. Pribyshina, e-mail: alisa_pribyshina@mail.ru

Nikolay G. Kamyshev, SPIN: 4461-9955, Scopus AuthorID: 6603773316, ResearcherID: N-3922-2017, ORCID: 0000-0002-3611-7417, e-mail: kamyshevng@infran.ru

Nina G. Lopatina, SPIN: 2856-6180, Scopus AuthorID: 35526198700, ORCID: 0000-0003-1392-4002, e-mail: lopatina_ng@infran.ru

For citation: Zachepilo, T. G., Isakova, K. V., Pribyshina, A. K., Kamyshev, N. G., Lopatina, N. G. (2022) Magnetic field effect on H3K9/14 acetylation in neurons of honeybee mushroom bodies. *Integrative Physiology*, vol. 3, no. 3, pp. 378–384. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-3-378-384> EDN FYRSMY

Received 10 July 2022; reviewed 30 August 2022; accepted 31 August 2022.

Funding: This study is part of the state-commissioned assignment to the Pavlov Institute of Physiology Russian Academy of Sciences with part of the research done at the Center for Collective Use “Biocollection of the IF RAS for the study of integrative mechanisms of nervous and visceral systems” and “Confocal Microscopy”.

Copyright: © T. G. Zachepilo, K. V. Isakova, A. K. Pribyshina, N. G. Kamyshev, N. G. Lopatina (2022). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY-NC License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

Abstract. Living things have been evolving under certain parameters of the geomagnetic field. Many organisms are sensitive to electromagnetic fields and use them for spatial orientation and navigation during migration. The honeybee *Apis mellifera* L. is a convenient experimental model to study the biological effects of electromagnetic fields. The honeybees use the Earth’s magnetic field for orientation in space and mobilization for foraging. Recent decades have seen an emergence of numerous anthropogenic sources of electromagnetic radiation. They are likely to be stressors for bees and other insects. It is known the transcriptional activity changes as part of stress response, while histone acetylation is associated with transcription activation. The article reports the results of the study into H3K9/14 histone acetylation in the neurons (inner Kenyon cells) of mushroom body calyces (structures responsible for learning and memory in insects) in the honeybee. It was shown that an increase in the natural geomagnetic field leads to a decrease in H3K9/14 histone acetylation. This indicates a decrease in transcriptional activity in mushroom bodies, which may affect cognitive and foraging activities of the honeybee.

Keywords: electromagnetic fields, magnetic field, insects, honeybee, histone acetylation, central nervous system

Введение

Магнитное поле Земли, или геомагнитное поле, является одним из постоянно действующих на живое абиотических экологических факторов. Изменения в его параметрах могут приводить к нарушениям в работе физиологических и биохимических механизмов организма. В отличие от других экологических факторов, изменения в параметрах естественного электромагнитного поля (ЭМП) приводят к достаточно ограниченными адаптациям. Хотя некоторые организмы научились использовать изменения магнитного

поля Земли для ориентации в пространстве и миграций (некоторые птицы и насекомые). К таким организмам относятся медоносные пчелы — основные опылители сельскохозяйственных растений. Так, медоносные пчелы используют информацию о геомагнитном поле как один из значимых источников информации при ориентации в пространстве (магнитная навигация). Пчелы-разведчицы передают информацию о направлении к источнику корма с помощью танцев на ульевых сотах. В танце, в том числе, закодирована и информация об ориентации относительно магнитных линий Земли.

Однако эта информация не является первичным навигационным сигналом (Fleischmann et al. 2020).

В последние десятилетия на Земле появились многочисленные антропогенные источники электромагнитных излучений, которые, вероятно, являются стрессорами для пчел и других насекомых. Известно, что высоко- и низкочастотные электромагнитные излучения могут негативно влиять на процессы жизнедеятельности пчелиных семей, репродуктивные способности матки, пищевое поведение и опыление растений рабочими пчелами (Favre 2011; Kumar et al. 2011). В частности, ухудшается пищевая возбудимость и когнитивная деятельность медоносной пчелы (Lopatina et al. 2019; Greggers et al. 2013; Shepherd et al. 2018). За обучение и память у насекомых отвечают грибовидные тела — высшие интегративные центры мозга. У медоносной пчелы грибовидные тела — это парные структуры, состоящие из ножки (педункулюса) и чашечек (каликсов). Грибовидное тело представляет собой нейропил, образованный отростками нейронов, расположенных внутри (внутренние ветки Кенъона) и снаружи (наружные клетки Кенъона) каликсов (Mobbs 1982).

С другой стороны, известно, что при развитии стресс-реакции изменяется уровень транскрипционной активности, а ацетилирование гистонов связано с активацией транскрипции. В статье представлены данные об ацетилировании гистона H3K9/14 в нейронах каликсов грибовидных тел (структур, отвечающих у насекомых за обучение и память) у медоносной пчелы.

Материалы и методы

Материал исследования

Эксперименты проводили на 10–15-суточных рабочих особях медоносной пчелы краинской расы *Apis mellifera carnica* Pollm (отряд перепончатокрылые *Hymenoptera*). Пчел разводили на пасеке Института физиологии им. И. П. Павлова РАН. Изучали три группы пчел: контроль (интактные пчелы), УМП (усиленное магнитное поле), ОМП (ослабленное магнитное поле).

Магнитные воздействия

Для ослабления геомагнитного поля использовали метод экранирования с помощью цилиндрической камеры из немагнитного материала с покрытием из магнитомягкого материала АМАГ 172 (обеспечивает уменьшение значения индукции магнитного поля Земли до 0,1 мкТл

внутри камеры, фоновое значение снаружи камеры — 45 мкТл). Используемый для экранирования материал, по данным изготовителя, эффективно экранирует биологические объекты от различных переменных внешних ЭМП. Контроль — имитирующая камера из того же немагнитного материала, покрытие — черный полиэтилен. Размеры цилиндров: диаметр — 10 см, высота — 25 см. Цилиндры были закрыты с одного торца и открыты с другого так, чтобы в глубину камеры на середину ее оси легко помещалась сетчатая пробирка с пчелами (размер пробирки: длина — 6 см, диаметр — 2,5 см). Пробирку с пчелами помещали в центре, по оси камеры для достижения минимального градиента постоянного магнитного поля внутри камеры. Для создания повышенного магнитного поля, накладываемого на геомагнитное поле в месте проведения экспериментов, были использованы 2 кольцевых магнита, при раздвижении которых по одной оси в некоторой области между ними, согласно проведенным измерениям, было получено суммарное постоянное магнитное поле с индукцией 200 мкТл, куда и помещали пробирку с пчелами. Величину индукции магнитного поля измеряли трехкомпонентным магнитометром НВ0302.1А (ООО «Магнитные приборы», Россия) с диапазоном измерений 0,1–100 мкТл и трехкомпонентным магнитометром НВ0305.2А на основе датчиков Холла (ООО «Магнитные приборы», Россия) с диапазонами измерений 10 мТл и 100 мТл.

Накануне эксперимента пчел изолировали из улья, помещали в 4 сетчатые пробирки с кормом, по 7–10 особей в каждой, и далее подвергали описанным выше воздействиям в течение 12 часов (20:00–8:00). Период воздействия совпадал с темновой фазой циркадного ритма.

Иммунофлуоресцентное окрашивание срезов головного мозга

Утром пчел охлаждали на льду, извлекали мозг. Далее мозг фиксировали, обезвоживали и парафинизировали. Готовили парафиновые срезы (толщина 10 мкм) по стандартной методике. Депарафинизацию срезов проводили в ксилоле (2 x 15 мин) и в спиртах с убывающей концентрацией (96%–70%–40% по 10 мин). Далее депарафинизированные срезы промывали дистиллированной водой. Инкубировали срезы 10 мин в 0,03 М цитратном буфере (pH = 6) в микроволновой печи (450 Вт). Промывали дистиллированной водой и далее буфером РВТ (PBS + 0,2% Triton). Блокировали неспецифическое связывание на срезах с помощью сыворотки Normal blocking serum (Vectastain ABC Quick

kit, Vector Labs) во влажной камере в течение 2 часов при 25 °С. Инкубировали с первичными антителами к ацетилированному H3K9/14 (Santa Cruz) во влажной камере в течение ночи при +4°С. Промывали срезы РВТ. Инкубировали с вторичными антителами, конъюгированными с флуоресцеином (Santa Cruz) при 25 °С 1 час во влажной камере. Промывали PBS. Контрастировали при помощи DAPI (Sigma). Закрывали препараты под покровное стекло в глицерине.

Микроскопический анализ

Полученные временные препараты анализировали с помощью флуоресцентной микроскопии (микроскоп Альтами ЛЮМ 1) и установки, содержащей цифровую CCD-камеру и компьютер. Делали фотографии интересующих областей (каликсов грибовидных тел), которые далее анализировали в программе ImageJ (NCBI). Отдельные препараты дополнительно были проанализированы на лазерном сканирующем микроскопе LSM 710 (Carl Zeiss).

Анализ данных

Оценивали интенсивность окрашивания (оптическая плотность) иммунопозитивных областей в каликсах грибовидных тел головного мозга пчелы в контрольной и опытных группах. Выделение области интереса — внутренние нейроны грибовидных тел (клетки Кеньона) — показано на рисунке 1.

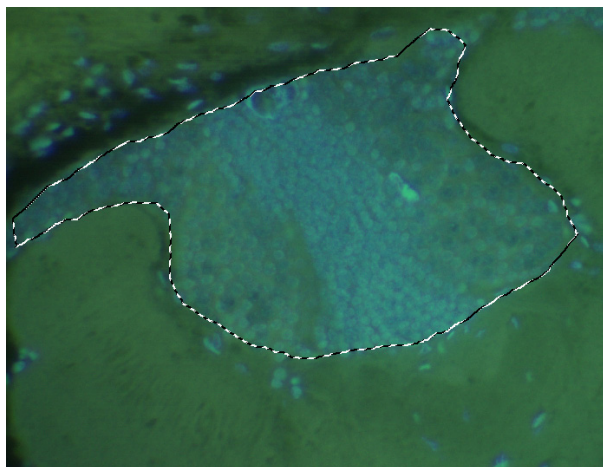


Рис. 1. Выделение анализируемой области — внутренние клетки Кеньона. Зеленый — окрашивание с антителом на ацетилированный H3K9/14, синий — окрашивание ядер DAPI

Fig. 1. Marked area—intrinsic Kenyon cells. Green—staining with antibody for acetylated H3K9/14, blue—nuclei staining by DAPI

Количественную оценку оптической плотности проводили по нижеописанной методике. Выделяли интересующую область каликсов. Для измерения оптической плотности использовали инструмент ROI Manager (Region of Interest — менеджер области интереса). После измерения данные нормализовывали путем деления количества окрашенных пикселей на площадь каликсов, получали индекс. Рассчитывали средний индекс на препарат. Данные заносили в таблицы и отображали на графиках. Сравнение данных проводили с помощью непараметрических методов статистики — Манна-Уитни (с поправкой Бонферрони) и Краскела-Уоллеса в программе Past 4.03.

Результаты и обсуждение

На рисунке 2 приведены результаты сравнения нормализованной оптической плотности для внутренних нейронов (внутренних клеток Кеньона) каликсов грибовидных тел головного мозга медоносной пчелы. Рисунок 2а демонстрирует суммарные значения по всем каликсам, 2б — отдельный анализ окрашивания и сравнения правых и левых каликсов (анализ на возможную асимметрию мозга), 2в — отдельный анализ окрашивания и сравнения латеральных и медиальных каликсов (анализ на различную чувствительность каликсов).

Были выявлены достоверные различия по уровню окрашивания между группой с искусственно усиленным магнитным полем (УМП) и контролем (критерий Краскелла — Уоллеса — $p = 0,0003$; критерий Манна — Уитни — $p = 0,0001$). Также были выявлены достоверные различия между группами с ослабленным и усиленным магнитным полем (ОМП и УМП) (критерий Манна — Уитни — $p = 0,0231$). Различий между группами ОМП и контролем не обнаружено. Полученные различия в уровне ацетилирования свидетельствуют, что усиленное магнитное поле оказывает более значительное влияние на клетки Кеньона, чем ослабленное. Сниженный уровень ацетилирования гистона H3 после 12 часов воздействия УМП указывает на снижение транскрипционной активности этих нейронов, и, возможно, изменение их функциональной активности.

Согласно ранее полученным данным (Shvetsov et al. 2013), у медоносных пчел наблюдаются различия по уровню окрашивания нейронов правых и левых каликсов грибовидных тел на другие эпигенетические маркеры: H3K4me2+3 и H3S10ph. В связи с этим мы проверили,

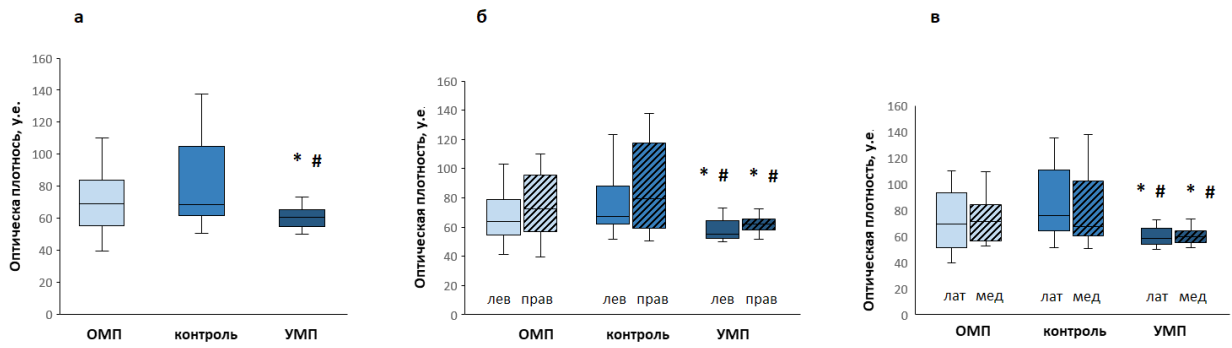


Рис. 2. Влияние усиленного (УМП) и ослабленного (ОМП) магнитных полей на ацетилирование H3K9/14 в нейронах грибовидных тел медоносной пчелы. а — суммарные значения по всем каликсам, б — отдельный анализ окрашивания и сравнения правых и левых каликсов, в — отдельный анализ окрашивания и сравнения латеральных и медиальных каликсов. * — $p \leq 0.05$, разница между контролем и УМП. # — $p \leq 0.05$, разница между ОМП и УМП

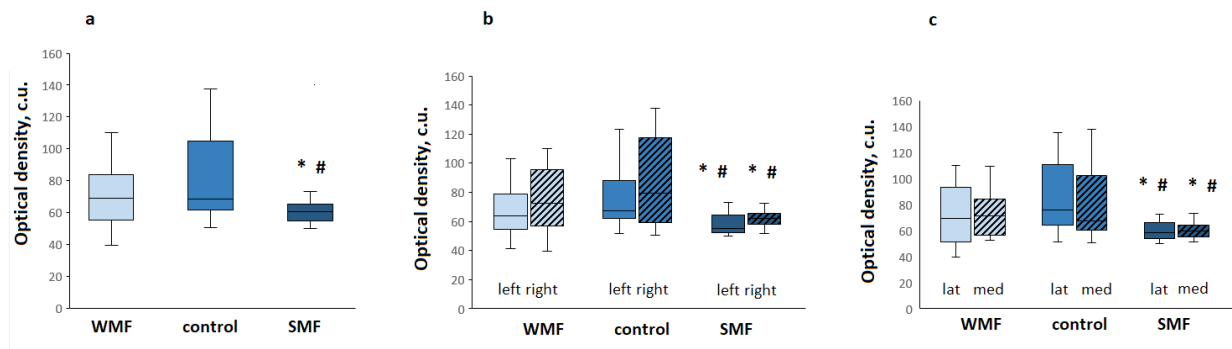


Fig. 2. Effect of strengthened (SMF) and weakened (WMF) magnetic fields on H3K9/14 acetylation in the neurons of honeybee mushroom bodies. a—total values for all calyxes, b—separate analysis of staining and comparison of right and left calyxes, c—separate analysis of staining and comparison of lateral and medial calyxes. *— $p \leq 0.05$, difference between control and SMF. #— $p \leq 0.05$, difference between WMF and SMF

наблюдаются ли подобные различия в этом исследовании: не было получено достоверных различий между правыми и левыми каликсами. При сравнении левых каликсов между собой в разных группах были получены различия между контролем и УМП (критерий Краскелла — Уоллеса — $p = 0,003$; критерий Манна — Уитни — $p = 0,0006$). При сравнении правых каликсов между собой в разных группах были получены различия между контролем и УМП (критерий Краскелла — Уоллеса — $p = 0,045$). Уровень ацетилирования снижался в группе УМП относительно контроля и в латеральных, и медиальных каликсах. Также были получены различия между ОМП и УМП (критерий Манна — Уитни — $p = 0,0127$). То есть наблюдается та же направленность реакции, что и при суммарной обработке данных.

Мы предположили, что латеральные и медиальные каликсы могут различаться по функциональной активности и, как следствие,

по изучаемому показателю. В каждой паре латеральный-медиальный каликсы ацетилирование не различалось. При сравнении латеральных каликсов между собой в разных группах были получены различия между контролем и УМП (критерий Краскелла — Уоллеса — $p = 0,015$; критерий Манна — Уитни — $p = 0,013$). При сравнении медиальных каликсов между собой в разных группах были получены различия между контролем и УМП (критерий Краскелла — Уоллеса — $p = 0,006$; критерий Манна — Уитни — $p = 0,003$). Уровень ацетилирования снижался в группе УМП относительно контроля и в латеральных, и медиальных каликсах. Также были получены различия между ОМП и УМП (критерий Манна — Уитни — $p = 0,0127$). Таким образом, полученные различия также повторяют суммарные данные, но не демонстрируют разный характер ацетилирования гистонов.

При сопоставлении полученных результатов с нашими ранними данными по изучению памяти у пчелы (модель условного обонятельного пищевого рефлекса вытягивания хоботка, proboscis extinction reflex, PER) (Lopatina et al. 2020), мы видим, что ОПМ влияет на кратковременную память (1 мин), сильнее, чем УМП. По-видимому, транскрипционные процессы менее важны для формирования кратковременной памяти, а важнее вклад состояния белков и проводимости мембран. На долговременную (3 ч) же память угнетающе действуют и ОМП, и УМП. Сходное действие на 3-часовую память ОМП оказывало у дрозофилы (Nikitina et al. 2017). Известно, что для этого типа памяти необходимы транскрипционные процессы.

Сравнить полученные результаты по ацетилированию гистона H3 с данными Никитиной с соавторами (2017), полученными на дрозофиле, затруднительно из-за того, что были изучены клетки разных органов: нейроны у имаго пчел, клетки слюнных желез у личинок дрозофилы.

Молекулярные механизмы действия магнитных полей на организм и магниторецепции остаются недостаточно изученными. Пчелы способны распознавать небольшие различия в интенсивности магнитного поля. В экспериментах Уолкера и Биттермана (1989) прикрепление магнитов к брюшку нарушало способность пчел различать изменения магнитного поля, но не способность к навигации (Fleischmann et al. 2020).

Используя ту же модель обучения, Лианг с соавторами обнаружили, что магниторецепция у пчелы происходит за счет частиц магнетита в брюшке (Liang et al. 2016). В эксперименте пчелы ассоциировали магнитный стимул с вознаграждением сахарным сиропом. При перерезке нервных волокон, соединяющих головные ганглии с брюшными, пчелы преставали связывать магнитный стимул с вознаграждением сахарозой, но реагировали на обонятельную задачу. Ламбине с коллегами проверили гипотезу о чувствительности медоносных пчел

к полярности магнитного поля (Lambinet et al. 2017). В установке размещали кормушки с сахарным сиропом и включали магнитное поле 1,5 Гц разной полярности. В контрольном эксперименте при обучении посещения кормушки и тестировании направление поля было одинаковым; в опыте — разным, что приводило к значимому снижению посещения пчелами кормушки. Полученные результаты свидетельствуют, о том, что медоносные пчелы обладают магниторецептором, чувствительным к полярности магнитного поля. Таким образом, влияние магнитных полей на когнитивную и пищедобывательную деятельность пчелы может осуществляться с помощью периферических механизмов и особенностей самих полей.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

Авторы участвовали в подготовке статьи в равной степени.

Author Contributions

The authors made an equal contribution to the preparation of this article.

Благодарности

Авторы крайне признательны Б. Ф. Щеголеву, С. В. Сурме и В. А. Муровцу за предоставленное оборудование.

Acknowledgements

The authors would like to thank B. F. Shchegolev, S. V. Surma and V. A. Murovets for the provided equipment.

References

Favre, D. (2011) Mobile phone-induced honeybee worker piping. *Apidologie*, vol. 42, no. 3, pp. 270–279. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0016-x> (In English)

- Fleischmann, P. N., Grob, R., Rössler, W. (2020) Magnetoreception in Hymenoptera: Importance for navigation. *Animal Cognition*, vol. 23, no. 6, pp. 1051–1061. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01431-x> (In English)
- Greggers, U., Koch, G., Schmidt, V. et al (2013) Reception and learning of electric fields in bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 280, no. 1759, article 20130528. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0528> (In English)
- Kumar, N. R., Sangwan, S., Badotra, P. (2011) Exposure to cell phone radiations produces biochemical changes in worker honey bees. *Toxicology International*, vol. 18, no. 1, pp. 70–72. PMID: 21430927 (In English)
- Lambinet, V., Hayden, M. E., Reid, C., Gries, G. (2017) Honey bees possess a polarity-sensitive magnetoreceptor. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, vol. 203, no. 12, pp. 1029–1036. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1214-4> (In English)
- Liang, C.-H., Chuang, C.-L., Jiang, J.-A., Yang, E.-C. (2016) Magnetic sensing through the abdomen of the honey bee. *Scientific Reports*, vol. 23, no. 6, article 23657. <https://doi.org/10.1038/srep23657> (In English)
- Lopatina, N. G., Zachepilo, T. G., Dyuzhikova, N. A. et al. (2020) Vliyanie izmenenij elektromagnitnykh polej na pishchevuyu i kognitivnuyu aktivnost' medonosnoj pchely [The impact of changes in electromagnetic fields on food and cognitive behaviour of the honeybee]. *Integrative Physiology*, vol. 1, no. 3, pp. 231–241. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2020-1-3-231-241> (In Russian)
- Lopatina, N. G., Zachepilo, T. G., Kamyshev, N. G. et al. (2019) Vliyaniye neioniziruyushchego elektromagnitnogo izlucheniya na povedenie medonosnoj pchely *Apis mellifera* L. (*Hymenoptera, Apidae*) [Effect of non-ionizing electromagnetic radiation on the honeybee, *Apis mellifera* L. (*Hymenoptera, Apidae*) behaviour]. *Entomologicheskoye obozrenie*, vol. 98, no. 1, pp. 35–43. <https://doi.org/10.1134/S0367144519010039> (In Russian)
- Mobbs, P. (1982) The brain of the honeybee *Apis mellifera*. I. The connections and spatial organization of the mushroom bodies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 298, no. 1091, pp. 309–354. <https://doi.org/10.1098/rstb.1982.0086> (In English)
- Nikitina, E. A., Medvedeva, A. V., Gerasimenko, M. S. et al. (2017) Oslablennoe magnitnoe pole Zemli: vliyanie na transkriptsionnuyu aktivnost' genoma, obuchenie i pamyat' u *Dr. melanogaster* [Weakened geomagnetic field: Impact on transcriptional activity of the genome, learning and memory formation in *Dr. melanogaster*]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 67, no. 2, pp. 246–256. (In Russian)
- Shepherd, S., Lima, M. A. P., Oliveira, E. E. et al. (2018) Extremely low frequency electromagnetic fields impair the cognitive and motor abilities of honey bees. *Scientific Reports*, vol. 8, no. 1, article 7932. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26185-y> (In English)
- Shvetsov, A. V., Zachepilo, T. G., Vajdo, A. I. et al. (2013) Ob epigeneticheskoy regulyatsii protsessa formirovaniya dolgovremennoj pamyati [On epigenetic regulation of process of formation of long-term memory]. *Zhurnal evolyutsionnoj biokhimii i fiziologii*, vol. 49, no. 2, pp. 97–104. (In Russian)