

Запах, который не лжет

Смех Адьос Любовь Альбуминерие Защищенность Угроза Эйфория Негативная часть Дружба Слабость
Добро Горе Успех Жалость Краса Радость Опасность Гнев Сила 30 Привлекательность

ХИМИЧЕСКАЯ
КОММУНИКАЦИЯ
ПОЛОВЫ
ФИЗИЧЕСКОЕ
ЗДОРОВЬЕ

М.П. МОШКИН, Л.А. ГЕРЛИНСКАЯ, Р. НАГАТОМИ

МОШКИН Михаил Павлович — доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией физиологических адаптаций позвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск)

ГЕРЛИНСКАЯ Людмила Алексеевна — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск)

НАГАТОМИ Риочи — доктор медицины и доктор философии, профессор, заведующий кафедрой спортивной физиологии и медицины Университета Тохоку (Сендай, Япония)



Наш японский коллега, профессор Эндо, спрашивает, отложив рукопись: «Миша, почему в научной статье ты используешь бытовые термины? Например, честный сигнал?». Я беру с полки учебник А. Ройта: «Посмотрите, Эндо, в иммунологии, которой вы занимаетесь, сплошь и рядом бытовой язык. Вот терминология мафиозных группировок — “клетки-киллеры”. Вот морская — “клетки-помощники”: “первый помощник” (Т хелперы 1) и “второй помощник” (Т хелперы 2). Или вообще из языка разведчиков: “свой — чужой”».

Но вернемся к честным сигналам и иммунологии. Сравнительно недавно было обнаружено, что вследствие заражения у самцов разных видов животных меняются сигналы, с помощью которых они рекламируют себя на «ярмарке женихов» (Hamilton, Zuk, 1982). Причем этот эффект наблюдается даже при отсутствии видимых для исследователей признаков инфекции. Яркоокрашенные рыбы и птицы при этом становятся бледнее, певчие птицы поют меньше и скучнее. А зараженные грызуны пахнут не столь привлекательно для самок, как их здоровые конкуренты.

Снижение привлекательности зараженных самцов приносит несомненную пользу популяции, поскольку при этом уменьшается вероятность обмена возбудителями болезни при половом контакте. И в целом ограничивается репродуктивный успех особей, чьи механизмы защиты от инфекции скомпрометированы фактом заражения. Но какой в этом прок для самих инфицированных самцов? (Тем более, что есть пример прямо противоположной стратегии: самцы дрозофилы, экспериментально зараженные клещами, более энергично ухаживают за самками, что позволяет им, несмотря на меньшую продолжительность жизни, оставить большое число потомков (Polak, Stamer, 1998).)

Можно ли объяснить «отказ» зараженных самцов от репродуктивного соперничества, не прибегая к понятиям этики и морали, т. е. оставаясь в рамках дарвиновских представлений о внутривидовой конкуренции как основе эволюции? Иными словами, понять — выгодно ли быть честным?

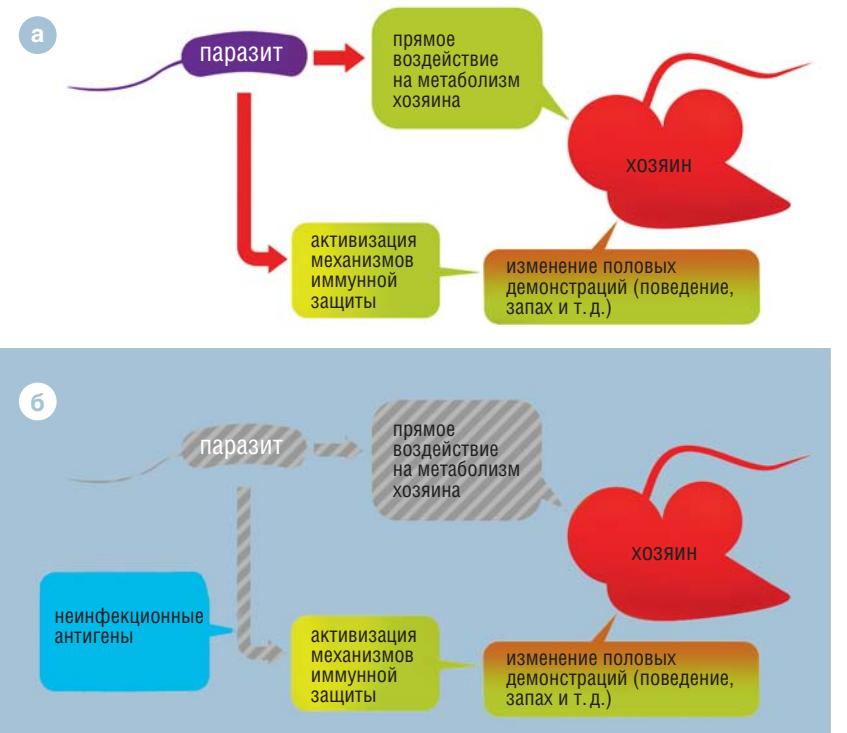


Вынужденная честность?

Чтобы разобраться в природе феномена, обратимся к механизмам модификации сигналов при заражении. Прежде всего, выясним — что играет основную роль в снижении привлекательности самцов на первоначальных, доклинических, стадиях инфекции? Сами возбудители или же те механизмы иммунной защиты, которые включаются в организме с момента распознавания им паразитарной интервенции (Moshkin et al., 2000; Мошкин и др., 2004)?

Один из подходов к разрешению данной дилеммы основывается на применении так называемых *нереплицируемых антигенов*. Антигенами называют любые чужеродные органические вещества (белки, полисахариды), вызывающие в организме иммунный ответ. Нереплицируемые, т. е. неинфекционные, антигены сами по себе не представляют опасности для животного, но запускают комплекс защитных реакций подобно антигенам, входящим в состав паразитических организмов (Абелев, 1996).

Половые демонстрации при инфекциях могут изменяться не только в результате прямого воздействия паразитов на метаболизм и нейроэндокринные процессы хозяина, но и благодаря активации механизмов его иммунной защиты (а); использование неинфекционных антигенов позволяет вычленить и оценить вклад механизмов иммунитета в модификацию «рекламных» половых сигналов при заражении (б)



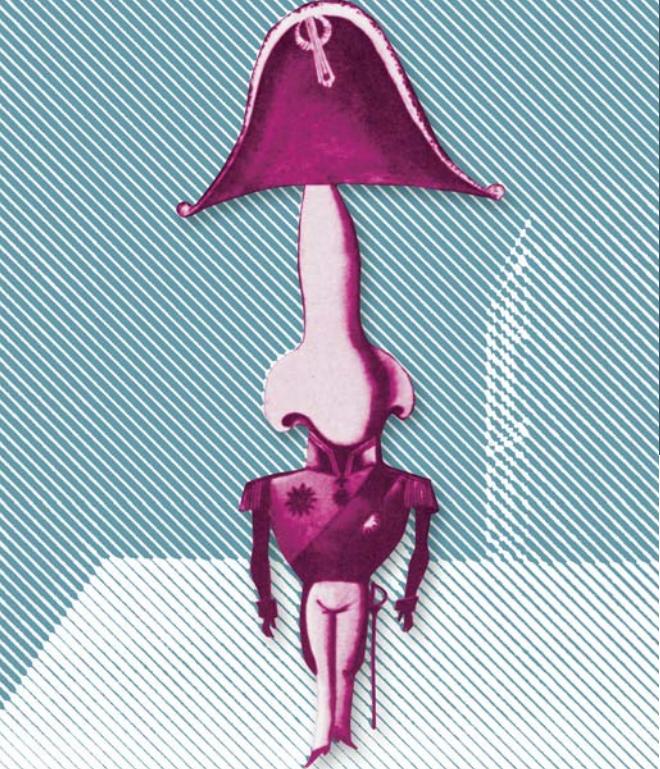
Наиболее популярными и доступными из таких индукторов иммунного ответа стали эритроциты *Ovis aries*, т. е. обыкновенного домашнего барана, уже более 50 лет с успехом применяющиеся в иммунологических исследованиях. Такой очевидный для экспериментальной биологии прием, позволяющий из сложного комплекса процессов вычленить и оценить отдельное звено, неожиданно встретил сопротивление со стороны зоологов. И действительно, «влияние бараньей крови на запаховые сигналы мышей» — сочетание, на первый взгляд, нелепое: ведь мыши не питаются баранами...

Такой же эффект наблюдался и в опытах на самцах джунгарских хомячков: активация иммунной системы делала их запах менее привлекательным для самок и более устрашающим для других самцов. По крайней мере, хомячок предпочитал набивать семечками защечные мешки из той кормушки, рядом с которой «пахло» контролльным

поставив время, которое проводят самка домовой мыши рядом с загрязненной подстилкой из клеток контрольного самца и самца, которому были введены эритроциты барана (Moshkin et al., 2002), мы

пришли к выводу, что у последнего активация механизмов иммунной защиты приводит к снижению половой привлекательности запаховых меток.

Независимо от исследований на грызунах начали изучаться визуальные и акустические сигналы, подаваемые самцами разных видов птиц для привлечения половых партнеров. Наиболее яркий результат этих исследований недавно опубликован в журнале «Science», в статье под многозначащим названием «Активация иммунитета находит отражение во вторичных половых признаках» (Faivre et al., 2003). Оказывается, у европейских черных дроздов при введении им все тех же эритроцитов барана изменяется окраска клюва. Обычная окраска клювов у этих птиц варьирует от бледно-желтой



Тесная координация иммунных и нейроэндокринных процессов приводит к тому, что у инфицированных самцов не остается выбора между «честной» и «нечестной» информацией о своем плачевном состоянии. Поскольку в иерархии жизненных ценностей — либо быстро размножаться, невзирая на риск гибели, либо вначале выздороветь, а уж потом размножаться, как правило, побеждает желание жить. Ведь «лучше быть самцом дурно пахнущим, чем мертвым» (Penn and Potts, 1998)

ламных сигналов — визуальных, акустических, запаховых... Поэтому физиологическое объяснение данного феномена следует искать в точках сопряжения иммунных реакций с наиболее общими нейроэндокринными процессами, ответственными за развитие вторичных половых признаков.

Универсальным стимулятором мужского «достоинства», выраженного в красных носах дроздов, ветвистых рогах оленей и привлекательном аромате мышей, является мужской половой гормон — *тестостерон*. Его секреция снижается при инфекции или при введении чужеродных антигенов, что оправдано, поскольку он подавляет реакции иммунной защиты. Кроме того, уменьшение затрат ресурсов организма на половые демонстрации, индуцированные тестостероном, позволяет перенаправить их на более актуальные — защитные процессы. Так, каротиноиды, окраивающие носы и животы у самцов некоторых видов рыб и птиц, обладают одновременно иммуностимулирующим и антиоксидантным эффектом (Lozano, 2001). Поэтому их перемещение из тканей в кровь хотя и придает самцам бледный вид, но повышает эффективность их иммунной защиты.

Но, спросите вы, а так ли уж велики затраты на «производство» запаховых сигналов? «Пшик» он и есть пшик! И здесь вы ошибаетесь. Например, у мышей затраты немалые, поскольку привлекательность самца определяется не только концентрацией летучих запаховых веществ — *половых феромонов* — в мочевых метках, но и тем,



Самки предпочитают здоровых партнеров, а среди заболевших — тех, кто активно противостоит болезни. Это по крайней мере справедливо для джунгарского хомячка и домовой мыши, у которых изменение запаховой привлекательности самцов зависит от силы иммунного ответа на введенные им антигены.

По оси ординат: относительное время обнюхивания самками образцов запаха антигенстимулированного и контрольного самца (0,5 — одинаковая привлекательность стимулов);
по оси абсцисс: количество антителообразующих клеток в селезенке на 5-е сутки после введения эритроцитов барана

как долго они там сохраняются. Чтобы феромоны не улетучивались моментально, значительная часть их выделяется в виде соединений с белками. Кстати сказать, такие связывающие белки семейства липокалинов количественно преобладают среди белков мочи, почему и называются *главными белками мочи* (*major urinary proteins, MUP*).

Так вот, на производство липокалинов приходится около 4% общего количества протеинов, синтезируемых в печени. Взрослый самец выводит с мочой за сутки до 10 мг MUP, т.е. 10% общего баланса азота (Cavaggioni, Mucignat-Carretta, 2000). Сопоставив эти величины с расходами российского бюджета на науку, культуру и образование — на то, что создает положительный образ государства, можно убедиться, что мыши гораздо щедрее оплачивают свой имидж.

Активация иммунной системы приводит к почти двукратному снижению концентрации MUP, что и является одной из причин снижения запаховой привлекательности. Однако когда мы экспериментально стабилизировали уровень тестостерона в крови, то антигенная стимуляция не повлияла ни на концентрацию MUP, ни на запаховую привлекательность самца (Litvinova et al., 2005).

В здоровом теле...

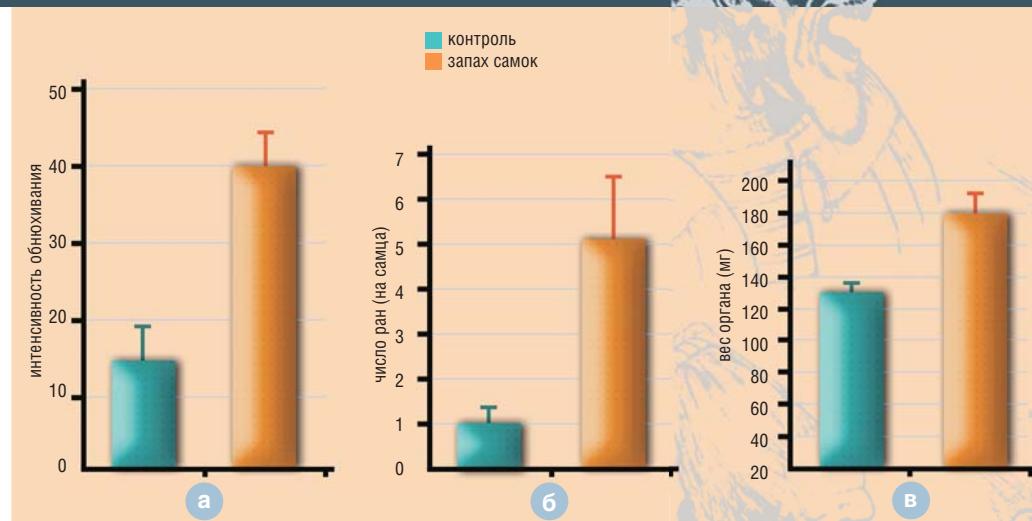
Как оказалось, активация иммунной защиты подавляет половые демонстрации не у всех самцов. Сексуальный интерес самок, прежде всего, падает в отношении самцов со слабым иммунным ответом на чужеродные антигены (Moshkin et al., 2001). А вот самцы, у которых начинают активно вырабатываться специфические антитела, т.е. особи, демонстрирующие эффективные механизмы иммунной защиты, практически не утрачивают своей запаховой привлекательности и сохраняют шансы оставить потомство.

Приведенные примеры показывают, что защитные функции иммунной системы не ограничиваются рамками отдельного индивидуума, но выходят на более высокий, «общественный» уровень — уровень популяционных адаптаций. Поскольку репродуктивный успех самцов в популяции будет зависеть и от их способностей избежать либо эффективно противостоять заражению.

Но временное изъятие из размножения инфицированных самцов — лишь первый шаг в системе наказаний за низкую эффективность защиты от паразитов. Следующий

шаг — выборка особей, допустивших массированную атаку инфекционных агентов. И здесь причиной гибели зачастую являются также не сами паразиты, а вызванная ими защитная реакция организма. Развивая идею запрограммированной смерти — от гибели отдельных клеток (*апоптоз*) до гибели целого организма (*феноптоз*), — В. П. Скулачев предположил (2001), что гибель инфицированных особей в результате гиперактивации иммунных механизмов служит последней линией обороны популяции от эпидемии.

Возвращаясь к «честным» сигналам, хочется подчеркнуть, что обеспечение популяционной защиты от паразитов начинается все-таки с более «гуманного» ограничения половой привлекательности зараженных особей и их временного изъятия из процесса размножения. Причем в отношении мелких млекопитающих, широко использующих хемосигналы, как нельзя более приложим известный афоризм Демокрита, обычно приводимый в усеченном виде. Но процитиро-



ванный полностью — «В здоровом теле здоровый дух помещается с большим трудом», — он еще точнее передает рекламный характер запаховой информации.

Финишный рывок

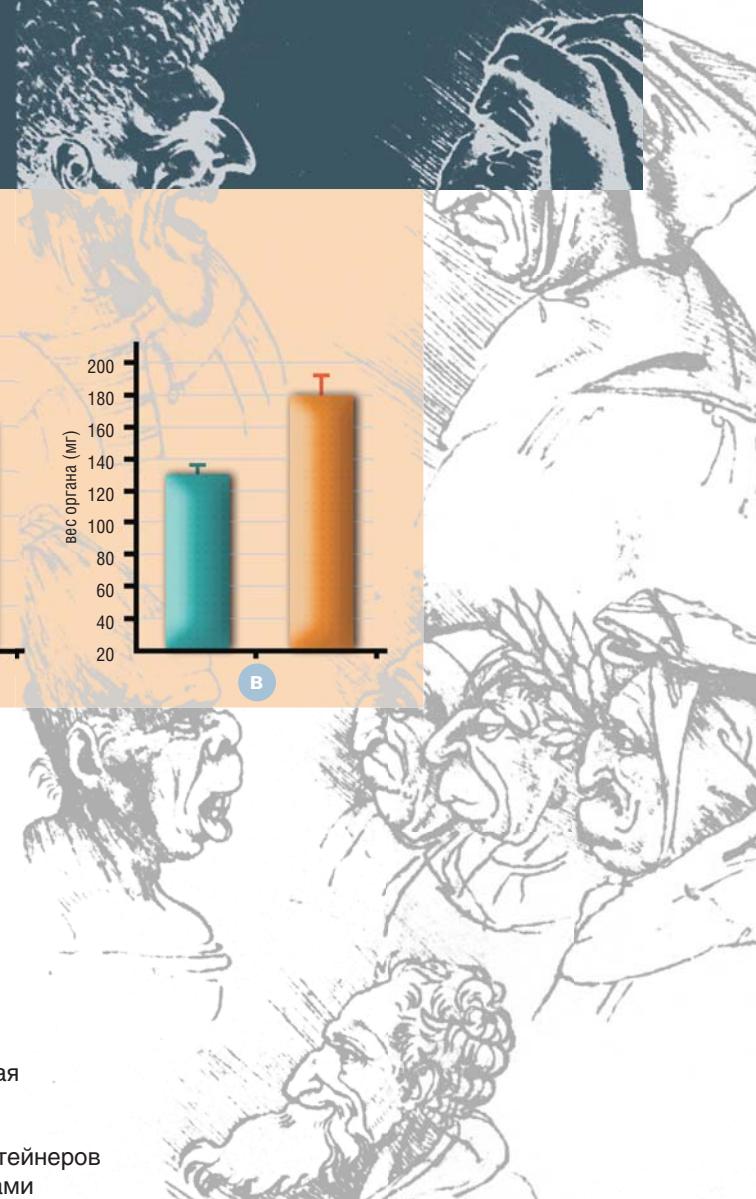
Основой интеграции любых биологических систем являются прямые и обратные связи. Возникает вопрос: если активация иммунной защиты влияет на хемосигналы, то не влияют ли хемосигналы на механизмы иммунной защиты?

Всезнающему читателю, который скажет: «Тоже мне, удивили Тулу самоварами», советуем взять подшивку любого иммунологического журнала и посмотреть статьи, где фигурируют мыши — одни из основных объектов в иммунологии. В разделе «Материал и методика» он найдет сведения о воде и еде, фотопериоде и температуре... Но там нет ни слова о возможностях животных обмениваться хемосигналами с сидящими в соседней клетке особями противоположного пола.

Мы же задались вопросом об иммуномодулирующих эффектах половых феромонов не от хорошей жизни. Дело в том, что, исследуя на протяжении многих лет силу иммунного ответа у самцов мышей

Запах самок буквально преображает самцов: у них меняется не только поведение, но даже вес половых органов! У самцов мышей увеличивается исследовательская активность, судя по интенсивности обнюхивания контейнеров с чистыми опилками и с «пахучими» (подстилкой из клетки с половозрелыми самками) (а). В группе самцов, экспонированных запахом самок, увеличивается число ран на шкурках — свидетельство роста их агрессивности (б). Увеличение у самцов массы семенных пузырьков — добавочных половых органов — типичное отражение активации эндокринной функции половых желез (в)

одной и той же линии, мы получили значительный разброс в показателях контролльных животных, чего не должно быть. В опытах, в которых использовались только самцы (и когда они содержались в виварии одни, без самок), специфический иммунный ответ на чужеродные антигены у животных был неизменно высоким. Если же по условиям эксперимента требовалось животные разного пола, иммунная реакция у самцов на введение эритроцитов барана была заметно ниже. Одновременно и независимо такие же результаты были получены Б. П. Суриновым



и его коллегами (2001) в Медицинском радиологическом научном центре РАМН (Обнинск).

Такое относительное подавление иммунитета у самцов, «вкусивших» запах самок, хорошо вписывается в представление о приоритетном распределении ресурсов в пользу размножения и одновременно в ущерб защите от инфекций (Folstad, Karter, 1992). Это своего рода стратегия финишного рывка, когда уже нет смысла экономить силы, но есть смысл потратить их без остатка для достижения цели.

В подкрепление этой точки зрения можно привести работу М. Кавальерса и др. (2001), показавших, что присутствие половых феромонов самок делает самцов мышей не только менее чувствительными к боли, но даже снижает страх перед хищником. Мыши начинают реагировать на запах кошки практически так же, как на запах морской свинки! Причем наибольшее подавление реакции страха вызывают хемосигналы незнакомой самки, что характеризует «моральный» облик этих самцов.

Нет худа без добра

Как показали наши исследования, наряду с подавлением гуморального иммунитета запах самок вызывает и некоторые позитивные эффекты. В частности, усиливается спонтанный синтез иммуноглобулинов клетками селезенки. Но самое неожиданное — у самцов, экспонированных запахом самок, уменьшается смертность от ранений вследствие столкновений с соседями по клетке, притом, что они получают значительно больше ран (Мошкин и др., 2004).

Механизмы подобной устойчивости к ранениям стали проясняться в исследованиях, проводимых нами



Но так ли уж безрассудно устремляются самцы к финишу? Нет ли в иммунофизиологических реакциях самцов на запах самок элементов адаптации к опасностям, которые несет с собой поведенческая суэта, связанная с размножением: к риску ранений в борьбе с соперниками и к новым микроорганизмам, населяющим потенциальных брачных партнеров?

совместно с кафедрой спортивной физиологии и медицины Университета Тохоку (Япония). Оказалось, что запах самок приводит к росту в крови самцов числа тромбоцитов — форменных элементов крови, играющих ключевую роль в процессах ее свертывания, иными словами — в предупреждении кровопотери при ранениях. Кроме того, под влиянием феромонов происходит перераспределение иммунных клеток, перемещающихся из кровяного русла на периферию, в частности — в дыхательные пути.

Наша первая мысль при этом была: как жалко, что мыши не целуют своих подруг! Ибо в этом случае концентрация иммунных клеток в легких обеспечила бы животным защиту от инфекций, передающихся воздушно- капельным путем. Но вторая, более взвешенная, мысль вернула нам оптимизм: да, мыши не целуются, как люди, но они делают это гораздо «злее», с точки зрения инфекционного риска. Ведь в половой ритуал мышей, как и многих других животных, входит тщательное обнюхивание фекалий, мочевых меток и окологенитальной области потенциальных брачных партнеров — сплошная «антисанитария»! Вместе с тем такая превентивная защита от респираторных инфекций, кроме очевидной пользы для особи, порождает новые риски. В частности, самцы мышей, экспонированные запахом самок, в большей степени подвержены аллергии, чем их собратья, изолированные от хемосигналов «прекрасного пола».

Таким образом, в ответ на хемосигналы самок у самцов, с одной стороны, мобилизуются внутренние ресурсы, необходимые для достижения главной цели, т.е. размножения. С другой — происходит подготовка организма к новым рискам, вероятность которых возрастает при половых контактах. Эти изменения, которые можно обозначить как мобилизационный и адаптационный эффекты половых сигналов, по-видимому, проявляются в разных пропорциях в зависимости от видовых стратегий размножения.

Для животных с небольшой продолжительностью жизни и преимущественно «односезонным» размножением наиболее эволюционно оправдана максимальная мобилизация ресурсов на воспроизведение, даже



**Если жизнь твоя коротка —
думай не о сохранении
здоровья,
но о продолжении рода!**
На фото: самец австралийской сумчатой мыши до начала гона и после его прекращения по естественным причинам (смерти). Как говорится, добегался!

*Фотографии предоставлены
профессором А. Бредли
(Квинслендский университет,
Австралия)*

в ущерб защите от паразитов. Яркий пример такой стратегии — австралийские сумчатые мыши, самцы которых истощаются и погибают к концу двухнедельного гона. У видов же, живущих и размножающихся в течение нескольких сезонов, следует ожидать преобладание адаптационных эффектов половых сигналов над мобилизационными, поскольку в этом случае

самцы могут компенсировать свою неудачу в размножении в будущем — если останутся в живых. И в ближайшее время мы планируем проверить это предположение на животных, обитающих в Западной Сибири.

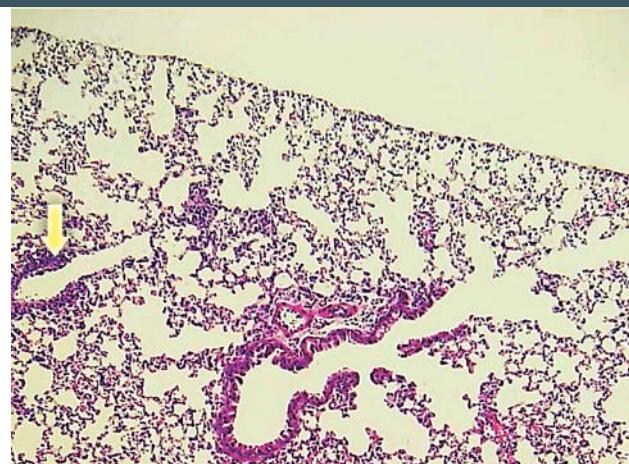
Как пахнут «троечники»

Традиционный вопрос, задаваемый студентами после лекции о хемосигналах: а как это происходит у людей?

Второй вопрос, который мы сами себе постоянно задаем: имеют ли наши исследования, помимо вклада в эволюционную экологию, какое-либо практическое значение?

На первый вопрос довольно уверенно можно ответить: да, мы хуже различаем запахи, по сравнению с собаками и грызунами, но то, что половые феромоны выделяются и воспринимаются людьми, доказано целым рядом исследований (Stern, McClintock, 1998; Wysocki, Preti, 2004; Grammer et al., 2005). Карл Граммер (Grammer et al., 2002) рассматривает феромоны как один из компонентов так называемой *невербальной коммуникации*, играющей важную роль в отношениях между мужчинами и женщинами. Запаховый сигнал, очевидно, дополняет визуальные и акустические (температура голоса) характеристики, использующиеся при выборе полового партнера.

Так, в одном из экспериментальных исследований студенты оценивали фотографии особей противоположного

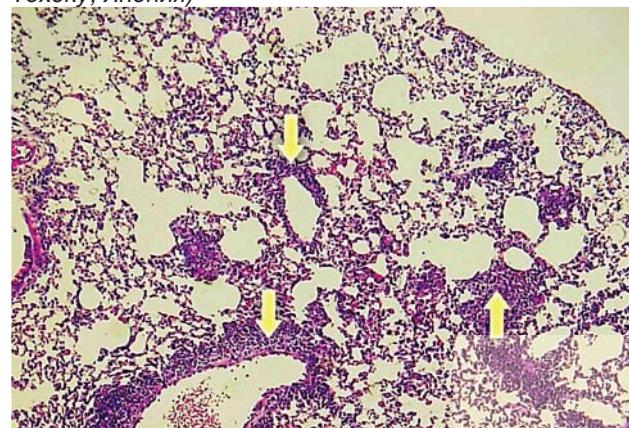


Запаховые половые сигналы несут информацию не только о репродуктивном состоянии вероятного брачного партнера, но и о его текущем здоровье, способности противостоять инфекциям. Они же запускают широкий спектр поведенческих и иммунофизиологических процессов. Это напоминает тропу на горном перевале, к которой стягиваются стежки-дорожки и которая вновь ветвится при спуске в следующую долину. Таким перевалом, узловой точкой и является критический момент принятия романтического или pragmaticального решения о партнерстве в святом деле производства следующей генерации себе подобных

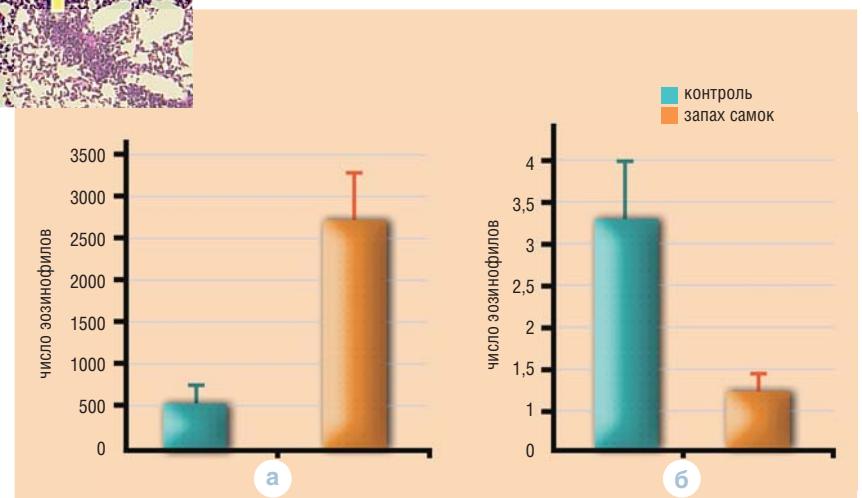
Запах «прекрасного пола» может усиливать у самцов не только превентивную защиту от респираторных инфекций, но и аллергическую реакцию.

На фото: гистологические изменения в легких мышей с экспериментально спровоцированной аллергией. У самцов, получавших хемосигналы самок, инфильтрация эозинофилов («воспалительных» клеток крови) в область вокруг венозных сосудов (внизу) выражена гораздо сильнее, чем у изолированных особей (вверху).

Гистологические исследования выполнены профессором Масао Оно (Кафедра гистопатологии, Университет Тохоку, Япония)



Запах самок вызывает концентрацию иммунных клеток в верхних дыхательных путях, о чем свидетельствует увеличение числа эозинофилов в смывах легких (а) и снижение доли этих клеток в крови (б). Это обеспечивает особям защиту от инфекций, передающихся воздушно- капельным путем



пола, варьирующие по степени «мужественности» или «женственности», а также определяли свое отношение к запаху мужского и женского феромонов. Оказалось, что девушки, предпочитающие образы более мужественных мужчин, выше оценивали привлекательность мужского феромона, по сравнению с девушками, которым по душе менее маскулинизованные лица. Коррелированная оценка зрительного образа и запаха была отмечена и в опросах юношей (Cornwell et al., 2004).

Привлекательность запаха зависит не только от пола, но и от психофизиологического состояния донора. Например, женщины пахнут наиболее привлекательно для мужчин в овуляторную



Не стоит знакомиться с девушками во время сессии! Стress во время экзамена отрицательно влияет на запаховую привлекательность студентов мужского пола. Оценка, данная девушками — «дегустаторами» запаха, оказалась связанный с оценкой, поставленной на экзамене преподавателем: больше всего привлекательность запаха падала у студентов-«середнячков»



(рецептивную) фазу менструального цикла (если они не применяют контрацептивы) (Kuukasjarvi et al., 2004). В последнем случае все меняется с точностью дооборот. Просмотр фильмов ужаса также отражается на запахе зрителей — он становится менее привлекательным (Arckel et al., 2002).

Наши совместные исследования с сотрудниками Кемеровского университета показали, что экзаменационный стресс также отражается на хемосигналах студентов мужского пола. Запахи молодых людей до сессии получали более высокие оценки у девушек, находящихся на «восприимчивой» стадии менструального цикла.

А вот пробы запаха, взятые во время экзамена, им нравились уже меньше. При этом степень снижения привле-

кательности хемосигналов студентов зависела не от их гормональной реакции на экзаменационный стресс, которая оценивалась по концентрации гормона стресса (кортизола) в слюне, но, скорее, от психоэмоционального состояния. Запах троекников, обычно равнодушных к оценкам, и отличников, уверенных в своих знаниях, практически не менялся. А вот в средней по успеваемости группе он стал гораздо менее приятным.

Исходя из этих данных, мы рекомендуем студентам отложить знакомство с понравившейся девушкой до окончания сессии. Это одно из первых практических приложений наших исследований. Говоря же серьезно, изучение механизмов взаимовлияния запаховых сигналов и иммунитета открывает широкие перспективы для прикладных разработок сразу в нескольких направлениях.

Когда запах научится лгать

Одно из важных, хотя и не очевидных для широкой публики прикладных направлений — стандартизация исследований на лабораторных мышах. Поскольку именно они являются основным модельным объектом для современных медицинских иммунологических работ. Актуальность этой проблемы в последние годы возросла в связи с установкой во многих вивариях нового оборудования, обеспечивающего эффективную изоляцию каждой отдельной клетки от соседского запаха.

Второе перспективное направление также связано с медициной, конкретнее — с неинвазивной диагностикой. Реалистичность этого подхода подтверждается исследованиями способностей животных оценивать иммунофизиологическое состояние донора запаховых сигналов. Например, собак можно обучить запаховой диагностике рака мочевого пузыря (Willis et al., 2004). В то же время совершенствуются методы химического анализа сложных по составу запаховых композиций. В частности, современный газоанализатор в сочетании с методами многомерной статистики — «электронный нос» — различает запахи мышей с разным

набором генов главного комплекса гистосовместимости (Montag et al., 2001) не хуже, чем сами мыши в известных опытах Ямадзаки (1976; 1999).

И, наконец, третье направление, прямо вытекающее из российского приоритета в изучении влияния хемосигналов на иммунитет: использование половых феромонов для направленного воздействия на здоровье домашних животных, а возможно, и людей. Не следует думать, что это дело отдаленного будущего. Более того, исследования подобных эффектов запахов нельзя откладывать, поскольку человеческие половые феромоны уже сейчас производятся и распространяют-

ся как парфюмерный продукт — без достаточной проверки последствий их длительного применения.

В наше время стремительного распространения информации и технологических новшеств, очевидно, осталось недолго ждать, когда привычной принадлежностью женских сумочек и мужских карманов — наряду с сотовым телефоном, носовым платком и таблеткой аспирина — станет маленькая ладанка с «нужным» запахом. И тогда запах будет «лгать» — во благо человечеству.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты № 99-04-49927; 02-04-49253, НШ-1038.2003.4), Интеграционного проекта СО РАН № 56, программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и гранта Heiwa Nakajima Foundation (Япония)

Литература

Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И. Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах. Журн. общей биол., 2003. 64(1). С. 23–44.

Grammer K., Fink B., Neave N. Human pheromones and sexual attraction. Eur J Obstet Gynec Reprod Biol (in press).

Litvinova E.A., Kudaeva O.T., Mershieva L.V., Moshkin M.P. High level of circulating testosterone abolishes decline of scent attractiveness in antigen-treated male mice. Animal Behaviour. 2005. № 69(3). P. 511–517.

Moshkin M.P., Gerlinskaya L.A., Morozova O.V., Bakhalova V.N., Evsikov V.I. Behaviour, Chemosignals, and Endocrine Functions in Male Mice Infected with Tick-Borne Encephalitis Virus. Psychon euroendocrinology. 2002. V. 27(5). P. 603–608.

Penn D.J., Potts W.K. Chemical signals and parasite-mediated sexual selection // Trends Ecol. Evol. 1998a. V. 13. P. 391–396.

Wysocki C.J., Preti G. Facts, fallacies, fears and frustrations with human pheromones. The Anatomical Record. Part A. 2004. 281A. P. 1201–1211.

Это не химический реактор, а всего лишь стеллаж в современном виварии, обеспечивающий эффективную изоляцию от обмена хемосигналами между животными в разных клетках. На фото — аспирантка ИСиЭЖ СО РАН Екатерина Литвинова в Центре лабораторных животных Медицинского факультета Университета Тохоку (Сендай, Япония)



В оформлении статьи использованы фрагменты картона Микеланджело «Богоявление», наброски Леонардо да Винчи «Гротесковые головы», гравюра Анри Тестепин «Девять голов с выражением различных аффектов», эскизы С. Алимова для мультильмов по мотивам повестей Н. Гоголя и М. Салтыкова-Щедрина