

УДК 599 : 591.147.5 : 591.542

ВЛИЯНИЕ СВЕТОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Е. П. Антонова^{1*}, В. А. Илюха²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *antonova88er@mail.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, 152742)

Благодаря развитию новых технологий освещения, их удешевлению и быстрому внедрению уровень искусственной освещенности в ночное время (Artificial Light At Night, ALAN) во всем мире увеличивается. Анализ современной научной литературы показывает, что ALAN и, как следствие, световое загрязнение оказывают значительное влияние на эндогенные циркадные ритмы физиологических, биохимических и поведенческих функций у млекопитающих. Информация о свете фиксируется светочувствительными нервными клетками сетчатки глаза и поступает в центральные циркадные биологические часы – супрахиазматические ядра (СХЯ) передней части гипоталамуса. Сигналы от СХЯ поступают во все клетки организма, в том числе в пинеальную железу, которая, в свою очередь, участвует в регуляции биологических ритмов посредством гормона мелатонина. Выявлено, что ALAN, ингибируя синтез мелатонина, приводит к нарушению поведения и смещению сроков размножения у диких млекопитающих. Несмотря на активные исследования в данной области, вопрос о роли пинеальной железы и мелатонина в механизмах адаптивных реакций у млекопитающих при воздействии света в ночное время изучен недостаточно. В настоящем обзоре обсуждается необходимость дальнейших комплексных исследований воздействия ALAN на млекопитающих.

Ключевые слова: световое загрязнение; воздействие света ночью; биологические ритмы; циркадные ритмы; мелатонин

Для цитирования: Антонова Е. П., Илюха В. А. Влияние светового загрязнения на биологические ритмы млекопитающих // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 5–15. doi: 10.17076/eb1964

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0003) и ИБВВ (№ 124032500016-4).

E. P. Antonova^{1*}, V. A. Ilyukha². EFFECTS OF LIGHT POLLUTION ON BIOLOGICAL RHYTHMS IN MAMMALS

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *antonova88ep@mail.ru

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (Borok, 152742, Necouz Region, Yaroslavl Oblast, Russia)

Artificial light at night (ALAN) is increasing worldwide due to advancements in lighting technologies, reduction in their cost, and their rapid adoption. ALAN and the resulting light pollution can significantly affect the endogenous circadian rhythms of physiological, biochemical and behavioral functions in mammals. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells (ipRGC) receive the light information and forward it to the central pacemaker of the circadian timing system – the suprachiasmatic nucleus (SCN), located in the anterior part of the hypothalamus. The SCN relays timing information to all cells of the body, including the pineal gland, which secretes the hormone melatonin, involved in the regulation of biological rhythms. Exposure to ALAN inhibits melatonin synthesis and leads to behavioral disturbances and shifts in the timing of reproduction in wild mammals. Despite active research in this area, the role of the pineal gland and melatonin in the mechanisms of adaptive responses in mammals when exposed to light at night has not been thoroughly studied. This review discusses the need for further comprehensive research of the effects of ALAN in mammals.

Keywords: light pollution; artificial light at night (ALAN); biological rhythm; circadian rhythm; melatonin

For citation: Antonova E. P., Ilyukha V. A. Effects of light pollution on biological rhythms in mammals. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 5–15. doi: 10.17076/eb1964

Funding. This study was carried out under state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0003) and IBIW RAS (No. 124032500016-4).

Введение

Световое загрязнение – это изменение уровня естественного ночного освещения, вызванное антропогенными источниками света [Falchi et al., 2019]. Доказано, что воздействие искусственного света в ночное время (Artificial Light At Night, ALAN) оказывает значительное влияние на экосистемы, вызывая изменения поведения и физиологических процессов у многих позвоночных [Robert et al., 2015; Grubisic et al., 2019; Falcon et al., 2020; Dimovski et al., 2023]. Это неслучайно, поскольку свет является главным сигналом окружающей среды, с помощью которого регулируется суточная и годовая активность животных [Hazlerigg et al., 2024].

У млекопитающих реакция организма на изменение световых условий окружающей среды обусловлена функцией центральных циркадных биологических часов (супрахиазматические ядра передней части гипоталамуса, СХЯ) [Chowdhury et al., 2019; Logan et al., 2019]. Световой сигнал, получаемый сетчаткой глаза, передается в СХЯ и затем распространяется по всему организму посредством автономной

нервной системы и гормона пинеальной железы (ПЖ) – мелатонина (N-ацетил-5-метокситриптамин) [Reiter et al., 2016; Logan et al., 2019]. Ритм синтеза мелатонина в ПЖ имеет высокоамплитудный характер: свет оказывает ингибирующее, а темнота, напротив, стимулирующее влияние на продукцию этого гормона [Reiter et al., 2016]. Мелатонин проявляет многочисленные эффекты в организме млекопитающих и участвует в регуляции суточных (циркадных) и годовых (цирканнуальных) эндогенных биологических ритмов [Tan et al., 2018; Ferlazzo et al., 2020; Hazlerigg et al., 2024]. На данный момент известно, что синтез мелатонина ингибируется ALAN у многих видов млекопитающих, в том числе у человека [Grubisic et al., 2019; Falcon et al., 2020]. Нарушение циркадной ритмичности разнообразных физиологических, биохимических и поведенческих функций может приводить к системной десинхронизации и пагубным для организма последствиям [Touitou et al., 2017; Grubisic et al., 2019; Logan et al., 2019]. Несмотря на активные исследования в данной области, вопрос о роли ПЖ и мелатонина в механизмах адаптивных реакций у млекопитающих при воздействии света в ночное

время изучен недостаточно, но, без сомнения, заслуживает самого пристального внимания. Вполне вероятно, это связано с методическими сложностями и наличием двух разных подходов – лабораторных физиологических исследований и полевых поведенческих наблюдений, которые очень редко сочетают [Robert et al., 2015; Dimovski et al., 2023]. Для понимания механизмов воздействия светового загрязнения необходимо использование комплексного подхода. Целью данного обзора являлось обобщение результатов по влиянию ALAN на физиолого-биохимические механизмы, лежащие в основе биологических ритмов поведения и размножения у млекопитающих, а также выявление существующих пробелов в знаниях и поиск направлений для будущих исследований.

Молекулярные механизмы восприятия света

Ежедневные циклы чередования света и темноты, создаваемые вращением Земли, – центральный фактор, влияющий на поведение живых организмов. Дневной свет необходим для регуляции режима повседневной активности у многих животных, при том что некоторые из них активны днем (дневные), в то время как другие – ночью (ночные, сумеречные). Свет считается наиболее мощным суточным регулятором ритмов у млекопитающих. Известно, что информация о световых условиях окружающей среды фиксируется светочувствительными нервными клетками сетчатки глаза (intrinsically photosensitive retinal ganglion cells, ipRGC), клеточные тела и аксоны которых образуют ретиногипоталамический тракт (RHT) (рис. 1) [Logan et al., 2019]. Восприятие света зависит от его интенсивности и продолжительности, а также спектральных свойств, поскольку ганглиозные клетки сетчатки глаза содержат меланопсин – светочувствительный пигмент фоторецепторов у млекопитающих. Показано, что пиковая спектральная чувствительность меланопсина находится в диапазоне коротких длин волн (480 ± 5 нм) (синяя область спектра), а к длинным волнам (около 600 нм) – чувствительность снижается [Prayag et al., 2019]. Это означает, что синий свет оказывает более сильное влияние на циркадную систему млекопитающих по сравнению с другими источниками света с большей длиной волны. Подобно другим рецепторным фотопигментам меланопсин содержит опсин (рецептор, связанный с G-белком) и хромофор (ретиноаль) [Pickard, Sollars, 2012]. После поглощения фотона хромофор изомеризуется, вызывая конформационные

изменения молекулы меланопсина, что, в свою очередь, запускает каскад реакций и приводит к деполяризации клетки [Do, 2019]. Этот ответ противоположен реакции колбочек и палочек на свет, мембрана которых гиперполяризуется, но очень схож с таковым у рецепторов беспозвоночных (фруктовая дрозофила *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 и мечехвосты *Xiphosurida* R. & E. Richter, 1924) [Pickard, Sollars, 2012; Do, 2019].

Таким образом, после активации молекулы меланопсина информация о свете преобразуется в нервный сигнал, который по волокнам RHT, входящим в состав зрительного нерва, поступает в центральные циркадные биологические часы – супрахиазматические ядра (СХЯ, SCN) передней части гипоталамуса (рис. 1). Каждое из парных СХЯ состоит примерно из 10 000 взаимосвязанных нейронов, которые координируют периферические биологические часы тканей и органов [Touitou et al., 2017]. Сигналы от центральных биологических часов распространяются за пределы циркадианного ритмоводителя СХЯ по всему организму и синхронизируют периферические биологические часы – часовые гены и белки, присутствующие практически во всех тканях и органах (печень, почки, сердце, легкие, скелетные мышцы и другие) [Logan et al., 2019]. Такие физиологические функции и процессы, как сердцебиение, давление крови, температура тела, секреция гормонов, иммунитет, сон и бодрствование, подвержены влиянию суточной ритмики.

Молекулярный внутриклеточный механизм генерации циркадианных временных сигналов в СХЯ заключается в активации нескольких генов с различными паттернами экспрессии [Masri, Sassone-Corsi, 2018]. У млекопитающих автономные молекулярные биологические часы состоят из нескольких взаимосвязанных петель транскрипции/трансляции, работающих по механизму отрицательной обратной связи (рис. 2) [Partch et al., 2014; Masri, Sassone-Corsi, 2018]. В состав основной петли входят четыре белка: два активатора – CLOCK (circadian locomotor output cycles kaput) и BMAL1 (brain and muscle arnt-like protein 1) и два репрессора – PER (period) и CRY (cryptochrome), а также киназы и фосфатазы, которые регулируют локализацию и стабильность этих интегральных часовых белков [Partch et al., 2014; Masri, Sassone-Corsi, 2018]. Белки CLOCK и BMAL1 являются субъединицами гетеродимерного фактора транскрипции CLOCK/BMAL1, который связывается с регуляторным участком ДНК E-бокс (E-box) и активирует транскрипцию репрессорных генов *Per* и *Cry*.

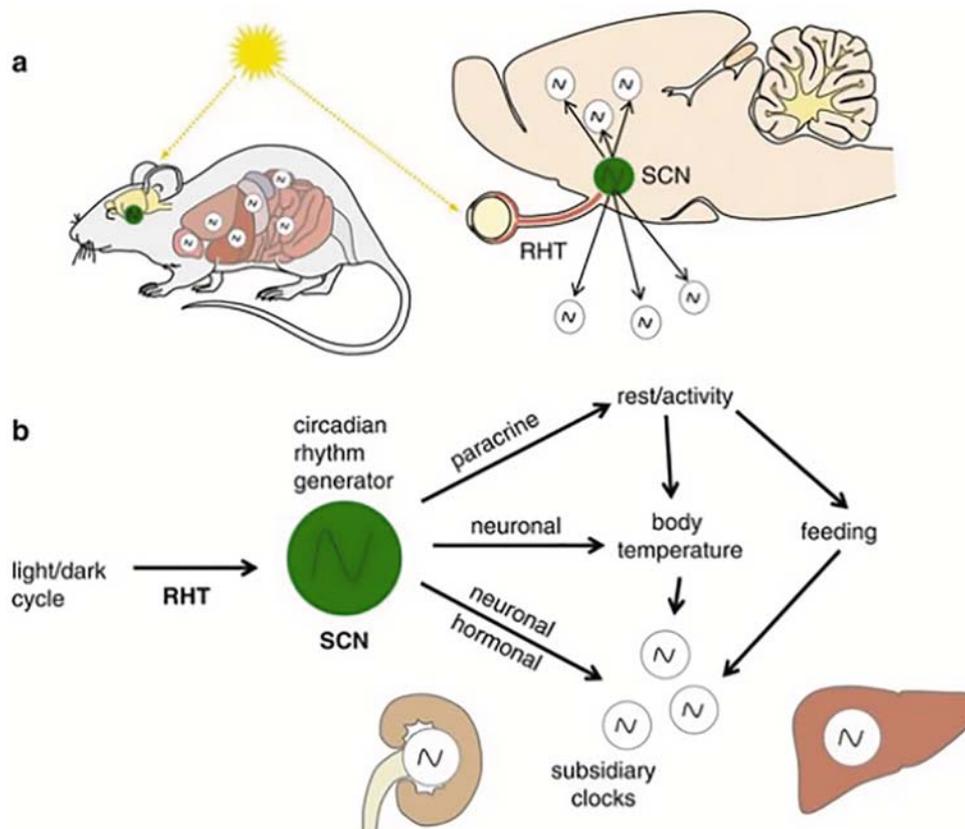


Рис. 1. Схема циркадной системы у млекопитающих [Korf, von Gall, 2013]

Fig. 1. Scheme of the circadian system in mammals [Korf, von Gall, 2013]

Образующиеся в результате этого мРНК транслируются в цитоплазме клеток СХЯ в белки (PER1-3, CRY1,2), которые накапливаются в течение циркадного дня. Достигнув критических уровней, белки PER и CRY соединяются в цитоплазме и проникают в ядра клеток для взаимодействия с гетеродимером CLOCK/BMAL1, ингибируя свою собственную транскрипцию. Поскольку периоды полураспада у белков PER и CRY относительно короткие, они разрушаются через убиквитин-зависимые пути, их связь с CLOCK/BMAL1 также разрушается – цикл начинается снова примерно с 24-часовой периодичностью. Вспомогательная петля включает ядерные рецепторы, связанные с ретиноевой кислотой (ROR α и ROR β) и REV-ERBs (REV-ERB α и REV-ERB β), транскрипция которых также регулируется гетеродимером CLOCK/BMAL1. Транскрипция гена *Bmal1* индуцируется белком PER2 и ингибируется белком REV-ERB α [Partch et al., 2014; Masri, Sassone-Corsi, 2018]. Хотя общие черты этой системы определены, более тонкие молекулярные механизмы, с помощью которых эти белки генерируют самоподдерживающийся ритм с такой периодичностью и точностью,

до сих пор остаются предметом исследований [Crosby, Partch, 2020].

Описанный выше механизм характерен не только для СХЯ – каждая клетка млекопитающего представляет собой потенциальный осциллятор, так как в ней присутствуют все необходимые элементы – собственные (периферические) биологические часы [Masri, Sassone-Corsi, 2018]. Работа центральных осцилляторов «поднастраивается» непосредственно циклом свет/темнота, а периферических часов – с помощью ПЖ, которая осуществляет многочисленные модулирующие нейрогормональные влияния на физиологические системы организма в основном посредством своих гормонов, одним из которых является мелатонин [Reiter et al., 2016]. Мелатонин синтезируется в ходе последовательных реакций: сначала N-ацетилирования серотонина (с помощью N-ацетилтрансферазы), а затем O-метилирования N-ацетилсеротонина (с помощью ацетилсеротонин-O-метилтрансферазы) [Ferlazzo et al., 2020]. У млекопитающих секреция мелатонина в кровь совпадает с часами сна – максимальный уровень этого гормона наблюдается в ночные часы, а минимальный – в утреннее

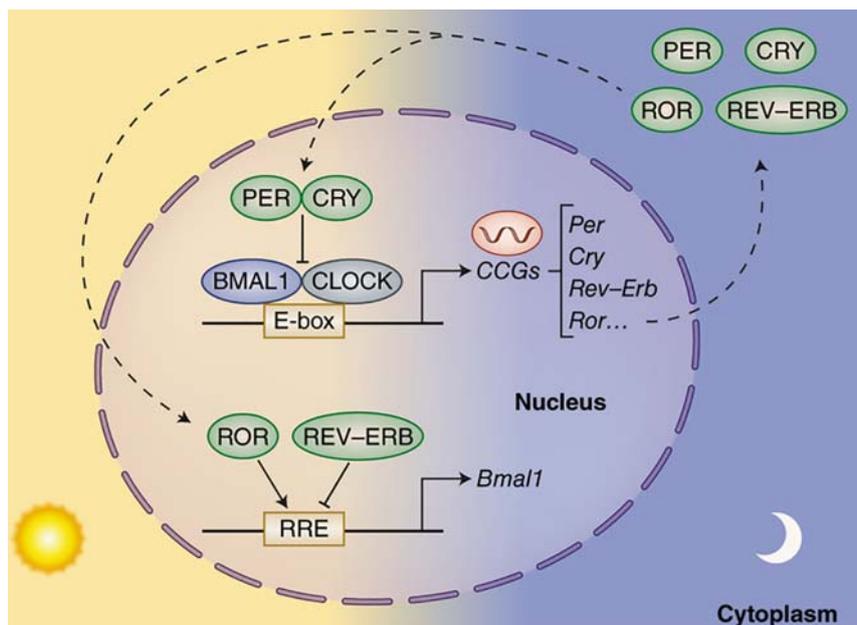


Рис. 2. Молекулярные биологические часы млекопитающих [Masri, Sassone-Corsi, 2018]

Fig. 2. The molecular components of the mammalian circadian clock [Masri, Sassone-Corsi, 2018]

и дневное время. Свет стимулирует транскрипцию часовых генов в СХЯ, нейроны которых посылают ингибирующие сигналы через верхний шейный симпатический ганглий и норадренергические волокна в эпифиз [Reiter et al., 2016]. Ритм синтеза мелатонина зависит от силы (интенсивность и спектральные свойства) световых воздействий, времени их начала и продолжительности [Touitou et al., 2017]. Именно с действием, приводящим к снижению уровня мелатонина в крови, связывают негативное влияние искусственного или естественного (полярный день или белые ночи на Севере) освещения ночью. Нарушение нормального режима выработки мелатонина вызывает сбой циркадных ритмов [Reiter et al., 2016]. Многочисленные функции мелатонина тесно связаны с его плеiotропными эффектами в ЦНС и периферических тканях [Tan et al., 2018; Ferlazzo et al., 2020; Hazlerigg et al., 2024]. Прежде всего гормон известен своими антиоксидантными, противовоспалительными и иммуномодулирующими свойствами [Anisimov et al., 2006; Tan et al., 2018]. Помимо этого, данный гормон участвует в регуляции энергетического баланса и скорости обменных процессов в организме млекопитающих [Reiter et al., 2016; Hazlerigg et al., 2024]. Мелатонин как «дирижер», изменяя уровень секреции других гормонов (концентрация которых зависит от времени суток), участвует в регуляции большинства суточных

и годовых ритмов у млекопитающих. Многочисленные эффекты мелатонина реализуются через рецептор-зависимые и рецептор-независимые пути. На данный момент известно несколько типов клеточных рецепторов этого гормона: мембранные (MT1 и MT2, связанные с G-белками), внутриклеточный (MT3 или фермент хинон-редуктаза 2) и ядерные (RZR/ROR – транскрипционные факторы, принадлежащие к семейству связанных с ретиноевой кислотой орфанных рецепторов) [Tagosso et al., 2019]. Благодаря наличию рецепторов во многих органах и тканях (мозг, сетчатка глаза, сердце, артерии, печень и желчный пузырь, почки, различные отделы кишечника, иммунные и репродуктивные клетки, кожа и плацента) мелатонин участвует в регуляции функционирования целого ряда систем – эндокринной, сердечно-сосудистой, репродуктивной, иммунной, пищеварительной и выделительной [Emet et al., 2016].

При отсутствии изменений внешней освещенности у млекопитающих наблюдается свободнотекущий ритм, отличный от 24-часового [Williams et al., 2015]. Интересные результаты были получены на обитателях Арктики – северных оленях (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758) [Arnold et al., 2018]. Животные северных регионов подвергаются смене длительных периодов постоянного света в летний сезон (полярный день) и постоянной темноты зимой

(полярная ночь), тогда как цикл освещения 12 ч свет : 12 ч темнота (LD) наблюдается только в течение нескольких недель во время весеннего и осеннего равноденствия. Явное отсутствие циркадной ритмичности временной организации двигательной активности в периоды полярных дней и ночей было зарегистрировано для ряда арктических видов [Williams et al., 2015]. Предполагается, что «отключение» биологических часов может быть общей чертой для полярных позвоночных [van Oort et al., 2007]. Однако при исследовании физиологических показателей и поведения у северного оленя, проживающего на острове Шпицберген (*Rangifer tarandus platyrhynchus*), была обнаружена круглогодичная циркадная ритмичность [Arnold et al., 2018]. Показано, что суточные эндогенные ритмы сохраняются в течение всего года, хотя и ослабляются постоянной темнотой или высокой доступностью пищи летом: в эти периоды временная организация двигательной активности и физиологии в значительной степени определялась ультрадианными ритмами кормодобывания [Arnold et al., 2018]. Существование противоречивых результатов по данной тематике ставит вопрос о биологических ритмах именно у млекопитающих Арктики в ряд актуальных и требующих дополнительного исследования.

Воздействие света в ночное время на физиологические, биохимические и поведенческие функции у млекопитающих

За последние годы проведено большое количество исследований воздействия ALAN на поведение и размножение животных различных таксонов [Dimovski et al., 2023], однако существует ограниченное число работ, целью которых являлась оценка влияния светового загрязнения на биологические ритмы физиологических систем млекопитающих с использованием как лабораторных физиологических исследований, так и полевых поведенческих наблюдений [Robert et al., 2015; Dimovski et al., 2023].

Известно, что фотопериодическая регуляция физиологии, морфологии и поведения имеет большое значение для сезонно размножающихся млекопитающих. Результаты лабораторных исследований по влиянию тусклого света ночью (dim light at night (dLAN)) на джунгарского хомяка (*Phodopus sungorus* Pallas, 1773) подтверждают эту закономерность [Ikkeno et al., 2014]. Так, при нормальном жизненном цикле у *P. sungorus* зимой наблюдается

снижение массы тела и гонад, мех становится более густым и белым, все эти изменения связаны с адаптацией к суровым зимним условиям. Однако при содержании хомяков в режиме dLAN (5 лк) эти приспособления не наблюдаются. Помимо этого, у хомяков отмечено изменение и других показателей: у животных из dLAN светового режима локомоторная активность ночью была ниже, а экспрессия гена *Per1* и рецептора мелатонина (*Mel-1a*) в *pars tuberalis* выше по сравнению с контролем [Ikkeno et al., 2014]. Эти результаты свидетельствуют о том, что dLAN нарушает функцию циркадных часов и влияет на молекулярные механизмы фотопериодической реакции. Схожие реакции выявлены у мышей (*Mus musculus* L., 1758), подвергнутых воздействию аналогичных условий [Fonken, Nelson, 2014].

В исследовании на слепышах (*Spalax ehrenbergi* Nehring, 1898) и степной полевке (*Microtus socialis* Pallas, 1773) обнаружены видоспецифические физиологические реакции на искусственное освещение ночью [Zubidat et al., 2011]. Показано, что у *M. socialis* наибольшие эффекты на уровень метаболитов мелатонина, адреналина и кортизола в моче оказывал синий свет (479 нм), тогда как аналогичные эффекты были обнаружены для *S. ehrenbergi* в ответ на красный свет (697 нм). Увеличение интенсивности искусственного освещения в ночное время приводило к дозозависимому снижению содержания 6-сульфатоксимелатонина в моче [Zubidat et al., 2011]. Полученные результаты указывают на то, что фотопериод является важным сигналом для синхронизации физиологических функций у «слепых» *S. ehrenbergi* (смещенной в «красную» сторону чувствительностью по сравнению с *M. socialis*) и существует сильное влияние ALAN на эндокринную функцию надпочечников, и это позволяет предположить, что ALAN является потенциальным экологическим стрессором. Схожие физиологические реакции на dLAN выявлены у кенгуру Евгении (*Macropus eugenii* Desmarest, 1817) [Dimovski, Robert, 2018]. Ученые исследовали влияние коротковолнового синего света (448 нм) и длинноволнового желтого света, 605 нм) на уровень мелатонина и антиоксидантную защиту у этого сезонно размножающегося вида млекопитающих. Выявлено, что воздействие белых светодиодов сильнее подавляло синтез гормона мелатонина по сравнению с влиянием желтых ламп и контрольным освещением, хотя различий по уровню перекисного окисления липидов между исследуемыми группами не наблюдалось [Dimovski, Robert, 2018].

У сезонно размножающихся млекопитающих мелатонин модулирует сезонную цикличность, воздействуя на гипоталамо-гипофизарно-гонадную ось. Посредством продукции гипоталамусом гонадотропин-рилизинг-гормона (ГнРГ) осуществляется регуляция суточных ритмов секреции лютеинизирующего (ЛГ) и фолликулостимулирующего (ФСГ) гормонов гипофиза, которые, в свою очередь, оказывают влияние на синтез половых стероидных гормонов гонадами. Важную роль в регуляции синтеза и секреции ГнРГ играют гонадотропины, половые стероидные гормоны, инсулин и мелатонин. У самок серых мышинных лемуров (*Microcebus murinus* J. F. Miller, 1777), содержащихся в период полового покоя (5 недель зимой) в световых условиях dLAN, наблюдалось смещение наступления периода первого эструса: первый эструс у них наступал на 2 недели раньше, чем у контрольных животных [Le Tallec et al., 2015]. У самцов серых мышинных лемуров, содержащихся в аналогичных световых условиях, выявлено изменение температуры тела, рост двигательной активности, уровня тестостерона и активизация сперматогенеза, а также значительное снижение концентрации метаболита мелатонина (6-сульфатоксимелатонина) в моче, связанное с изменениями суточного ритма и активацией репродуктивной функции [Le Tallec et al., 2016]. Необходимо подчеркнуть, что негативное влияние ALAN связано не только с дисбалансом сезонной фотопериодической регуляции физиологических функций, но и с воздействием на гормональный баланс беременных самок млекопитающих [Torres-Farfan et al., 2020].

Особого внимания заслуживают редкие исследования по влиянию ALAN на млекопитающих в природе [Falcon et al., 2020]. Искусственное освещение ночью влияет на ночную активность наземных позвоночных: обнаружена обратная корреляция между уровнем ALAN и разнообразием видов млекопитающих на обследуемой территории [Ciach, Frohlich, 2019; Rydell et al., 2020]. Мыши [Rotics et al., 2011] и другие мелкие млекопитающие тропических лесов [Bengsen et al., 2010] менее активны в условиях ALAN, чтобы минимизировать риск нападения хищников. Противоположные эффекты ALAN характерны для дневных и сумеречных видов: в условиях светового загрязнения наблюдалось увеличение двигательной активности животных, особенно тех, которые питаются насекомыми [Falcon et al., 2020].

Интересные результаты получены в 5-летнем исследовании двух популяций диких кенгуру Евгении, подвергавшихся воздействию

различных уровней искусственного освещения в ночное время [Robert et al., 2015]. Годовой цикл размножения у кенгуру Евгении обусловлен изменениями продолжительности дня. Рождение потомства происходит в конце января, ровно через шесть недель после южного летнего солнцестояния. Показано, что световое загрязнение в городских условиях сглаживает сезонные изменения окружающей среды, подавляя уровень мелатонина и задерживая роды у кенгуру. Так, уровень мелатонина в крови животных, обитающих в условиях искусственного освещения, был в два раза ниже, а роды происходили на 4 недели позже по сравнению с контрольными животными [Robert et al., 2015]. Эти результаты подчеркивают недооцененную ранее связь между ALAN и изменениями в репродуктивной физиологии диких млекопитающих.

Показано, что городские экосистемы с высокой плотностью населения особенно чувствительны к ALAN [Falchi et al., 2019]. Самая многочисленная документация по влиянию ALAN относится к отряду рукокрылые (Chiroptera). Как свидетельствуют экспериментальные данные, у насекомоядных рукокрылых (*Pipistrellus spp.* и *Nyctalus spp.*) пики активности наблюдаются в сумерках, и это поведение регулируется скорее присутствием пищи, чем уровнем освещенности (хотя *Pipistrellus* и избегают полетов при ярком свете) [Mathews et al., 2015]. Напротив, менее активные летучие мыши, питающиеся бабочками (например, *Barbastella barbastellus* Schreber, 1774; *Myotis nattereri* Kuhl, 1817; *M. bechsteinii* Kuhl, 1817), более чувствительны к освещению и предпочитают полную темноту. В исследовании австралийских ученых [Haddock et al., 2019] зафиксировано снижение активности летучих мышей в освещенных городских районах по сравнению с неосвещенными участками городских парков. Авторы также обнаружили, что замена уличных фонарей на светодиодные привела к еще большему снижению активности летучих мышей [Haddock et al., 2019]. Помимо этого, искусственный свет в ночное время негативно влияет на репродуктивную функцию рукокрылых, вызывая снижение половой активности и задержку вылета из колоний [Falcon et al., 2020].

Противоречивые результаты получены на летучих мышах *Chalinolobus gouldii* (Gray, 1841), подвергавшихся воздействию светодиодных ламп различного спектра [Dimovski et al., 2023]. Это австралийский вид насекомоядных рукокрылых, который обычно питается и гнездится в городских условиях [Dimovski et al., 2023].

Предыдущие поведенческие исследования показали, что особи *C. gouldii* не избегают искусственного освещения и могут поедать большое количество насекомых, привлеченных источниками света. Для исследования животные были отловлены и содержались в неволе. Самые высокие концентрации 6-сульфатоксимелатонина у *C. gouldii* обнаружены в ночных условиях окружающей среды (базовый диапазон), в то время как концентрации метаболита мелатонина в моче летучих мышей при воздействии светодиодных ламп разного спектра находились в пределах базового диапазона [Dimovski et al., 2023]. Статистический анализ не выявил корреляций между долей «синих» длин волн в спектре и степенью подавления синтеза мелатонина, что противоречит предыдущим исследованиям на сирийском хомяке (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839), степной полевке [Zubidat et al., 2011] и кенгуру Евгении [Dimovski, Robert, 2018].

Таким образом, вид суточной активности и световые условия, при которых происходила эволюционная трансформация видов млекопитающих, имеют большое значение при воздействии ALAN. В заключение необходимо подчеркнуть, что зачастую при оценке влияния ALAN внимание исследователей обращено только на конкретные показатели отдельных видов, тогда как важным аспектом работ в данной области является сравнительно-видовое изучение физиологических процессов и поведения у млекопитающих, учитывающее современные экологические особенности существования видов.

Литература

Anisimov V. N., Popovich I. G., Zabezhinski M. A., Anisimov S. V., Vesnushkin G. M., Vinogradova I. A. Melatonin as antioxidant, geroprotector and anticarcinogen // *Biochim. Biophys. Acta*. 2006. Vol. 1757, no. 5-6. P. 573–589. doi: 10.1016/j.bbapbio.2006.03.012

Arnold W., Ruf T., Loe L. E., Irvine R. J., Ropstad E., Veiberg V., Albon S. D. Circadian rhythmicity persists through the Polar night and midnight sun in Svalbard reindeer // *Sci. Rep.* 2018. Vol. 8. Art. 14466. doi: 10.1038/s41598-018-32778-4

Bengsen A. J., Leung L. K.-P., Lapidge S. J., Gordon I. J. Artificial illumination reduces bait-take by small rainforest mammals // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2010. Vol. 127. P. 66–72. doi: 10.1016/j.applanim.2010.08.006

Chowdhury D., Wang C., Lu A.-P., Zhu H.-L. Understanding quantitative circadian regulations are crucial towards advancing chronotherapy // *Cells*. 2019. Vol. 8, no. 8. Art. 883. doi: 10.3390/cells8080883

Ciach M., Frohlich A. Ungulates in the city: light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment // *Urban*

Ecosyst. 2019. Vol. 22. P. 513–523. doi: 10.1007/s11252-019-00840-2

Crosby P., Partch C. L. New insights into non-transcriptional regulation of mammalian core clock proteins // *J. Cell Sci.* 2020. Vol. 133, no. 18. Art. jcs241174. doi: 10.1242/jcs.241174

Dimovski A. M., Griffiths S. R., Fanson K. V., Eastick D. L., Robert K. A. A light-exploiting insectivorous bat shows no melatonin disruption under lights with different spectra // *R. Soc. Open Sci.* 2023. Vol. 10, no. 3. Art. 221436. doi: 10.1098/rsos.221436

Dimovski A. M., Robert K. A. Artificial light pollution: Shifting spectral wavelengths to mitigate physiological and health consequences in a nocturnal marsupial mammal // *J. Exp. Zool. A Ecol. Integr. Physiol.* 2018. Vol. 329, no. 8-9. P. 497–505. doi: 10.1002/jez.2163

Do M. T. H. Melanopsin and the intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: biophysics to behavior // *Neuron*. 2019. Vol. 104, no. 2. P. 205–226. doi: 10.1016/j.neuron.2019.07.016

Emet M., Ozcan H., Ozel L., Yayla M., Halici Z., Hacimuftuoglu A. A review of melatonin, its receptors and drugs // *Eurasian J. Med.* 2016. Vol. 48, no. 2. P. 135–141. doi: 10.5152/eurasianjmed.2015.0267

Falchi F., Furgoni R., Gallaway T. A., Rybnikova N. A., Portnov B. A., Baugh K., Cinzano P., Elvidge C. D. Light pollution in USA and Europe: The good, the bad and the ugly // *J. Environ. Manage.* 2019. Vol. 248. Art. 109227. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.06.128

Falcon J., Torriglia A., Attia D., Viénot F., Gronfier C., Behar-Cohen F., Martinsons C., Hicks D. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna and ecosystems // *Front. Neurosci.* 2020. Vol. 14. Art. 602796. doi: 10.3389/fnins.2020

Ferlazzo N., Andolina G., Cannata A., Costanzo M. G., Rizzo V., Currò M., Ientile R., Caccamo D. Is melatonin the cornucopia of the 21st century? // *Antioxidants (Basel)*. 2020. Vol. 9, no. 11. Art. 1088. doi: 10.3390/antiox9111088

Fonken L. K., Nelson R. J. The effects of light at night on circadian clocks and metabolism // *Endocr. Rev.* 2014. Vol. 35. P. 648–670. doi: 10.1210/er.2013-1051

Grubisic M., Haim A., Bhusal P., Dominoni D. M., Gabriel K. M. A., Jechow A., Kupprat F., Lerner A., Marchant P., Riley W., Stebelova K., van Grunsven R. H. A., Zeman M., Zubidat A. E., Hölker F. Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates // *Sustainability*. 2019. Vol. 11, no. 22. Art. 6400. doi: 10.3390/su11226400

Haddock J. K., Threlfall C. G., Law B., Hochuli D. F. Light pollution at the urban forest edge negatively impacts insectivorous bats // *Biol. Conserv.* 2019. Vol. 236. P. 17–28. doi: 10.1016/j.biocon.2019.05.016

Hazlerigg D. G., Simonneaux V., Dardente H. Melatonin and seasonal synchrony in mammals // *J. Pineal Res.* 2024. Vol. 76, no. 5. Art. e12996. doi: 10.1111/jpi.12996

Ikeno T., Weil Z. M., Nelson R. J. Dim light at night disrupts the short-day response in Siberian hamsters // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2014. Vol. 197. P. 56–64. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.12.005

Korf H. W., von Gall C. Circadian physiology // *Neuroscience in the 21st Century* / Ed. D. W. Pfaff. New York:

Springer, 2013. P. 1813–1845. doi: 10.1007/978-1-4614-1997-6_65

Le Tallec T., Marc T., Martine P. Effects of light pollution on seasonal estrus and daily rhythms in a nocturnal primate // *J. Mammal.* 2015. Vol. 96, no. 2. P. 438–445. doi: 10.1093/jmammal/gyv047

Le Tallec T., Théry M., Perret M. Melatonin concentrations and timing of seasonal reproduction in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*) exposed to light pollution // *J. Mammal.* 2016. Vol. 97. P. 753–760. doi: 10.1093/jmammal/gyw003

Logan R. W., McClung C. A. Rhythms of life: circadian disruption and brain disorders across the lifespan // *Nat. Rev. Neurosci.* 2019. Vol. 20. P. 49–65. doi: 10.1038/s41583-018-0088-y

Masri S., Sassone-Corsi P. The emerging link between cancer, metabolism, and circadian rhythms // *Nat. Med.* 2018. Vol. 24. P. 1795–1803. doi: 10.1038/s41591-018-0271-8

Mathews F., Roche N., Aughney T., Jones N., Day J., Baker J. Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland // *Philos. Trans. R. Soc. B.* 2015. Vol. 370. Art. 20140124. doi: 10.1098/rstb.2014.0124

Partch C. L., Green C. B., Takahashi J. S. Molecular architecture of the mammalian circadian clock // *Trends Cell Biol.* 2014. Vol. 24, no. 2. P. 90–99. doi: 10.1016/j.tcb.2013.07.002

Pickard G. E., Sollars P. J. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells // *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 2012. Vol. 162. P. 59–90. doi: 10.1007/112_2011_4

Prayag A. S., Münch M., Aeschbach D., Chellappa S. L., Gronfier C. Light modulation of human clocks, wake, and sleep // *Clocks & Sleep.* 2019. Vol. 1, no. 1. P. 193–208. doi: 10.3390/clocksleep1010017

Reiter R. J., Mayo J. C., Tan D. X., Sainz R. M., Alatorre-Jimenez M., Qin L. Melatonin as an antioxidant: under promises but over delivers // *J. Pineal Res.* 2016. Vol. 61. P. 253–278. doi: 10.1111/jpi.12360

Robert K. A., Lesku J. A., Partecke J., Chambers B. Artificial light at night desynchronizes strictly seasonal reproduction in a wild mammal // *Proc. Biol. Sci.* 2015. Vol. 282, no. 1816. Art. 20151745. doi: 10.1098/rspb.2015.1745

Rotics S., Dayan T., Kronfeld-Schor N. Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice // *J. Mammal.* 2011. Vol. 92. P. 159–168. doi: 10.1644/10-mamm-A-112.1

Rydell J., Elfström M., Eklöf J., Sánchez-Navarro S. Dramatic decline of northern bat *Eptesicus nilssonii* in Sweden over 30 years // *R. Soc. Open Sci.* 2020. Vol. 7. Art. 191754. doi: 10.1098/rsos.191754

Tan D. X., Xu B., Zhou X., Reiter R. J. Pineal calcification, melatonin production, aging, associated health consequences and rejuvenation of the pineal gland // *Molecules.* 2018. Vol. 23, no. 2. P. 301. doi: 10.3390/molecules23020301

Tarocco A., Caroccia N., Morciano G., Wieckowski M. R., Ancora G., Garani G., Pinton P. Melatonin as a master regulator of cell death and inflammation: molecular mechanisms and clinical implications for newborn care // *Cell Death Dis.* 2019. Vol. 10, no. 4. Art. 317. doi: 10.1038/s41419-019-1556-7

Torres-Farfan C., Mendez N., Ehrenfeld P., Seron-Ferre M. In utero circadian changes; facing light pollution // *Curr. Opin. Physiol.* 2020. Vol. 13. P. 128–134. doi: 10.1016/j.cophys.2019.11.005

Touitou Y., Reinberg A., Touitou D. Association between light at night, melatonin secretion, sleep deprivation, and the internal clock: Health impacts and mechanisms of circadian disruption // *Life Sci.* 2017. Vol. 173. P. 94–106. doi: 10.1016/j.lfs.2017.02.008

van Oort B. E. H., Tyler N. J. C., Gerkema M. P., Folkow L., Stokkan K.-A. Where clocks are redundant: weak circadian mechanisms in reindeer living under polar photic conditions // *Naturwissenschaften.* 2007. Vol. 94. P. 183–194. doi: 10.1007/s00114-006-0174-2

Williams C. T., Barnes B. M., Buck C. L. Persistence, entrainment, and function of circadian rhythms in Polar vertebrates // *Physiology.* 2015. Vol. 30. P. 86–96. doi: 10.1152/physiol.00045.2014

Zubidat A. E., Nelson R. J., Haim A. Spectral and duration sensitivity to light-at-night in 'blind' and sighted rodent species // *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214, no. 19. P. 3206–3217. doi: 10.1242/jeb.058883

References

Anisimov V. N., Popovich I. G., Zabezhinski M. A., Anisimov S. V., Vesnushkin G. M., Vinogradova I. A. Melatonin as antioxidant, geroprotector and anticarcinogen. *Biochim. Biophys. Acta.* 2006;1757(5-6):573–89. doi: 10.1016/j.bbabi.2006.03.012

Arnold W., Ruf T., Loe L. E., Irvine R. J., Ropstad E., Veiberg V., Albon S. D. Circadian rhythmicity persists through the Polar night and midnight sun in Svalbard reindeer. *Sci. Rep.* 2018;8:14466. doi: 10.1038/s41598-018-32778-4

Bengsen A. J., Leung L. K.-P., Lapidge S. J., Gordon I. J. Artificial illumination reduces bait-take by small rainforest mammals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2010;127:66–72. doi: 10.1016/j.applanim.2010.08.006

Chowdhury D., Wang C., Lu A.-P., Zhu H.-L. Understanding quantitative circadian regulations are crucial towards advancing chronotherapy. *Cells.* 2019;8(8):883. doi: 10.3390/cells8080883

Ciach M., Frohlich A. Ungulates in the city: light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosyst.* 2019;22:513–523. doi: 10.1007/s11252-019-00840-2

Crosby P., Partch C. L. New insights into non-transcriptional regulation of mammalian core clock proteins. *J. Cell Sci.* 2020;133(18):jcs241174. doi: 10.1242/jcs.241174

Dimovski A. M., Griffiths S. R., Fanson K. V., Eastick D. L., Robert K. A. A light-exploiting insectivorous bat shows no melatonin disruption under lights with different spectra. *R. Soc. Open Sci.* 2023;10(3):221436. doi: 10.1098/rsos.221436

Dimovski A. M., Robert K. A. Artificial light pollution: Shifting spectral wavelengths to mitigate physiological and health consequences in a nocturnal marsupial mammal. *J. Exp. Zool. A Ecol. Integr. Physiol.* 2018;329(8-9):497–505. doi: 10.1002/jez.2163

Do M. T. H. Melanopsin and the intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: biophysics to behavior. *Neuron*. 2019;104(2):205–226. doi: 10.1016/j.neuron.2019.07.016

Emet M., Ozcan H., Ozel L., Yayla M., Halici Z., Hacimuftuoglu A. A review of melatonin, its receptors and drugs. *Eurasian J. Med.* 2016;48(2):135–141. doi: 10.5152/eurasianjmed.2015.0267

Falchi F., Furgoni R., Gallaway T. A., Rybnikova N. A., Portnov B. A., Baugh K., Cinzano P., Elvidge C. D. Light pollution in USA and Europe: The good, the bad and the ugly. *J. Environ. Manage.* 2019;248:109227. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.06.128

Falcon J., Torriglia A., Attia D., Viénot F., Gronfier C., Behar-Cohen F., Martinsons C., Hicks D. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna and ecosystems. *Front. Neurosci.* 2020;14:602796. doi: 10.3389/fnins.2020

Ferlazzo N., Andolina G., Cannata A., Costanzo M. G., Rizzo V., Currò M., Ientile R., Caccamo D. Is melatonin the cornucopia of the 21st century? *Antioxidants (Basel)*. 2020;9(11):1088. doi: 10.3390/antiox9111088

Fonken L. K., Nelson R. J. The effects of light at night on circadian clocks and metabolism. *Endocr. Rev.* 2014;35:648–670. doi: 10.1210/er.2013-1051

Grubisic M., Haim A., Bhusal P., Dominoni D. M., Gabriel K. M. A., Jechow A., Kupprat F., Lerner A., Marchant P., Riley W., Stebelova K., van Grunsven R. H. A., Zeman M., Zubidat A. E., Hölker F. Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability*. 2019;11(22):6400. doi: 10.3390/su11226400

Haddock J. K., Threlfall C. G., Law B., Hochuli D. F. Light pollution at the urban forest edge negatively impacts insectivorous bats. *Biological conservation*. 2019;236:17–28. doi: 10.1016/j.biocon.2019.05.016

Hazlerigg D. G., Simonneaux V., Dardente H. Melatonin and seasonal synchrony in mammals. *J. Pineal Res.* 2024;76(5):e12996. doi: 10.1111/jpi.12996

Ikeno T., Weil Z. M., Nelson R. J. Dim light at night disrupts the short-day response in Siberian hamsters. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2014;197:56–64. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.12.005

Korf H. W., von Gall C. Circadian physiology. *Neuroscience in the 21st Century*. New York Springer; 2013. P. 1813–1845. doi: 10.1007/978-1-4614-1997-6_65

LeTallec T., Marc T., Martine P. Effects of light pollution on seasonal estrus and daily rhythms in a nocturnal primate. *J. Mammal.* 2015;96(2):438–445. doi: 10.1093/jmammal/gyv047

LeTallec T., Théry M., Perret M. Melatonin concentrations and timing of seasonal reproduction in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*) exposed to light pollution. *J. Mammal.* 2016;97:753–760. doi: 10.1093/jmammal/gyw003

Logan R. W., McClung C. A. Rhythms of life: circadian disruption and brain disorders across the lifespan. *Nat. Rev. Neurosci.* 2019;20:49–65. doi: 10.1038/s41583-018-0088-y

Masri S., Sassone-Corsi P. The emerging link between cancer, metabolism, and circadian rhythms. *Nat. Med.* 2018;24:1795–1803. doi: 10.1038/s41591-018-0271-8

Mathews F., Roche N., Aughney T., Jones N., Day J., Baker J. Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 2015;370:20140124. doi: 10.1098/rstb.2014.0124

Partch C. L., Green C. B., Takahashi J. S. Molecular architecture of the mammalian circadian clock. *Trends Cell Biol.* 2014;24(2):90–99. doi: 10.1016/j.tcb.2013.07.002

Pickard G. E., Sollars P. J. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 2012;162:59–90. doi: 10.1007/112_2011_4

Prayag A. S., Münch M., Aeschbach D., Chellappa S. L., Gronfier C. Light modulation of human clocks, wake, and sleep. *Clocks & Sleep*. 2019;1(1):193–208. doi: 10.3390/clocksleep1010017

Reiter R. J., Mayo J. C., Tan D. X., Sainz R. M., Alatorre-Jimenez M., Qin L. Melatonin as an antioxidant: under promises but over delivers. *J. Pineal Res.* 2016;61:253–278. doi: 10.1111/jpi.12360

Robert K. A., Lesku J. A., Partecke J., Chambers B. Artificial light at night desynchronizes strictly seasonal reproduction in a wild mammal. *Proc. Biol. Sci.* 2015;282(1816):20151745. doi: 10.1098/rspb.2015.1745

Rotics S., Dayan T., Kronfeld-Schor N. Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice. *J. Mammal.* 2011;92:159–168. doi: 10.1644/10-mamm-A-112.1

Rydell J., Elfström M., Eklöf J., Sánchez-Navarro S. Dramatic decline of northern bat *Eptesicus nilssonii* in Sweden over 30 years. *R. Soc. Open Sci.* 2020;7:191754. doi: 10.1098/rsos.191754

Tan D. X., Xu B., Zhou X., Reiter R. J. Pineal calcification, melatonin production, aging, associated health consequences and rejuvenation of the pineal gland. *Molecules*. 2018;23(2):301. doi: 10.3390/molecules23020301

Tarocco A., Caroccia N., Morciano G., Wieckowski M. R., Ancora G., Garani G., Pinton P. Melatonin as a master regulator of cell death and inflammation: molecular mechanisms and clinical implications for newborn care. *Cell Death Dis.* 2019;10(4):317. doi: 10.1038/s41419-019-1556-7

Torres-Farfan C., Mendez N., Ehrenfeld P., Seron-Ferre M. In utero circadian changes; facing light pollution. *Curr. Opin. Physiol.* 2020;13:128–134. doi: 10.1016/j.cophys.2019.11.005

Touitou Y., Reinberg A., Touitou D. Association between light at night, melatonin secretion, sleep deprivation, and the internal clock: Health impacts and mechanisms of circadian disruption. *Life Sci.* 2017;173:94–106. doi: 10.1016/j.lfs.2017.02.008

van Oort B. E. H., Tyler N. J. C., Gerkema M. P., Folkow L., Stokkan K.-A. Where clocks are redundant: weak circadian mechanisms in reindeer living under polar photic conditions. *Naturwissenschaften*. 2007;94:183–194. doi: 10.1007/s00114-006-0174-2

Williams C. T., Barnes B. M., Buck C. L. Persistence, entrainment, and function of circadian rhythms in Polar vertebrates. *Physiology*. 2015;30:86–96. doi: 10.1152/physiol.00045.2014

Zubidat A. E., Nelson R. J., Haim A. Spectral and duration sensitivity to light-at-night in 'blind' and sighted rodent species. *J. Exp. Biol.* 2011;214(19):3206–3217. doi: 10.1242/jeb.058883

Поступила в редакцию / received: 08.10.2024; принята к публикации / accepted: 29.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Антонова Екатерина Петровна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник, руководитель
лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: antonova88ep@mail.ru

Илюха Виктор Александрович

д-р биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: ilyukha.62@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Antonova, Ekaterina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Laboratory

Ilyukha, Viktor

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher