

Иммунная система, стресс и видообразование: звенья одной цепи?

А.М.Куликов, А.В.Марков

Причины появления новых видов живых существ — ключевая проблема эволюционной биологии. Классические теории предлагают три вероятных механизма видообразования. Согласно филетической (от греч. *φύλον* — род, племя) теории эволюции, генофонд популяции меняется постепенно (без расхождения) под действием мутаций, естественного отбора и генетического дрейфа. Со временем накопившиеся изменения становятся достаточно большими, чтобы палеонтологи могли зафиксировать появление нового вида. Темпы филетической эволюции, по-видимому, могут быть весьма неравномерными. Именно на этой неравномерности делают акцент американские палеонтологи Н.Элдридж и С.Гулд, разработавшие теорию прерывистого равновесия.

Однако филетическая эволюция (хоть постепенная, хоть прерывистая) не объясняет, почему разнообразие жизни постоянно растет. Между тем это убедительно подтверждается данными палеонтологической летописи. Увеличение биологического разнообразия предусматривает расхождение видов (дивергенцию), которое теоретически может идти двумя путями — географическим, или аллопатрическим (от греч. *αλλοζ* — чужой и *πατρις* — родина), и эко-



Алексей Михайлович Куликов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории генетики Института биологии развития РАН. Область научных интересов — теория эволюции, эволюционная и популяционная генетика, биоинформатика.



Александр Владимирович Марков, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории высших беспозвоночных Палеонтологического института РАН. Занимается изучением ранних этапов эволюции жизни на Земле. Активный популяризатор науки, в частности автор интернет-проекта «Проблемы эволюции»*, участник научно-популярных программ на радио «Свобода».

логическим, или симпатрическим (от греч. *συμ* — вместе и *πατρις*).

Аллопатрическое видообразование общепризнано и хорошо документировано. Ареал исходного вида разделяется на две части барьером — например, проливом или горным хребтом. В изолированных популяциях постепенно накапливаются генетические различия (случайные или неслучайные — в дан-

ном случае не так уж и важно), которые со временем становятся столь значительными, что делают невозможным скрещивание представителей двух разобщенных популяций, даже если разделявший их барьер исчезнет и они вновь встретятся.

В случае симпатрического видообразования (без физических барьеров) причиной рас-

хождения теоретически могут стать экологические преграды — виды начнут расходиться за счет приспособления к разным нишам в пределах общего ареала. Данный механизм видообразования традиционно считается гораздо более спорным. Большую роль в дискредитации гипотезы симпатрического видообразования сыграл выдающийся и чрезвычайно авторитетный эволюционист, один из классиков синтетической теории эволюции Э.Майр.

С одной стороны, для появления каждого из многих миллионов обитающих на планете видов вряд ли хватало бы физических барьеров (биосфера недостаточно разобщена для этого), поэтому симпатрическое видообразование должно существовать. С другой стороны, было непонятно, каким образом оно может происходить. Предположим, что некоторые особи в популяции стали чем-то немного отличаться от остальных. Если между ними нет физических барьеров, то любое отличие, казалось бы, должно очень быстро «размыться» в результате скрещиваний с неизменившимися сородичами, раствориться в общем геномном потоке. Полезное отличие станет общим достоянием, вредное — исчезнет. В любом случае вид никогда не разделится на два, если у вышеупомянутых «немного отличающихся» особей не возникнет эндогамия, т. е. предпочтение себе подобных в качестве брачных партнеров.

Поскольку возможные механизмы появления такой эндогамии были совершенно неясны, то и вся идея симпатрического видообразования выглядела сомнительной. Нужны были факты. Необходимо было найти виды, симпатрическое происхождение которых было бы строго доказуемо. А это оказалось не так-то просто. Было описано множество случаев вероятного симпатрического видообразования (например, у озерных рыб), но какая-то доля сомнения всегда оставалась. Лишь в последние годы

наконец получены неопровержимые свидетельства реальности этого явления. Например, доказано, что таким образом произошел вид рыб *Amphilophus zalius*, отделившийся от широко распространенного вида *A. citrinellus* в небольшом озере Апойо в Никарагуа [1], а также пальмы на островке Лорд-Хау, расположенном в 580 км от восточного побережья Австралии [2]. Тем не менее механизмы формирования эндогамии и репродуктивной изоляции при симпатрическом видообразовании оставались во многом неясными. В 2006 г. мы предложили гипотезу, дополняющую классические дарвиновские схемы [3]. Мы предположили, что в формировании репродуктивной изоляции может участвовать иммунная или иные системы распознавания «своего» и «чужого» на химическом уровне. Эти системы, по-видимому, играют важную роль в подборе полового партнера, наиболее подходящего по биохимическим и генетическим характеристикам.

Иммунологическое тестирование брачных партнеров

Репродуктивная изоляция во многих случаях, вероятно, начинается с изменения брачных предпочтений. Однако эти изменения непременно должны быть «согласованы» между партнерами. Очевидно, что если стиль ухаживания самца стал иным, то должны соответствующим образом смениться и вкусы самки; если в результате мутации изменился феромон — должен адекватно измениться и воспринимающий его рецептор. Мало того, эти сложные комплексные преобразования должны быть согласованы еще и с экологическими адаптациями, с которых все, собственно, и начинается.

В результате многочисленных опытов по «искусственному видообразованию» у насекомых выяснилось, что эндогамия (т. е.,

напомним, способность избирательно скрещиваться только с себе подобными) может возникать очень быстро (всего за десяток поколений) в ходе интенсивного отбора в стрессовых, малопригодных для жизни условиях. В одном из таких опытов к не свойственной им пище приучили плодовых мушек (дрозофил): одних кормили мальтозой, а других — крахмалом. Когда несчастные мухи после периода сверхвысокой смертности кое-как приспособились (за 10–15 поколений) к этой неудобоваримой для них пище, экспериментаторы провели опыты по избирательности скрещиваний. Оказалось, что «мальтозные» мухи предпочитали скрещиваться с «мальтозными», пусть даже из другой пробирки, а «крахмальные» — с «крахмальными» [4]. Как такое произошло, как мухи узнавали товарищей по несчастью, или товарищей по новому биохимическому типу? С точки зрения классических моделей на этот вопрос ответить довольно трудно. А не задействованы ли в распознавании себе подобных компоненты иммунной системы или их аналоги? Иммунная система имеет давнюю историю: древнейшие молекулярные системы различения «своих» и «чужих» есть у всех живых существ, включая растения, беспозвоночных животных, одноклеточных эукариот и даже бактерий. Однако примерно в том виде, в каком мы ее знаем у человека, она появилась у рыб.

У позвоночных животных на ранних стадиях индивидуального развития формируется уникальный биохимический «автопортрет» — персональный набор белков так называемого главного комплекса гистосовместимости (ГКГ) и связанных с ним коротких пептидов (обрезков разнообразных белков организма). Этот набор все клетки организма выставляют на своей поверхности для сканирования клетками иммунной системы, как бы говоря им: «вот это — наше, запомните, а все остальное — чу-

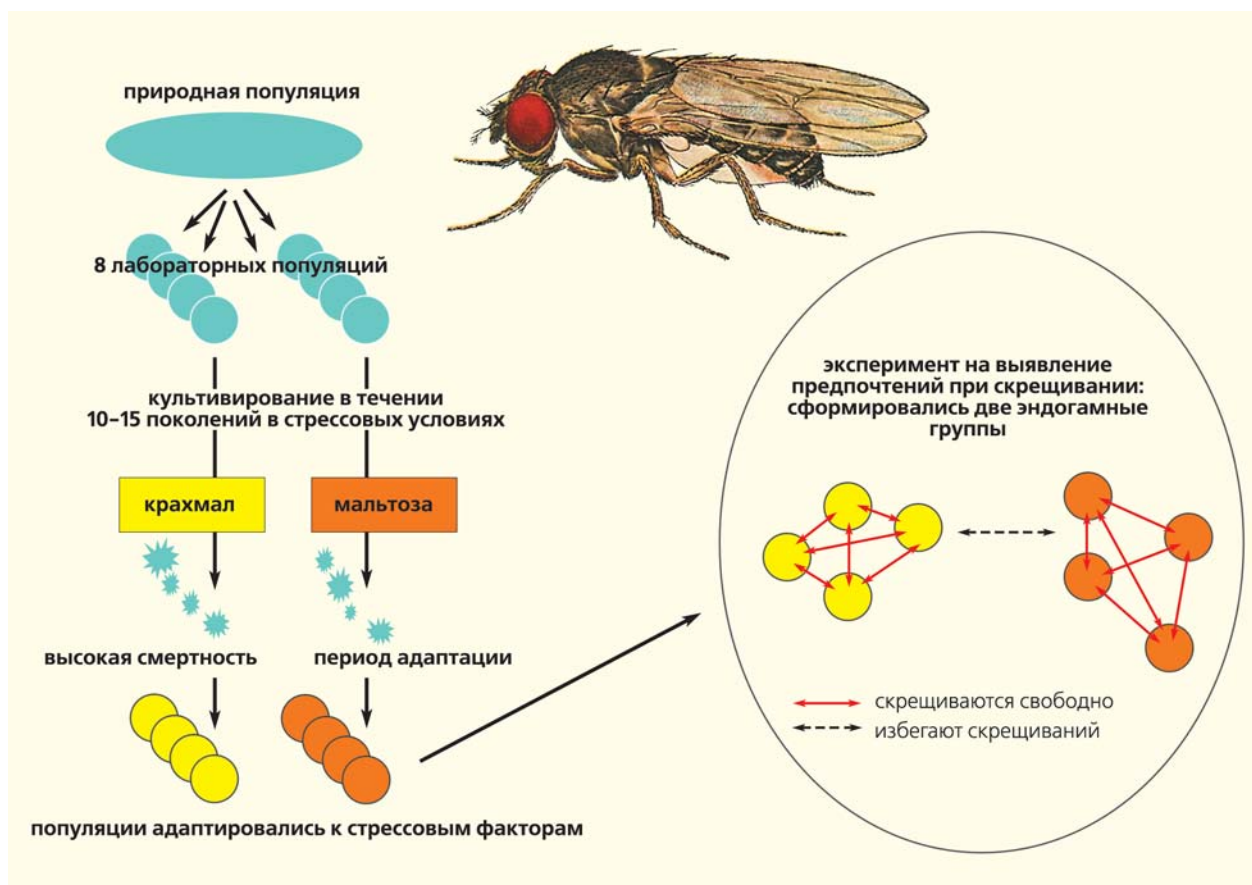


Схема эксперимента Д.Додда на плодовых мушках *Drosophila pseudoobscura* — любимом объекте генетиков американской школы [4]. В США основателем эволюционной генетики по праву считается Ф.Г.Добжанский — ученик и соратник ведущих российских генетиков Н.К.Кольцова, С.С.Четверикова, Ю.А.Филипченко. Популярность среди генетиков *D.pseudoobscura* приобрела после серии ярких работ Добжанского, который впервые всесторонне проанализировал признаки гибридной стерильности и нежизнеспособности и доказал их генетическую природу. Почти за 30 лет до опыта Додда отечественный энтомолог Г.Х.Шапошников получил в экспериментах на тлях сходные результаты: будучи воспитанными на новых растениях, тли после периода адаптации и высокой смертности теряли способность скрещиваться с первоначальной линией, не прошедшей отбора.

жое». И лимфоциты запоминают. Если в организм попадет чужеродный белок, его фрагменты тоже будут присоединены к белкам ГКГ и выставлены на поверхность клеток, что сразу заметят лимфоциты. ГКГ нужен не только для борьбы с инфекциями, но и для поддержания целостности организма, предотвращения несанкционированных изменений собственных клеток (например, в норме лимфоциты воспринимают раковые клетки тоже как чужаков). Но и это, по-видимому, еще не все: похоже, компоненты иммунной системы участвуют и в не менее важном деле — подборе полового партнера

на основе степени генетической близости.

У наземных позвоночных ГКГ связан со специальным органом полового обоняния, который расположен в основании носовой перегородки. Недавно установлено, что в этом, так называемом вомероназальном, органе есть специальные рецепторы, реагирующие на пептиды ГКГ. Именно эти пептиды, по-видимому, составляют уникальный «персональный запах», по которому млекопитающие получают исчерпывающую информацию о своих сородичах, включая степень их родства (генетической близости). Неслу-

чайно у многих животных брачное ухаживание начинается с обнюхивания друг друга.

У людей обонятельная идентификация сородичей происходит на бессознательном уровне, потому что нервы от вомероназального органа идут не в кору больших полушарий, а прямо в гипоталамус, регулирующий эмоции и гормональный фон. Недавно выяснилось, что вомероназальные рецепторы действуют в комплексе со специальными белками ГКГ. Таким образом оказалось, что ключевые компоненты иммунной системы (белки и пептиды ГКГ) принимают непосредственное участие

и в формировании «персонального запаха», и в его восприятии.

В 2005 г. было экспериментально доказано, что пептиды ГКГ, выделяемые самцами рыбы колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*), непосредственно влияют на выбор самками брачных партнеров [5]. Кстати, колюшки весьма склонны к симпатрическому видообразованию. В озерах часто формируются пары дискретных, сильно различающихся, морфотипов, между которыми существует значительная репродуктивная изоляция. Кроме того, происхождение морфотипов, собранных с обширной территории ареала, соответствует филогении «звезды» — потомки расходятся от предкового вида одновременно.

Самки колюшек предпочитают брать в «мужья» не слишком близких, но и не чрезмерно дальних родственников, и это, по-видимому, общее правило. Самки многих животных пытаются выбрать самых крупных, сильных и здоровых самцов, но этого мало. Самец может быть очень силен и крепок здоровьем, но если он приходится самке близким родственником, спаривание с ним может привести к рождению слабого потомства. Обычно скрещивание и с очень далекой родней (например, с особями другого вида или подвида) тоже невыгодно. Дело в том, что гибридное потомство получает случайную смесь из двух наборов генов, которые в каждом случае были хорошо «подогнаны» друг к другу отбором; у гибридов же эти полезные комбинации генов смешиваются и разрушаются. Согласно теории «оптимального аутбридинга» [6] животные (как и все прочие существа, размножающиеся половым путем) должны предпочитать партнеров с промежуточной степенью генетического родства: не слишком близких, но и не слишком дальних родственников.

Мы предположили, что при формировании брачной пары животные тестируют потенци-

альных партнеров на степень генетической близости при помощи систем различения «своих» и «чужих», включая иммунную. Некое оптимальное число «чужеродных» антигенов, содержащихся в персональном запахе партнера, повышает его привлекательность; слишком малое или слишком большое их число — вызывает противоположный эффект. Такой механизм способен обеспечить быстрое и, главное, совершенно автоматическое зарождение репродуктивной изоляции между группировками, подвергшимися разнонаправленному отбору (что и наблюдалось в вышеописанных экспериментах). Такой отбор может автоматически сдвинуть неизменившихся представителей предковой популяции (или группы, изменившиеся в другом направлении) за пределы «иммунологического оптимума» генетической близости.

Выбор брачного партнера — чрезвычайно ответственное дело, от которого напрямую зависит жизнеспособность потомства, а значит, и судьба генов родителя, в том числе и тех генов, которые определяют брачное поведение. Поэтому механизмы выбора партнера постоянно находятся под пристальным «вниманием» естественного отбора: гены тех особей, которые делают удачный выбор, распространяются в популяции, а гены тех, кто выбирает неудачно, постепенно исчезают из нее — даже если эти особи во всех прочих отношениях отлично приспособлены к среде обитания. Иммунная система идеально приспособлена для оценки генетической совместности партнера. А иначе как самке выбрать среди толпы претендентов оптимального по степени родства — не слишком близкого, но и не слишком дальнего родственника?

Иммунологическое тестирование при выборе брачных партнеров оптимизирует затраты по поиску себе подобных, и никакой «панмиксии» (абсолютно равновероятного скре-

щивания всех со всеми) в природе не существует, хотя именно на этом допущении основано большинство моделей микроэволюции и популяционной генетики. Именно поэтому скорость обособления из целой популяции какой-то ее части с тем или иным набором генетических отличий может быть чрезвычайно высока. Видообразование по симпатрическому типу в природе должно быть существенно более распространенным явлением, чем предполагали ранее, просто в каждом конкретном случае очень трудно доказать, что в прошлом два данных вида никогда не были пространственно разобщены.

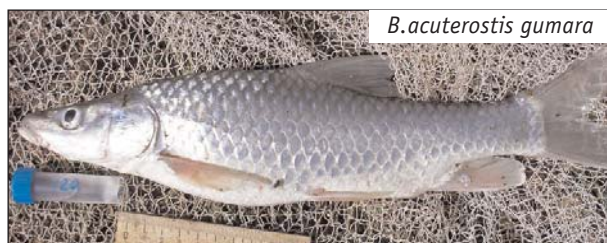
Напротив, в тех случаях, когда строго подтверждено формирование группы обособленных морфотипов в пределах единого ареала обитания, бывает трудно определить их таксономический статус. Именно такая проблема возникла при исследовании разнообразия гексаплоидных барбусов (рыб семейства карповых) в оз.Тана, расположенном на Абиссинском нагорье в Эфиопии. Разные исследователи выделяют от 6 до 15 и более морфотипов барбусов, и до сих пор ведутся споры об их видовом статусе. Они происходят от широко распространенного вида *Barbus intermedius* и занимают все доступные экологические ниши, специализируясь на разной пищевой базе, — среди них есть рыбоядные хищники, планктонофаги и бентософаги, фитофаги и детритофаги. Существенно различаются и их морфологические признаки: форма тела и плавников, размер и окраска чешуи, положение челюстей. Тем не менее у некоторых морфотипов выявлен непрерывный ряд изменчивости, перекрывающийся с соседними морфотипами, найдены общие нерестовые скопления, а также отмечена хорошая выживаемость гибридного потомства, полученного с помощью искусственного оплодотворения [7]. Из этого следует, что репродуктивные барьеры



Barbus intermedius



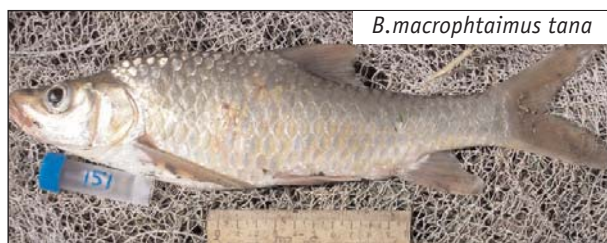
B. platydorsus



B. acuterostis gumara



B. gorgorensis



B. macroptaimus tana



B. megastoma



B. nedgia



B. truttiformis

Барбусы озера Тана. Фото предоставлены Совместной российско-эфиопской биологической экспедицией.

еще не успели полностью сформироваться, что, впрочем, достаточно широко распространено у многих видов рыб.

«Разношерстность» популяции, которая поддерживается из поколения в поколение, свидетельствует о значительной изолированности по крайней мере некоторых морфотипов данного комплекса. Наши эксперименты с подрастающей молодью нескольких из них показали, что молодые рыбы могут четко ориентироваться по запаху, различая «своих» и «чужих» и меняя в зависимости от этого свое поведение. Помещенные в ламинарные потоки воды, направленные из аквариумов со «своим» или «чужим» морфотипом, рыбы

выбирали «свой» запах. Хотя эти поведенческие реакции относятся, скорее, к контактному («заразному») поведению, они свидетельствуют, что способность к распознаванию «своего» морфотипа (а возможно, группы предпочтительных морфотипов) может служить основной причиной «отказа» барбусов оз.Тана от свободного скрещивания (панмиксии) и формирования изолированных популяций морфотипов (или «молодых» видов). К тому же предварительный масс-спектрометрический анализ фракции коротких олигопептидов, выделенных из поверхностной слизи барбусов и соответствующих пептидным лигандам ГКГ, показал принципиальное различие

сравниваемых морфотипов, что позволяет предположить — в данном случае иммунологическое тестирование играет существенную роль в формировании поведенческих реакций.

Итак, для симпатрического видообразования необходимы разнообразие условий среды и организация оперативного реагирования при выборе себе подобных. Вспомним факт, хорошо известный палеонтологам: чаще всего виды образуются в каком-то одном месте, в центре разнообразия, целыми букетами, а не последовательными цепочками или точечно в разных местах. Эти наблюдения все чаще подтверждаются данными по молекулярной систематике,

когда филогенетические реконструкции эволюционных связей между видами принимают форму «звезды», как в случае с уже упомянутой рыбой колюшкой.

Ну а генетическую подоплеку иммунной избирательности и последующей изоляции еще предстоит узнать. В организации иммунной системы, особенно у беспозвоночных, пока еще слишком много неизвестного. Кстати, не следует думать, что предполагаемый механизм «иммунологического» тестирования партнеров может работать только у животных. Растения тоже выбирают себе партнеров на основе степени их родства: известны такие явления, как выбор пыльцы и «самонесовместимость» (слишком близкородственные пыльцевые зерна отвергаются). И без иммунологии здесь тоже не обошлось: в элиминации неподходящей пыльцы участвуют ферменты РНКазы, изначальная функция которых — иммунологическая. Они защищают растение от инфекций, а для этого нужно уметь отличать «чужое» от «своего». Впрочем, что здесь изначально, а что вторично — это еще вопрос.

Влияние стресса на брачные предпочтения

Прежде чем двигаться дальше, подведем промежуточные итоги. Предложенная нами гипотеза основана на том простом соображении, что для предполагаемого иммунологического тестирования брачного партнера многим организмам было бы очень удобно использовать уже имеющееся у них мощное средство различения «своего» и «чужого» на биохимическом уровне — иммунную систему. Степень родства партнера можно определять, например, по силе иммунологической реакции на его запах: чем она сильнее, тем ниже вероятная степень родства. Можно использовать и отдельные компоненты иммунной системы (например, белки-ре-

цепторы из надсемейства иммуноглобулинов) — сами по себе или в комплексе с обонятельными рецепторами (как мы уже знаем, такие механизмы различения «своих» и «чужих» найдены у млекопитающих).

Развивая эту идею, мы предположили, что оптимальная степень родства партнеров может меняться в зависимости от ситуации. В неблагоприятных условиях популяции должно быть «выгодно» сместить предпочтения особей в сторону близкородственных скрещиваний, чтобы избежать «размывания» у потомства тех генных комплексов, которые позволили родителям выжить в этой критической обстановке. Поэтому у некоторых организмов в ходе эволюции мог выработаться механизм, смещающий под воздействием стресса брачные предпочтения в сторону выбора «своих».

Если бы такой механизм существовал, он мог бы способствовать быстрому видообразованию, потому что группы особей, попавшие в непривычные условия и сумевшие выжить (пусть и ценой сильного сокращения численности за счет отсеивания «неприспособленных» генотипов), могли бы автоматически вырабатывать репродуктивную изоляцию от всех «чужаков», т.е. других представителей своего вида, которые в этих стрессовых условиях не жили и, скорее всего, плохо к ним приспособлены.

Для проверки этих идей нужно провести много опытов на

разных объектах, но пока нам удалось поэкспериментировать только с четырьмя лабораторными линиями дрозофил. Результаты экспериментов, опубликованные в мае текущего года в журнале «Animal behaviour», в целом хорошо согласуются с гипотезой о смещении брачных предпочтений в стрессовых условиях [8].

В качестве «стрессоров» в наших опытах были выбраны вредные мутации и зараженность бактерией *Wolbachia*. Мы взяли две линии плодовых мушек: *R (линия, генетически близкая к диким дрозофилам) и *W (линия, полученная в результате близкородственных скрещиваний — инбридинга и отягощенная несколькими вредными мутациями). Всех дрозофил заразили вольбахией, но часть мушек из каждой линии вылечили с помощью тетрациклина, получив таким образом четыре линии: *R вылеченные, *R зараженные, *W вылеченные, *W зараженные. Дрозофилы первой из этих линий (*R вылеченные) подверглись наименьшему стрессу, а потому, согласно нашей гипотезе, должны активнее всех избегать инбридинга, т.е. выбирать «чужих». Мушкам последней линии (*W зараженные) досталось больше всего, и мы ожидали, что они будут проявлять наибольшую склонность к инбридингу.

Проверка брачных предпочтений проводилась двумя способами: в первой серии экспериментов дрозофил сажали в пробирку по трое — одна сам-



Drosophila melanogaster: а — самец линии *W с мутациями «white» (белые глаза) и «yellow» (желтое тело), б — самец линии *R с мутацией «yellow». Мутация «white» приводит к неспособности накопления зрительных пигментов в фасеточном глазу дрозофилы, в результате чего мухи практически слепы.

ка и два самца из разных линий, во второй серии в пробирке с 20 самками (по 10 из двух разных линий) оказывался только один самец.

У дрозофил довольно сложный ритуал ухаживания: самцы ходят вокруг самки, «облизывают» ее хоботком, машут крылышками, поют брачную песенку, которую можно услышать только при помощи высокочувствительной аппаратуры. Время от времени самец пытается вскарабкаться на самку, но у него ничего не получится, пока она не раздвинет крылья. В ситуации, когда в пробирке два самца соревнуются за одну самку, исход соревнования зависит, конечно же, от самки — кого из двоих она выберет. Хотя и активность самца имеет большое значение (а его активность, в свою очередь, может зависеть от того, насколько ему нравится эта самка). Мы следили за событиями в пробирке до тех пор, пока одному из самцов не удавалось спариться с самкой. Иногда все происходило за считанные минуты, а иногда приходилось ждать часами, пока мухи разберутся в своих отношениях. Самец, первым добившийся успеха, считался «победителем», и эксперимент на этом заканчивался. Всего было проведено более тысячи таких опытов, и в 722 случаях нам удалось дождаться спаривания.

В другой серии экспериментов 20 самок и одного самца оставляли в покое на сутки в большой пробирке, а потом рассаживали самок по отдельным про-

биркам и смотрели, кто из них отложит оплодотворенные яйца. За это время самцы успевали оплодотворить в среднем около половины самок. В этом эксперименте исход в большей степени зависел от предпочтений самца (за какими самками он станет ухаживать, а каких проигнорирует), хотя самки, которым он пришелся не по душе, имели полное право его отвергнуть.

Результаты экспериментов полностью подтвердили наши ожидания: в обеих сериях были выявлены сходные брачные предпочтения. Похоже, мухи действительно тестируют потенциальных партнеров по принципу «свой или чужой», причем оба предполагаемых стрессовых фактора ведут к сдвигу предпочтений в сторону выбора «своих». Так, наиболее пострадавшие самки из линии «*W зараженные» спаривались со «своими» по генотипу самцами (*W) чаще, чем «*W вылеченные» самки. Кроме того, все самки обеих линий *W различали генотипически близких самцов (*W) по статусу зараженности: зараженные самки предпочитали спариваться с зараженными самцами, вылеченные — с вылеченными. У самок линий *R все оказалось наоборот: они предпочитали «чужих» по статусу зараженности, а «*R вылеченные» самки выбирали «чужих» еще и по генотипу (т.е. чаще спаривались с самцами линий *W, чем «*R зараженные» самки).

Таким образом, один фактор стресса (вредные мутации)

склонял мух к выбору партнеров с таким же, как у них, статусом зараженности, а второй (бактерия *Wolbachia*) — побуждал их выбирать партнеров из «своей» генетической линии (или уменьшал их склонность к выбору партнеров из «чужой» линии). Аналогично вели себя дрозофилы и в тех опытах, где один самец выбирал из 20 самок.

Хотя полученные результаты в целом хорошо согласуются с гипотезой о том, что стресс может сдвигать брачные предпочтения в сторону выбора «своих», для полной уверенности понадобятся дополнительные эксперименты.

Каким образом мухи определяют степень генетической (или биохимической) близости потенциального партнера, пока неясно. Ряд наблюдений указывает на то, что ключевую роль играет «облизывание» партнера хоботком. Например, при межвидовых скрещиваниях самец часто прекращает ухаживание после того, как прикоснется хоботком к брюшку самки (видимо, чувствует, что «вкус не тот»). Мы предполагаем, что в тестировании по принципу «свой или чужой» может принимать участие удивительный полиморфный белок DSCAM из надсемейства иммуноглобулинов, который у насекомых используется и для иммунной защиты, и для взаимного «узнавания» нейронов в ходе развития нервной системы [9]. К сожалению, технически это предположение очень сложно проверить. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект 06-04-49702.

Литература

1. Barluenga M., Stölting K.N., Salzburger W. et al. // Nature. 2006. V.439. P.719—723.
2. Savolainen V., Anstett M.-C., Lexer C. et al. // Nature. 2006. V.441. P.210—213.
3. Марков А.В., Куликов А.М. // Изв. РАН. Сер. Биол. 2006. №3. С.261—274.
4. Dodd D.M.B. // Evolution. 1989. V.43. P.1308—1311.
5. Milinski M., Griffiths S., Wegner K.M. et al. // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V.102. №12. P.4414—4418.
6. Bateson P. // Nature. 1978. V.273. P.659—660.
7. Держинский К.Ф., Шкиль Ф.Н., Абдулла Б. и др. // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. №5. С.676—683.
8. Markov A.V., Lazebny O.E., Goryacheva I.I. et al. // Animal Behaviour. 2009. V.77. P.1011—1017.
9. Hattori D., Demir E., Kim H.W. // Nature. 2007. V.449. P.223—227.